

# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

---

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER TIERE

---

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENDEL  
IN GIESSEN

---

ZWEIUNDDREISSIGSTER BAND

MIT 35 TAFELN, 163 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 22 PHOTOGRAMMEN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1617

# Inhalt.

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 12. August 1911.)

	Seite
JAPHA, ARNOLD, Die Haare der Waltiere. Mit Tafel 1—3 und 4 Abbildungen im Text . . . . .	1
SCHEPOTIEFF, ALEXANDER, Untersuchungen über niedrigere Organismen. I. Mit Tafel 4—5 . . . . .	43
NORDENSKIÖLD, ERIK, Zur Anatomie und Histologie von <i>Ixodes redivius</i> . Mit Tafel 6—7 und 3 Abbildungen im Text . . .	77
BOLDT, MARTIN, Das Rückenschild der <i>Ceratophrys dorsata</i> WIED. Mit Tafel 8 und 11 Abbildungen im Text . . . . .	107

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 17. Oktober 1911.)

HAMMAR, J. AUG., Zur Kenntnis der Elasmobranchier-Thymus. Mit Tafel 9—11 und 6 Abbildungen im Text . . . . .	135
SCHULZE, PAUL, Die Nackengabel der Papilionidenraupen. Mit Tafel 12—14, 5 Abbildungen und 22 Photogrammen im Text	181
SCHEPOTIEFF, ALEXANDER, Untersuchungen über niedrigere Organismen. II. Mit Tafel 15, 16 . . . . .	245

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 29. Dezember 1911.)

RUBBEL, A., Über Perlen und Perlbildung bei <i>Margaritana margaritifera</i> nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur. Mit Tafel 17—18 und 60 Abbildungen im Text . . . . .	287
---	-----

	Seite
SCHEPOTIEFF, ALEXANDER, Untersuchungen über niedrigere Organismen. III. Mit Tafel 19—20 . . . . .	367
FRANZ, VICTOR, Das Kleinhirn der Knochenfische. Mit Tafel 21 bis 23 und 32 Abbildungen im Text . . . . .	401
FRANZ VICTOR, Das Mormyridenhirn. Mit Tafel 24—26 und 9 Abbildungen im Text . . . . .	465

#### Viertes Heft.

(Ausgegeben am 30. Januar 1912.)

STOBEE, RUDOLF, Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden. Mit Tafel 27—30 und 5 Abbildungen im Text . . . . .	493
FASSBINDER, KARL, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden. Mit Tafel 31—32 und 1 Abbildung im Text . . . . .	533
KUNZE, ARNOLD, Über die Brustflosse der Wale. Mit Tafel 33—35 und 27 Abbildungen im Text . . . . .	575

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Die Haare der Walfiere.

Von

Dr. med. et phil. **Arnold Japha**,  
Assistent am Zoologischen Institut der Universität Halle.

Mit Tafel 1–3 und 4 Abbildungen im Text.

## Inhalt.

- I. Einleitung, Material, Methode.
- II. Spezieller Teil: Anordnung, Zahl und Bau der Haare bei den untersuchten Arten.<sup>1)</sup>
  - A. Bartenwale.
    1. *Balaenoptera physalus* L. = *musculus* auct. (Finwal).
    2. *Balaenoptera musculus* L. = *sibaldii* GRAY (Blauwal).
    3. *Balaenoptera borealis* LESSON (Seiwal).
    4. *Balaenoptera acuto-rostrata* LACÉPÈDE (Zwergwal).
    5. *Megaptera nodosa* BONNATERRE = *boops* auct. (Knölwal).
  - B. Zahnwale.
    1. *Phocaena phocaena* L. = *communis* CUV.
    2. *Tursiops tursio* FABR.
    3. *Globicephalus melas* TRAILL. (Grindwal).
    4. *Lagenorhynchus acutus* GRAY.
    5. *Lagenorhynchus albirostris* GRAY.
    6. *Orcinus orca* L. = *Orca gladiator* BONNATERRE.
- III. Allgemeiner Teil: Morphologische und biologische Bedeutung der Haare bei den Walfieren.

1) In der Namengebung bin ich TROUESSART, *Catalogus mammalium* etc., Nachtrag 1904, gefolgt.

## I. Einleitung.

In einer frühern Arbeit über die Haut nordatlantischer Furchenwale (1907) habe ich auch den Bau der Haare der untersuchten Arten kurz beschrieben und dabei nachgewiesen, daß die bisherige Auffassung der Walhaare als rudimentärer Organe, denen insbesondere die Nerven völlig fehlten, eine irrige ist, daß vielmehr die Walhaare außerordentlich reich mit Nerven versorgt sind. Eine genauere Untersuchung der Haare, insbesondere ihrer Nervenendapparate, stellte ich schon damals in Aussicht, auch der noch nicht berücksichtigten Zahnwale. Die vorliegende Arbeit bringt die Resultate meiner jetzt abgeschlossenen Untersuchungen an Barten- und Zahnwalhaaren.

Das Material stammt zum kleinern Teil noch von der Islandreise 1904, zum größern von einer Walfangstation auf den Faeröer, wohin ich im Sommer 1906 ebenfalls Herrn Geheimrat BRAUN begleitete. Aus der Ostsee stammt das sehr reiche Material von *Phocaena phocaena*, das ich auch der Vermittlung von Geheimrat BRAUN verdanke. Herr Dr. GRIEG ermöglichte mir in Bergen die große Sammlung von Walföten zu untersuchen, sowie Herr Dr. WINGE in Kopenhagen. Herr Prof. JÄGERSKÖLD übersandte mir Haare von *Lagenorhynchus acutus*, Herr Dr. SZIELASKO brachte mir aus Südgeorgien von einer Expedition in die Antarktis Knölwalhaare mit. Allen diesen Herren möchte ich für ihre Unterstützung meinen herzlichen Dank an dieser Stelle aussprechen.

Zur Konservierung war vornehmlich Formol benutzt, was im allgemeinen auch ausreichend war, zumal ja die Tiere fast immer erst einige Zeit nach dem Tode in meine Hände kamen; auch Alkoholkonservierung ergab über Erwarten günstige Bilder. Bei ganz frischem Material wurden Sublimat- und Osmiumsäuregemische verwandt. Zur genauen Orientierung wurden fast alle Haarwurzeln nach Entfettung in Alkohol-Äther in Cedernholzöl aufgehellt. Hierin wird das umgebende Fettgewebe fast ganz durchsichtig, so daß der Haarbalg immer sehr deutlich zu erkennen ist, auch in den Fällen, in denen der Haarschaft fehlt, wie z. B. fast stets bei den Zahnwalen. Zur Einbettung wurde diesmal fast ausschließlich Celloidin benutzt, das sehr viel bessere Resultate ergab als Paraffin. Zum Aufkleben der Celloidinserien habe ich die OLT'sche Methode benutzt, indem ich mich zum Vorbehandeln der Objektträger mit Phenolgelatine der von SEYDEL empfohlenen Verbesserung bediente. Die

so behandelten Objektträger können monatelang trocken aufbewahrt werden, ohne an Brauchbarkeit einzubüßen. Die Celloidinschnitte werden direkt aus dem Alkohol vom Messer auf den Objektträger gebracht und geordnet; der Alkohol wird dann abgesaugt, ein mit Formol in der üblichen Verdünnung 1:9 getränkter Fließpapierstreifen mit einem zweiten Objektträger auf den Schnitten festgedrückt und etwa 15 Minuten durch ein daraufgestelltes Glas oder dergleichen beschwert. Nach dieser Zeit kommt der Objektträger mit den Schnitten ebensolange, oder zur Aufbewahrung beliebig lange, in ein Gefäß mit Formol der gleichen Verdünnung, dann Entfernung der Formollösung in Wasser und Färben in der bei Paraffinschnitten üblichen Weise.

In dieser Art behandelte Schnitte haben sich mir niemals abgelöst, was bei der von MAXIMOW empfohlenen Methode — die ich übrigens umständlicher finde — mir gelegentlich passiert ist. Die von SUZUKI angegebene Methode habe ich auch versucht; sie bietet gewisse Vorzüge, ist aber außerordentlich zeitraubend.

Die Versuche, durch Maceration mit den verschiedensten Agentien und durch Zerzupfen an konservierten Haaren die Lamellenkörperchen zu isolieren, schlugen fehl, so daß ich mich mit Längs- und Querschnittserien — von denen ich allerdings eine sehr große Zahl angefertigt habe — begnügen mußte.

Zur Färbung habe ich nach mannigfachen Versuchen vornehmlich HANSEN'S Hämatoxylin mit Orange G benutzt. Ersteres hat die Eigenschaft, die Lamellen an den Nervenendapparaten in den Walhaarwurzeln intensiv blau zu färben (Fig. 10), was mir sehr zu statten kam, da alle spezifischen Färbungen an meinem Material nicht mehr anwendbar waren; außerdem färbt es kaum das Celloidin mit.

Die ältere Literatur über die Walhaare findet sich bei ESCHRICHT p. 71 zusammengestellt, im übrigen verweise ich auf meine frühere Arbeit; seit deren Erscheinen ist über die Walhaare nur eine Arbeit und vorläufige Mitteilung dazu von KÜKENTHAL (1909) herausgekommen, auf die ich, ebenso wie auf die wichtigeren frühern Arbeiten, im Texte noch zurückkommen werde.

## II. Spezieller Teil.

**Anordnung, Zahl und Bau der Haare bei den untersuchten Arten.**

## A. Bartenwale.

1. *Balaenoptera physalus* L. = *musculus* auct. (Finwal).

Da die Haare des erwachsenen Finwales überhaupt noch nicht untersucht sind, will ich mit der Schilderung des Baues der Finwalhaare beginnen und bei den andern Formen nur die Abweichungen anführen.

Die Anordnung der Haare ist bei allen *Balaenoptera*-Arten die gleiche, wie ich sie schon in meiner frühern Arbeit geschildert und abgebildet habe: am Kinn, an der vorstehenden Spitze des Unterkiefers befindet sich ein relativ dichtes, aus 20—30 in zwei parallelen Reihen angeordneten Haaren, bestehendes Feld; außerdem noch etwa 15 Haare mit weiten Zwischenräumen jederseits entlang dem Unterlippenrand, und auf dem Vorderkopf zwischen Oberkieferspitze und Spritzloch ebenso viele. Im ganzen 60—80 Haare. Am übrigen Körper findet sich keine Spur von Haaren — oder Haaranlagen beim Embryo — alles was sonst als „rudimentäre“ Haare beschrieben ist, ist anders zu deuten, wie ich weiter unten zeigen will, und hat mit Haaren nichts zu tun.

Die Austrittsstelle des Haarschaftes zeigt meist eine trichterförmige Einsenkung der Hautoberfläche und an den hellern Partien außerdem noch einen dunkler pigmentierten Hof. Der Haarschaft selbst ist eine farblose, weiche, brüchige Borste, 5—30 mm lang und etwa 0,15—0,18 mm dick. Mark ist fast nie vorhanden, so daß das ganze Haar aus Rindenschicht besteht. Ein eigentliches, aus dachziegelartig sich deckenden Zellen bestehendes, Oberhäutchen fehlt, dieses wird durch häufig vorhandene schollige Auflagerungen ersetzt, die wohl die verhornten Überreste der rudimentären innern Wurzelscheide sind (Fig. 1).

Die Haarwurzel ist teils senkrecht, teils auch im stumpfen Winkel in das Subepidermalgewebe eingesenkt. Die Haarpapille befindet sich beim Finwal in einer Tiefe von 20—23 mm unter der Epidermisoberfläche. Der Bau der Haarwurzel ist folgender: Das Haar ist in seiner ganzen Länge bis zum Bulbus herab verhornt. Es besteht nur aus Rindensubstanz mit nur gelegentlichen Mark-

spuren, eine eigentliche Cuticula fehlt. Der Bulbus selbst ist ziemlich stark aufgetrieben und umfaßt die senkrecht in ihn eintretende Papille (Fig. 2), die eine große Anzahl hoher Ausläufer in den Bulbus hineinsendet.

Die Wurzelscheide ist ebenso wie das Haar auf dem Querschnitt kreisrund und umgibt dieses als ein einheitlicher Zellenmantel, dessen äußerste Zellenlage kubisch ist, die innern platten sich allmählich ab. Eine Verhornung tritt in ihren innersten Lagen erst in einiger Höhe über der Haarzweibel auf, und dadurch entsteht dann eine Schichtung innerhalb der Wurzelscheide. Gleichzeitig lockern sich die äußern Zellenlagen des Haares und verbinden sich durch Brücken mit den verhornten Zellenlagen der Wurzelscheide. Diese lockere verhornte Schicht kann man als rudimentäre innere Wurzelscheide plus Cuticula auffassen, und sie ist es, die später die oben erwähnten scholligen, lockern Auflagerungen auf dem Haarschaft bildet. Das Haar selbst ist in seiner ganzen Länge völlig pigmentlos und ebenso die Wurzelscheide in ihrem größern untern Teil, etwa 5 mm unter der untern Epidermisgrenze jedoch beginnt eine Pigmentierung der äußersten kubischen Zellschicht der Wurzelscheide in Gestalt braunschwarzer Körnchen innerhalb der Epithelzellen sowie vereinzelter verzweigter Chromatophoren zwischen ihnen; bald findet es sich auch in den innern Lagen der Wurzelscheide, und bei deren Übergang in die Epidermis ist auch ihre ganze Dicke ebenso pigmentiert wie die übrigen Epidermiszellen. Während die Wurzelscheide im allgemeinen beim Finwal einen nach außen hin glatten Epithelzylinder darstellt, kommt zuweilen auch hier vor, was bei den andern Walen sich viel häufiger zeigt: eine gelegentliche Zapfen- oder Leistenbildung der Wurzelscheide in den Haarbalg hinein. Wenn, was nicht selten vorkommt, diese Zapfen nach außen an Dicke zunehmen, der dünne Verbindungsstiel mit der Wurzelscheide stellenweise unterbrochen ist und im Innern des aufgetriebenen Zapfens eine Verhornung eintritt, eine „Hornperle“ sich bildet, so kann auf einem einzelnen Querschnitt der Anschein erweckt werden, als ob zwei Haare im gleichen Balge stecken, unter Umständen auch das Bild des Haarwechsels, der aber nie vorkommt (Fig. 4).

Wenn der Bau des Epidermisanteiles des Haares, in weiterm Sinne, mithin ein einfacher, mehr oder weniger rudimentärer ist, wozu auch das Fehlen der Talgdrüsen gehört, die nicht einmal mehr angelegt werden, so ist der Cutisanteil im Gegensatz hierzu hoch entwickelt. Der äußere Haarbalg besteht aus sehr derben, sich

durchflechtenden Bindegewebsfaserbündeln — denen feine elastische Fasern spärlich beigemischt sind —, deren Anordnung im obern Teil vornehmlich ringförmig ist, im untern finden sich auch längsgerichtete Bündel. Durch seine derbe Beschaffenheit hebt sich der äußere Haarbalg als ein 3—5 mm im Durchmesser haltender Zapfen deutlich von dem umgebenden Fettgewebe ab, zumal, wenigstens beim Fingerring, letzteres in etwa 1 cm Umkreis homogener, zarter und im Alkohol gelblicher gefärbt erscheint als das von zahlreichen Faserzügen durchsetzte übrige Fettgewebe. Bei Aufhellung in Cedernöl ist dieser Unterschied nicht mehr zu erkennen, da das ganze umgebende Fettgewebe gleichmäßig durchsichtig wird, dafür hebt sich der Haarbalg als solcher durch seine Undurchsichtigkeit um so schärfer von der Umgebung ab und zeigt eine nicht zylindrische, sondern mehr steil kegelförmige Gestalt. Dieser Kegel liegt mit der Basis der Epidermis auf und verzweigt sich nach unten zu einem Gewebsstrang, dem „zuführenden Gefäß- und Nervenstrang“. Seitlich treten schräg von unten her an den Balg noch derbe Bindegewebsfasern in seiner ganzen Länge heran, die auch Nerven und Gefäße enthalten. Wo die Haarwurzel endigt, ist erst auf Schnitten zu erkennen, da der Sinusraum tiefer reicht als die Haarzwiebel. Entsprechend der Form des äußern Haarbalges ist auch der Sinusraum selbst am weitesten dicht unterhalb der Epidermis, um sich allmählich nach unten zu verengen. Der Querschnitt des Sinusraumes ist nur im untersten Abschnitt kreisförmig, weiter nach oben elliptisch, und sein Lumen mißt etwa 2 mm im größten und 1,5 mm im kleinsten Durchmesser an der der Epidermis zunächst liegenden Basis. Der innere Haarbalg, der unterhalb der Papille und oben an der Epidermisgrenze in die äußere Balglage übergeht, besteht aus einem zarten Bindegewebe, das ziemlich viel Kerne enthält, die Fasern verlaufen im allgemeinen in der Längsrichtung, feine elastische Fasern sind ihnen vornehmlich im innern Teil zahlreich beigemischt. Ein zweites System (nicht elastischer) feiner Fasern verläuft senkrecht dazu, strahlenförmig von der Glashaut nach außen. Das Gefüge der innern Balglage ist nur im innern Teil dichter und wird nach außen zu immer lockerer und weitmaschiger und zwar im obern Teil viel mehr als im untern, so daß die Fächer und Hohlräume im untern Teil enger sind, nach oben zu immer weiter werden, so daß nur noch schmale Gewebsbrücken zwischen innerer und äußerer Balglage vermitteln. Die so gebildeten Zwischenräume werden von Gefäßen und vor allem Nerven und

Nervenendorganen, auf die ich gleich zu sprechen komme, ausgefüllt oder stellen weite Bluträume dar, die von einem zarten Endothel ausgekleidet sind. Die Glashaut, die die Scheide zwischen der innern Balglage und der Wurzelscheide bildet, ist verhältnismäßig dick und auf allen Längs- und Querschnitten deutlich zu sehen, nach außen entspringen die strahlenförmigen Bindegewebsfasern der innern Balglage von ihr, nach innen springt sie zackenförmig gegen die Wurzelscheide vor, und zwar so, daß immer eine feine Zacke sich zwischen die Basis von je zwei der kubischen Zellen der Wurzelscheide drängt, mit denen sie dadurch gewissermaßen verzahnt ist. Die Papille, die sich aus dem untern Abschnitt der innern Balglage erhebt, besteht aus einem sehr zellreichen lockern Bindegewebe, ist sehr gefäßreich, scheint aber keine Nerven zu enthalten, sie hat keinen sehr verengten Hals, ist halbkuglig und läuft nicht in eine einzige, sondern in eine große Anzahl von Spitzen oder sekundären Papillen aus (Fig. 3), in deren jede meist eine Gefäßschlinge tritt. Dieses scheint aber nur eine sekundäre Erscheinung zu sein, die Anlage ist eine einheitliche, und selbst bei größern Embryonen ist erst eine geringe Anzahl stumpfer sekundärer Papillen vorhanden (wie die Abbildung in meiner frühern Arbeit zeigt). Vielleicht hängt die Ausbildung der sekundären Papillen mit dem fehlenden Haarwechsel und dem Persistieren der Haare zusammen, und durch die zahlreichen weit in die Haarsubstanz vorgeschobenen Spitzen wird eine bessere Ernährung des Haares ermöglicht.

Schon oben sagte ich, daß der äußere Haarbalg sich nach unten zu fortsetzt als Umhüllung des geradlinig von unten an das Haar herantretenden zuführenden Gefäß- und Nervenstranges. Dieser Strang (eine Abbildung vom Knölwalhaar befindet sich in meiner frühern Arbeit) stellt ein Gefäß- und Nervenbündel dar; die Gefäße versorgen die Papille und vor allem die weiten Bluträume zwischen den beiden Balglagen und bieten weiter keine Besonderheiten. Die Nerven bieten deren mehrere, wodurch sie sich von dem Verhalten bei andern Sinushaaren unterscheiden. Einmal durch ihre große Zahl, die bei weitem die bei andern Säugetieren übertrifft; es sind mehrere Bündel, die nur aus markhaltigen Fasern bestehen, deren Zahl beim Finwalfötus etwa 350 beträgt. Ferner ist der Verlauf ein abweichender, die Nerven treten nicht seitlich an den Haarbalg wie sonst, sondern senkrecht von unten; dies erinnert an die Art der Nervenversorgung der Hautsinnesorgane der niedern Wirbeltiere. Und schließlich ist die Art der Nerven-

endigungen völlig abweichend von dem Verhalten bei allen andern Säugetieren. Schon etwas unterhalb der Papille beginnen die Nervenbündel sich zu teilen und auseinanderzuweichen, so daß ein zentraler Raum zwischen ihnen freibleibt, um den sie kreisförmig angeordnet sind. In dieses freibleibende Zentrum kommt weiter nach oben die Haarpapille und das Haar zu liegen. Während aber sonst die Nerven entweder frei an der Glashaut oder mittels Tastmenisken nach Durchbohrung der Glashaut an der äußern Wurzelscheide endigen, ist bei den Walhaaren davon nichts zu bemerken, sondern sämtliche Nerven, die den Raum zwischen den beiden Balglagen mit ihrer Menge erfüllen, endigen hier auch in Lamellenkörperchen, die in ihrem Bau etwa die Mitte zwischen den KRAUSE'Schen Endkolben und den VATER-PACINI'Schen Lamellenkörperchen halten. Die Nervenfaser ist von einem Innenkolben umgeben, der von einer wechselnden Zahl von Lamellen umhüllt ist, die nach innen zu dichter, nach außen lockerer liegen; ihre Form ist mehr oder weniger zylindrisch, auf dem Querschnitt kreisförmig oder elliptisch, sie sind langgestreckt, oft auch schlangenartig gebogen; im allgemeinen liegen sie mehr oder weniger in der Richtung der Längsachse des Haares. Dies ist speziell beim Finwal der Fall, wo ihre Lage vornehmlich im untern Drittel des Sinusraumes ist, um nach oben zu spärlicher zu werden. Sie liegen dicht gedrängt nebeneinander, mehrere oft noch von einer gemeinsamen Hülle umschlossen. Die Größe ist wechselnd, im allgemeinen werden sie beim Finwal nicht sehr groß, etwa  $90 \mu$  ist der gewöhnliche Durchmesser, doch finden sich auch etwas größere und kleinere.

## 2. *Balaenoptera musculus* L. = *sibaldii* GRAY (Blauwal).

Das vom Finwalhaar Gesagte bezieht sich auch auf das Blauwalhaar, das im großen und ganzen den gleichen Bau zeigt. Bevor ich aber die Abweichungen schildere, muß ich noch nachholen, was ich bei meiner vorigen Arbeit übersehen habe, eine Angabe über das Blauwalhaar, auf die ich zufällig stieß. MALM (1867) berichtet, daß der von ihm untersuchte Wal — ein junger Blauwal, wie sich später herausstellte —, den er für eine neue Species hielt und *Balaenoptera carolinae* nannte, an der Kinnspitze eine Anzahl Haare trug, deren Follikel einen spongiösen Bau hätten, der zeige, daß es sich um Tastaare handle, und gibt eine schematisierte Abbildung eines Längsschnitts, an der allerdings der Haarfollikel im Verhältnis zur Dicke der Haut 5 mal zu kurz gezeichnet ist.

Jetzt zu den Unterschieden vom Finwalhaar: Der Follikel (vom Blauwal konnte ich nur ganz wenige vollständige Kinnhaare untersuchen) ist nicht so tief wie beim Finwal in die Haut eingesenkt; die Papille befindet sich etwa 14 mm unter der Epidermisoberfläche. Sonst bietet der Haarbalg in seinem Bau keine Abweichungen, das Lumen des Sinusraumes ist trotz der geringern Tiefe im Querdurchmesser ebenso geräumig und von gleicher Gestalt. Die Nervenendapparate sind noch zahlreicher als beim Finwal, und ihre überwiegende Menge liegt im obern Drittel des Sinusraumes, zum Teil sogar oberhalb desselben, denn viele Nerven durchdringen oben den Haarbalg, um in Lamellenkörperchen dicht unterhalb oder in den Subepidermalpapillen der Umgebung des Haares zu endigen. Sie sind meist um ein Drittel dicker als beim Finwal, also etwa 120  $\mu$  im Mittel, doch bleiben viele auch kleiner, insbesondere die, die in den Subepidermalpapillen der Haut liegen. Die Abbildung (Fig. 10) zeigt, daß bei HANSEN's Hämatoxylin-Orange G-Färbung die Lamellen eine schöne, intensiv blaue Färbung annehmen, während der Innenkolben braun gefärbt ist. Der Bau der Lamellenkörperchen erhellt aus Fig. 8 und 9, feinere Einzelheiten sind allerdings nicht zu erkennen, dazu müßte aber eine andere Konservierung angewandt werden, als aus äußern Gründen bei meinen Objekten möglich war, doch ist anzunehmen, daß die Nervenfibrillen im Innenkolben das gleiche Verhalten zeigen, wie es die Untersuchungen von BOTEZAT, DOGIEL u. A. bei andern Lamellenkörperchen aufgedeckt haben. Übrigens sind die Nervenbündel schon innerhalb des Haarbalges, noch bevor sie in die Endkolben eintreten, von bindegewebigen Scheiden umgeben, die die gleiche blaue Färbung zeigen wie die Lamellen der Endkolben.

Die Papille selbst bietet ein wesentlich anderes Bild als beim Finwal und fällt gewissermaßen aus dem Rahmen der typischen Bartenwalhaarpapillen heraus, denn sie ist wenig umfänglich, an ihrer Oberfläche abgeplattet und zeigt nur Andeutungen von sekundären Papillen. Die Haarzwiebel selbst ist kaum aufgetrieben, das Haar selbst krümmt sich aber etwas seitwärts in seinem untersten Abschnitt, so daß die Papille auch schräg von unten in die Haarzwiebel eintritt, wie die Abbildung (Fig. 6) zeigt. Das Haar selbst ist weder als Schaft (Fig. 5) noch in seinem Wurzelanteil von den übrigen Bartenwalhaaren zu unterscheiden, doch ist die Wurzelscheide nicht so regelmäßig zylindrisch gebaut wie beim Finwal, sondern zeigt nach außen viel zahlreicher unregelmäßige Vorsprünge

besonders in seinem obern Teil, die nicht nur rundliche Zapfen darstellen, sondern Leisten, die oben in die Leisten des Rete Malpighii übergehen (Fig. 7). Hornperlen treten in den Wurzelscheidenleisten fast jeden Haares in der untern Hälfte auf, bei manchen Haaren sogar mehrere übereinander. Wie beim Finwal zeigt nur der oberste Teil der Wurzelscheide Pigment, das übrigens an der Epidermisgrenze der Wurzelscheide auch im umgebenden Bindegewebe in vereinzelt scholligen Klumpen oder Chromatophoren vorkommt.

### 3. *Balaenoptera borealis* LESSON (Seiwal).

Vom Seiwal lag mir auch dieses Mal wieder das reichste Material vor, da während meines letzten Aufenthalts auf den Faeröer 20 Seiwale erbeutet wurden, so daß ich eine große Anzahl Haare untersuchen konnte. Über die Anordnung und den allgemeinen Bau der Haare habe ich dem früher Gesagten nichts hinzuzufügen, im Speziellen muß aber Folgendes hervorgehoben werden. Die Wurzelscheide ist nur im allerobersten Abschnitt pigmentiert, sie bildet einen regelmäßigen Zylinder um das Haar (das keine Abweichungen von den andern Furchenwalen zeigt) und hat nur im obersten Abschnitt leistenartige Vorsprünge in den innern Haarbalg. Hornperlen in der Wurzelscheide habe ich bei keinem der vielen untersuchten Haare gefunden. Die Papille befindet sich durchschnittlich 15 mm unter der Epidermisoberfläche, selten nur etwas tiefer oder weniger tief. Ihre Gestalt ist wechselnd und steht im allgemeinen zwischen Blau- und Finwal, d. h. die sekundären Papillen sind meist etwas niedriger und weniger zahlreich als beim Finwal, und die ganze Haarzwiebel ist weniger aufgetrieben, doch tritt sie fast nie senkrecht von unten in die Zwiebel, sondern mehr seitlich als beim Blauwal, wenn auch das Verhalten des einzigen ganzen Haares, das ich bei meiner frühern Arbeit untersuchen und dessen Papille ich abbilden konnte, ein extremes ist. Die Abbildung Fig. 11 zeigt das durchschnittliche Verhalten. Die Umbiegung der Haarzwiebel pflegt übrigens in der Ebene zu liegen, die durch den Längsdurchmesser des Ovals des Sinusquerschnitts geht. Wie die Haut des Seiwales überhaupt von allen von mir untersuchten Furchenwalen den zartesten Bau zeigt, die Epidermis ist weitaus am wenigsten dick, das Subepidermalgewebe am wenigsten derb, so zeigt auch der äußere Haarbalg als solcher den verhältnismäßig zartesten Bau. Der Sinusraum hat dagegen ein noch weiteres Lumen als bei den bisher betrachteten Walen, der größte Durchmesser des

Querschnitts an seinem obern weiten Ende beträgt meist 3 mm, der kleinste 1,5—2,0 mm. Das engere untere Ende hat wie bei den übrigen Walhaaren einen kreisförmigen Querschnitt. Hier unten liegt das Haar im Mittelpunkte des Hohlraumes, während es nach oben zu eine ziemlich exzentrische Lage einnimmt. Die Nervenendapparate sind nur vereinzelt im untern und mittlern Drittel des Sinusraumes gelegen, die meisten liegen an der obern Grenze des Sinusraumes, wo sie sich teilweise in allen Richtungen ineinander flechten, oder drängen sich, nachdem die Nerven oben den Haarbalg wieder verlassen haben, in die Subepidermalpapillen der umgebenden Haut — in eine Subepidermalpapille meist mehrere. Die Zahl der Lamellen und damit der Dickendurchmesser der Lamellenkörperchen ist meist beträchtlich geringer als bei Fin- und Blauwal, er beträgt im Durchschnitt nur 50—60  $\mu$  und geht fast nie über 100  $\mu$ ; die größern liegen vornehmlich in den tiefern Abschnitten des Sinusraumes. Nicht unerwähnt lassen möchte ich, daß ich niemals (auch bei keinem andern Wal) in der Haarpapille die Nervenendapparate gefunden habe.

Beim Seiwal scheint ein deutlicher Unterschied im Bau der Kinn- und der übrigen Haare zu bestehen. Der Balg der erstern ist zarter und weniger tief eingesenkt, die Papille ist etwas kleiner und befindet sich nur 10—11 mm unter der Epidermisoberfläche, dabei ist die Epidermisdicke am Kinn etwas größer als am übrigen Körper (2,5 mm gegen sonst 2 mm). Der Nervenreichtum ist noch größer als bei den andern Haaren, wenn ich auch nicht exakte Zählungen vornehmen konnte, und die einzelnen, den obersten Teil des Sinusraumes (Fig. 12) und die Subepidermalpapillen der Haarumgebung ganz erfüllenden Lamellenkörperchen selbst sind etwas dicker. Wieweit dieser Unterschied zwischen Kinn- und andern Haaren auch bei den andern Furchenwalen besteht, kann ich nicht genau sagen, da ich erst zum Schlusse meiner Untersuchungen darauf aufmerksam wurde und dann nicht mehr genügendes Material bei den andern Formen hatte, dessen Herkunft vom Kinn oder den andern Kopfgegenden ganz sicher war.

Unter den vielen untersuchten Seiwalhaaren fand sich eins, bei dem die Reduktion des epithelialen Anteils noch weiter vorge-schritten war als bei allen andern. Vom Haarschaft war keine Spur mehr vorhanden, und an der Oberfläche der Haut verriet nichts die Anwesenheit eines Haares. Der Haarbalg selbst aber war völlig unverändert, der Sinusraum gleichweit, die Zahl der Nerven und

ihrer Endapparate unvermindert. Aber die Wurzelscheide umschloß in ihrer Mitte kein Haar mehr, sondern bildete einen soliden Zellenstrang (Fig. 13), der im untern Teil mehr kreisförmigen, im obern mehr ellipsoiden Querschnitt zeigt. In die Epidermis geht dieser Zapfen über, ohne sich in ihr anders als durch die konzentrische Anordnung seiner Zellen abzuheben, und nur in ihren obersten Lagen zeigt sich in ihm noch einmal eine „Hornperle“. Leider war dieser Haarbalg etwa 10 mm unter der Epidermisoberfläche durchschitten, so daß ich das Verhalten der Papille in diesem Falle nicht untersuchen konnte, und ein zweites Haar, das gleiche Verhältnisse bot, stand mir nicht zur Verfügung. Ich vermute aber nach ähnlichen Befunden, die ich bei Zahnwalen (Grindwal) angetroffen habe und auf die ich weiter unten eingehen werde, daß die Papille unverändert erhalten ist, trotzdem das Haar selbst — das doch höchstwahrscheinlich in gleicher Weise wie sonst vorhanden war — fehlt. Wenn auch im ersten Augenblick das Querschnittsbild die Vermutung nahelegt, daß es sich hier um Haarwechsel handelt, so glaube ich diese doch zurückweisen zu müssen. Unter normalen Verhältnissen schiebt beim Haarwechsel das neue Haar das Kolbhaar vor sich her oder befindet sich — und dies ist speziell bei den Sinushaaren der andern Säuger der Fall — noch gleichzeitig mit ihm in der Wurzelscheide. Jedenfalls ist das haarlose Stück der Wurzelscheide, wo es beim Haarwechsel vorkommt, stets sehr kurz und zusammengeschrumpft. Es scheint mir alles dafür zu sprechen, daß gelegentlich (bei alten Tieren vielleicht häufiger) die Verhornung in den tiefsten Teilen der Haarwurzel, dicht über der Papille, aufhört und der biologisch bedeutungslose, verhornte Teil durch das Nachwachsen der unverhornten Zellen über der Papille herausgeschoben wird, so daß allmählich nur noch der oben geschilderte solide Zellenstrang übrigbleibt, von einem eigentlichen Haarwechsel also nicht geredet werden kann.

Die Fötalhaare, die ich untersuchen konnte (von einem 3,20 m langem Fötus), zeigen schon im verkleinerten Maßstabe das Verhalten der erwachsenen Tiere, insbesondere Balg, Sinus und Nerven, doch ist die Papille völlig flach und ohne sekundäre Papillen. Im Haare findet sich dicht über der Papille feinkörniges Pigment, und die Wurzelscheide selbst ist etwas weiter hinab pigmentiert als beim erwachsenen Tier. Vereinzelt Pigmentklümpchen fand ich außerdem in den tiefern Schichten des Subepidermalgewebes in der Haarbalgumgebung. Beim erwachsenen Tiere findet sich Pigment im Sub-

epidermalgewebe — in Chromatophoren oder in scholligen Klümpchen — nur in der Haarumgebung dicht unter der Epidermis.

#### 4. *Balaenoptera acuto-rostrata* LACÉPÈDE (Zwergwal).

Die Haare des Zwergwales haben mir leider zu mikroskopischen Untersuchungen nicht vorgelegen, doch ist anzunehmen, daß die Verschiedenheiten von den beschriebenen *Balaenoptera*-Arten nur geringfügig sind, allerdings scheint die Zahl der Haare etwas reduziert zu sein. Es sind aber nur sehr wenig Angaben in der Literatur darüber zu finden. BENHAM zählt nur etwa 30 im ganzen. Ich habe 2 Föten von 60 und 70 cm Länge in Bergen untersuchen können, diese hatten 8 (10) Haare auf der Oberkieferhaut und 12 (13) am Unterlippenrand rechts und links zusammen; das Haarfeld am Kinn zählte etwa 30 Haare. Die nebenstehende Abbildung (Textfig. A) — nach Skizzen von Cand. rer. nat. WASSERLOOS — zeigt die Anordnung der Haare.

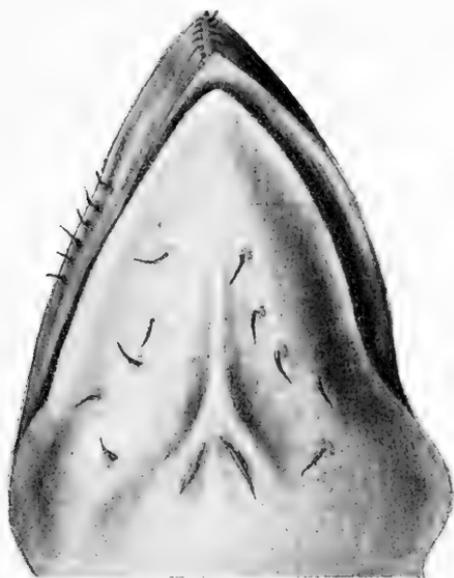


Fig. A.

Kopf eines Zwergwalfötus *Balaenoptera acuto-rostrata* LACÉPÈDE (verkleinert) zeigt die Anordnung der (hervorgehobenen) Haare.

#### 5. *Megaptera nodosa* BONNATERRE = *boops* auct. (Knölwal).

Der Knölwal hat von allen Walen die augenfälligste Behaarung, da seine Haare den bekannten Knollen, denen er seinen Namen ver-

dankt, eingepflanzt sind. Am Unterkiefer sind die Knollen jederseits in drei dem Kieferrande parallelen Reihen angeordnet, von denen sich die äußerste am wenigsten weit nach hinten erstreckt, die innerste am weitesten. Am Kinn stoßen die beiderseitigen Reihen zusammen, hier sind die Knollen am höchsten, hier finden sich auch die „Zwillingsknollen“ und zwischen den Knollen zahlreiche — etwa 2 Dutzend — Haare. Es entspricht diese Stelle also dem Haarfeld am Kinn der *Balaenoptera*-Arten. Am Oberkiefer zieht von den Spritzlöchern genau median eine Knollenreihe bis zur Spitze, außerdem jederseits eine Anzahl Knollenreihen. Auch an der Oberkieferspitze stehen zwischen den Knollen Haare. Im übrigen verweise ich auf die ältere Literatur und meine frühere Arbeit, in der ich auch den Bau der Knollen geschildert habe. Da RAWITZ (1906) und ich (1907) schon die Knölwalhaare behandelt haben, kann ich mich hier sehr kurz fassen. Die Unterschiede von den andern Furchenwalen im feinem Bau der Haare sind nur unwesentliche. Die Papille (abgebildet in meiner frühern Arbeit) liegt meist etwa 20 mm unter der Epidermisoberfläche. Der äußere Haarbalg ist noch derber als bei den andern Furchenwalen, selbst beim Finwal. Die Wurzelscheide — im übrigen den andern gleich — zeigt geringe Zapfen- und Leistenbildung im untersten Teil, hier treten auch zuweilen Hornperlen auf, im mittlern ist sie glatt, im obern zeigt sie starke Bildung der Leisten, die regelmäßiger als bei den bisher besprochenen radienartig nach allen Seiten vordringen und dadurch auf dem Querschnitt ein sternartiges Bild geben. Auch der innere Haarbalg macht einen regelmäßiger gebauten Eindruck, der innere Teil ist fast frei von Blutlacunen, die auf den weitem äußern beschränkt sind, und zeigt eine strahlige, gleichmäßige Anordnung der Bindegewebsfasern, zwischen denen die Nerven heraufziehen. Der Sinusraum ist im obern Teile nur wenig weiter als im untern und zeigt durchweg einen runden Querschnitt, der Durchmesser beträgt meist nicht über 1,5 mm. Die Zahl der Nervenfasern, die in einen Haarbalg treten, liegt zwischen 300 und 450. Die Lamellenkörperchen finden sich einzeln im untern und mittlern, erheblich zahlreicher im obern Teil des Sinusraumes, sehr viele liegen aber wiederum in den Subepidermalpapillen der Knollenkuppe, nachdem die zugehörigen Nerven den Haarbalg oben verlassen haben. Die Knollen bilden also gewissermaßen Tasthügel. Die Endkolben der Knölwalhaare messen meist 60—90  $\mu$  im Durchmesser, doch kommen auch noch kleinere vor, insbesondere in den Subepidermalpapillen der Knollenkuppen,

dagegen gibt es auch beträchtlich größere, 120—140  $\mu$  im Durchmesser haltende, die dann oft isolierter liegen, und diese sind damit die größten Lamellenkörperchen aus den Haaren aller untersuchten Wale.

### B. Zahnwale.

Bis in die allerjüngste Zeit war die Meinung verbreitet, daß die Zahnwale außer *Inia* im erwachsenen Zustande völlig haarlos seien und daß nur bei einigen Zahnwal föten eine, für jede Species charakteristische, geringe Zahl von Borsten an der Oberlippe vorkäme, diese verschwänden aber kurz vor oder nach der Geburt wieder. Gelegentliche Notizen und Abbildungen blieben unbeachtet, so die von MURIE (1871), der die Spuren von 8 Borsten in 2 Reihen auf der Oberlippe von *Grampus griseus* fand, die von FLOWER, der gleichfalls bei einem jungen Exemplar von *Grampus griseus* 8 weiße Borsten auf jeder Seite der Oberlippe bemerkte, und die von TURNER (1888), der jederseits 4 schwarze Borsten bei einem jungen *Delphinus albirostris* beobachtete, und die von einigen Anderen noch. In meiner frühern Arbeit (1907) machte ich darauf aufmerksam, daß mindestens die Bälge der Föthalhaare auch bei den Zahnwalen stets erhalten bleiben, und inzwischen hat KÜKENTHAL (1909) die Haare von 2 erwachsenen Zahnwalen, *Delphinus tursio* und *Delphinus delphis*, beschrieben und kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß „bei manchen Arten [von Zahnwalen] auch beim erwachsenen Tiere Haaranlagen persistieren“. Ich habe bei allen von mir untersuchten Zahnwalen die Föthalhaare auch bei den erwachsenen Tieren gefunden, wie ich sogleich zeigen werde.

#### 1. *Phocaena phocaena* L. = *communis* CUV.

Von *Phocaena phocaena* stand mir ein überreiches, aus der Ostsee stammendes Material in Königsberg zur Verfügung, an dem ich meine Untersuchungen machen konnte. Die ältern Angaben über die Haare von *Phocaena* hat KÜKENTHAL (1909) schon zusammengestellt, so daß ich darauf verweisen kann.

Beim Fötus finden sich fast parallel dem Oberlippenrande jederseits meist 2 farblose Borsten, deren genaue Lage beim reifen Fötus bei einer Länge der halben Mundspalte vom innern Mundwinkel bis zur Oberkieferspitze von 6—7 cm folgende ist: Abstand von der Oberlippenkante 13—14 mm, Abstand des hintern Haares vom innern Mundwinkel 35 mm, Abstand des vordern Haares vom hintern

4—5 mm. Außer diesen Oberlippenhaaren bemerkt man am Fötus niemals eine Spur von Haaren. An der entsprechenden Stelle findet man nun bei aufmerksamem Suchen auch beim erwachsenen Tier die Haare, deren freie Schäfte allerdings nur in allerseltensten Fällen die Hautoberfläche überragen, meist sind nur 2 kleine Crypten in der Haut zu erkennen. Der senkrechte Abstand dieser beiden Haargrübchen vom Oberlippenrand beträgt etwa 2,5 cm (das hintere steht etwas weiter ab als das vordere), die Entfernung zwischen beiden 1 cm und die des hintern Grübchens zum innern Mundwinkel 7 cm. Ich bemerkte schon, daß für gewöhnlich 2 Haare jederseits vorkommen, doch sind Abweichungen (3 oder nur 1 Haar einseitig oder auf beiden Seiten) nicht gar zu selten. Und da auf die Konstanz der Zahl der Zahnwalhaare bei den Föten seit ESCHRICHT mehrfach hingewiesen ist, lasse ich aus meinen Notizen eine Tabelle (siehe nächste Seite) folgen.

Aus der Tabelle geht hervor, daß bei 43 untersuchten Tieren nur 22mal — also in der Hälfte der Fälle — beiderseits die Normalzahl 2 vorhanden ist. Von den Abweichungen ist über die Hälfte nur einseitig, und die Vermehrung der Haare auf 3 ist etwas häufiger als die Verminderung auf 1. Ein Zusammenhang zwischen der Abweichung der Zahl und dem Geschlecht des Tieres ist nicht nachweisbar.

Außer den Haarcrypten sieht man aber bei vielen Exemplaren, insbesondere am Kopfe, gelegentlich aber auch sonst am Körper, größere oder kleinere Grübchen, die äußerlich oft ganz den gleichen Eindruck machen, die aber, wie die nähere Untersuchung zeigt, mit Haaren nichts zu tun haben und die ich deshalb „Pseudohaarcrypten“ nennen möchte. Sie sind meist in geraden oder leicht gebogenen Reihen angeordnet, zuweilen stehen sie auch einzeln, und es scheint sich in vielen Fällen um frische Bißwunden oder deren Narben zu handeln. Ich würde hierauf gar nicht eingehen, wenn nicht Verwechslungen mit Haaren so nahe lägen, aber man kann sich schon makroskopisch leicht davon überzeugen, ob „Haarcrypten“ oder „Pseudohaarcrypten“ vorliegen, wenn man einen Schnitt parallel zur Oberfläche dicht unter der Epidermis führt: bei Haarcrypten hebt sich der Haarbalg und die schwarzpigmentierte Wurzelscheide darin deutlich von dem weißen Fettgewebe ab, bei Pseudohaarcrypten ist hiervon nichts zu sehen. Übrigens sind in der Literatur schon einzelne Angaben vorhanden über Flecken, Gruben und Narben bei Walen, insbesondere Zahnwalen. So beschreibt v. HAAST ein

Jahr	No.	Ge- schlecht	rechts	links	Bemerkungen
1905	1		2	2	
"	2a		2	2	Fötus
"	3		2	2	
"	4		2	3 <sup>1)</sup>	1) und zwar entspricht das hintere Haar rechts — auch in den andern Fällen — dem mittlern links, so daß das hinterste Haar überzählig ist
"	5		2	2	
"	6		3	2	
"	8		2	3	
"	9		3	3	
"	11		2	2	
"	12		2	2	
"	13		2	2	
"	14		2	2	
"	14a		2	2	Fötus
"	15		2	2	
"	16 <sup>2)</sup>		3	2	2) nicht mehr genau festzustellen, auf welcher Seite 2 und auf welcher Seite 3 Haare standen
"	17		1	1	
"	17a	♂ Fötus	2	2	
"	18		3	3	
"	18a		1	2	Fötus
"	19a		2	2	"
1907	1		2	2	
"	2		2	1	
"	3		2	3	
"	4		2	3	
"	5		2	2	
"	5a		2	2	"
"	6		2	2	
"	7		1	1	"
"	7a		1	1	"
"	8		2	1	
"	9		2	1	
"	10		3	2	
"	11		2	2	
Aus der Sammlung von Bergens Museum					
"	"		3	3	"
"	"		2	2	"
"	"		2	2	"
"	"		3	3	"
"	"		2	1	"
"	"		2	2	"
"	"		2	2	"
"	"		2	1	"
"	"		3	3	"
"	"		2	2	"

Weibchen von *Ziphius novae-zealandiae* und bildet es auch ab, das mit zahlreichen Narben bedeckt ist, die augenscheinlich von den Zähnen des Männchens herrühren, während GRIEG (1904) Poren in einer Stirnfurche bei *Mesoplodon bidens* beobachtete, die sich bei näherer Untersuchung als Narbe erwies. Ähnliches berichtet HARMER von *Delphinus delphis* in einem Aufsatz, den ich mir leider nicht zu-

gänglich machen konnte, so daß ich mich mit dem Referat begnügen mußte. Hierher gehören wohl auch WEBER's Angaben über die Poren am Mundwinkel vom Blauwal und schließlich auch meine Mitteilung (1910) über die Ursache der Hautflecken bei Bartenwalen. Auf die von VAN BAMBEKE und KÜKENTHAL beschriebenen Follikel bei *Tursiops* komme ich bei Behandlung dieser Species, auf die „Porenfiguren“ beim Grindwal und ähnliche Bildungen bei andern Walen später bei den Haaren vom Grindwal zu sprechen.

Über den feinern Bau der Haare — es liegt bisher nur eine Notiz von MALM (1867) über die Föthalhaare von *Phocaena* vor und eine kurze Beschreibung von RAWITZ, mit dessen Anschauungen ich aber in wichtigen Punkten nicht übereinstimmen kann — ist Folgendes zu sagen. Im wesentlichen sind die Haare von *Phocaena* — und dies gilt natürlich auch für die andern Zahnwale — nach dem gleichen Typus gebaut wie die Bartenwalhaare, also Sinushaare, versorgt von sehr zahlreichen Nerven, die nicht frei, sondern in Endkolben endigen und denen Drüsen und Muskeln fehlen. Aber wie die Zahl der Haare überhaupt auf einige wenige auf der Oberlippe vermindert ist, so auch jedes einzelne für sich wieder in seinen einzelnen Teilen. Der freie Haarschaft, schon bei den Bartenwalen sehr mürbe und hinfällig, erhält sich hier fast niemals im post-fötalen Leben. Die Wurzel, bei manchen Bartenwalen mehr als 20 mm unter die Epidermisoberfläche reichend, dringt bei *Phocaena* nur 5, selten 6—7 mm unter die Oberfläche. Bei Aufhellung des Hautstückes, das die Haare enthält, in Cedernöl sieht man (Textfig. B), daß der Haarbalg meist etwas schräg eingesenkt ist und sich über die Wurzel hinaus nach unten in einen Gewebsstrang fortsetzt. Die Wurzelscheide ist — anders als bei den Bartenwalen — bis unten hin dunkel pigmentiert. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Wurzelscheide vornehmlich an ihrer Peripherie pigmentiert

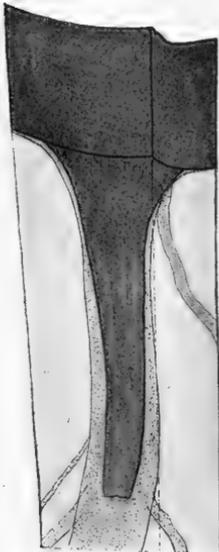


Fig. B.

Hautstückchen der Oberlippe von *Phocaena phocaena* L. in Cedernöl aufgehellt, um Haarwurzel und Haarbalg zu zeigen. (ca. 10:1.)

ist, das Pigment liegt in Gestalt kleiner Körnchen in den Epithelzellen, wie in der Epidermis; sie ist durchaus einheitlich und zeigt auch kaum mehr eine Andeutung einer innern Wurzelscheide. Nach außen springt sie in einer großen Zahl kleiner Zapfen und Leisten vor, die dem Außenrande der Wurzelscheide auf dem Querschnitt ein zahnradähnliches Aussehen verleihen (Fig. 16). Die Wurzelscheide macht den Eindruck eines soliden Epithelzapfens aus kubischen Zellen, die sich nach innen mehr und mehr abflachen, dessen Zentrum mehr oder weniger weit nach der Peripherie zu verhornt ist, und dieses verhornte Zentrum, aus völlig gleichartigen, fast pigmentfreien Zellen bestehend, stellt das Haar dar, das dadurch ein sehr wechselndes Bild bietet. Zuweilen ist es ganz dünn, nur 80—100  $\mu$ , bei andern Tieren wieder dicker bis 180  $\mu$ , immer aber scheint es sehr mürbe und brüchig, so daß es oft schon innerhalb der Wurzelscheide auf Längsschnitten in mehrere Stücke zerbrochen erscheint; aber stets ist es solide, und ein Bild, wie es RAWITZ gibt, habe ich bei den vielen untersuchten Haaren von *Phocaena* weder beim Fötus noch beim erwachsenen Tiere gesehen. Zwischen dem verhornten Teil, dem Haar, und den unverhornten Zellen treten zuweilen Spalträume auf, die gelegentlich auch innerhalb der unverhornten abgeplatteten Zellen liegen. Diese Spalten finden sich aber fast nur in den obersten Teilen dicht unter der Epidermis, wo die abgeplatteten Innenzellenlagen der Wurzelscheide schon in das Stratum corneum der Epidermis übergehen. Der unterste Teil der Wurzelscheide ist stets unverhornt, so daß die Papille nur von der Wurzelscheide umfaßt wird, und erst in wechselnder Entfernung über ihr beginnt die Verhornung des innersten Teiles. Von Haarwechsel habe ich niemals eine Andeutung gefunden. Der Querschnitt der Wurzelscheide und des ganzen Haarbalges ist zuweilen fast kreisrund, häufiger noch eiförmig. Hornperlen, wie bei manchen Bartenwalhaaren, kommen gelegentlich sowohl innerhalb der Wurzelscheide selbst — und unter Umständen von größerm Durchmesser als das Haar — oder in den nach außen vorspringenden Zapfen und Leisten der Wurzelscheide vor.

Die Papille (Fig. 15) ist recht ansehnlich und besteht aus einem sehr zellreichen, feinfasrigen Bindegewebe und wird reichlich mit Gefäßen versorgt. Sie ist von ovalem Querschnitt, der meist nach außen stumpfe Ausbuchtungen zeigt, dessen Durchmesser 250—300  $\mu$  durchschnittlich beträgt, während ihre Höhe meist über 400  $\mu$  beträgt und nur selten weniger als 300  $\mu$ . In den meisten Fällen

läuft sie nach oben in 2, 3 oder 4 Spitzen aus und nur sehr selten habe ich Papillen gefunden, die eine einheitliche Spitze haben.

Die Glashaut, die bei den Bartenwalhaaren stets sehr gut ausgebildet ist, habe ich bei *Phocaena* niemals nachweisen können. Dagegen ist der innere Haarbalg ziemlich ansehnlich entwickelt, er besteht aus einem feinfasrigen Bindegewebe, das sehr viel Kerne enthält. Der Verlauf der Fasern ist vornehmlich in der Längsrichtung des Balges. Zwischen den Bindegewebsfasern verlaufen zahlreiche Blutgefäße, und besonders im oberen Teile sind auch kleinere Sinusräume vorhanden, deren Wände von Endothelzellen ausgekleidet sind. Niemals aber finden sich auch nur annähernd so mächtig entwickelte Sinusräume wie bei den Bartenwalhaaren. Der innere Haarbalg umgibt übrigens die Wurzelscheide ringsum in gleichmäßiger Ausbildung, und daß er an einer Seite des Umkreises schwächer ausgebildet wäre, konnte ich nie wahrnehmen. Ferner verlaufen in der innern Balglage die Nerven und endigen hier in ihren Endkolben. Der äußere Haarbalg besteht aus einem Geflecht längs und zirkulär verlaufender derber Bindegewebsfaserbündel, seine Ausbildung ist aber im Vergleich zu der mächtigen Entwicklung bei den Bartenwalhaaren dürftig zu nennen (Fig. 16).

Der zum Haarbalg führende Nervenstrang besteht aus etwa 6 Nervenästchen, denen nur sehr wenig Bindegewebszüge beigemischt sind, so daß er im Gegensatz zu den Bartenwalen viel lockerer ist; dazu gesellen sich dicht unter der Papille noch einige Gefäße von nur kleinem Kaliber, von denen eins auch wieder die Haarpapille versorgt. Die Nerven spalten sich schon dicht unter der Papille in eine größere Zahl kleiner Ästchen, die sich kreisförmig um den äußeren Haarbalg anordnen, ihn durchdringen und im innern Haarbalg emporziehen. Die Zahl der markhaltigen Nervenfasern, die einen Haarbalg versorgt, variiert von 200—350. Kleinere Nervenästchen und Gefäße treten auch noch seitlich an den Haarbalg heran. Eine Beziehung zwischen der wechselnden Zahl der Haare und der gleichfalls wechselnden der versorgenden Nervenfasern derart, daß bei geringerer Haarzahl die Nervenfasernzahl zunimmt und umgekehrt, habe ich nicht feststellen können. Die Nerven endigen in ähnlichen Lamellenkörperchen wie bei den Bartenwalen, nur sind die einzelnen nicht so lang gestreckt und teilweise geschlängelt verlaufend, sondern erheblich kürzer, ziemlich gerade von länglich-eiförmiger Gestalt und viel geringerer Lamellenzahl (Fig. 17), so daß im allgemeinen der Durchmesser 30—40  $\mu$  beträgt und nur ganz selten

bis auf 60  $\mu$  steigt. Der Innenkolben scheint von gleicher Beschaffenheit und Dicke (um 20  $\mu$  herum) wie bei den Bartenwalen zu sein. Die Lamellenkörperchen liegen ziemlich gleichmäßig durch die ganze Länge des innern Haarbalges verteilt von der Höhe der Haarpapille aufwärts (doch niemals in der Haarpapille) bis zur Epidermisgrenze, einzelne auch noch in den Subepidermalpapillen der Haarumgebung, nachdem die Nerven den Haarbalg oben wieder verlassen haben; ihre Längsachse ist fast immer senkrecht zur Oberfläche der Haut gerichtet.

Die Fötalhaare sehen in gewisser Hinsicht den Bartenwalhaaren ähnlicher als die Haare der erwachsenen *Phocaena*. Stets ist ein Haarschaft vorhanden, der allerdings weder Mark noch Oberhäutchen besitzt; die einheitliche Wurzelscheide sondert sich schärfer von der Haarwurzel ab als beim erwachsenen Tiere, ihre Zapfen und Leisten springen weiter in den Haarbalg vor, fehlen zuweilen aber auch fast völlig. Die Glashaut ist auf Querschnitten meist zu sehen, vor allem aber erinnert der fötale Haarbalg mehr an das Verhalten der Bartenwale: der innere umschließt viel größere Blutsinus an seiner Peripherie, und auch der äußere ist verhältnismäßig viel mächtiger als beim erwachsenen Tiere. Den gleichen Eindruck machen die Nervenendapparate. Die Papille fand ich bei allen untersuchten Fötalhaaren in mehrere Spitzen nach oben auslaufend.

Im Gegensatz zum Bartenwalhaar macht also das Haar von *Phocaena* den Eindruck, als ob es phylogenetisch den Höhepunkt seiner Entwicklung bereits überschritten und ein Reduktionsprozeß einzusetzen begonnen hat. Der Höhepunkt der Ausbildung in der ontogenetischen Entwicklung liegt kurz vor der Geburt.

## 2. *Tursiops tursio* FABR.

Schon VAN BAMBEKE hat am Oberkiefer von *Tursiops tursio* einige porenförmige Grübchen, die den Eindruck leerer Haarfollikel machten, gesehen und untersucht. Der schlechte Erhaltungszustand seines Materials hat ihn zu keiner richtigen Deutung kommen lassen, doch hat er erkannt, daß es sich um zwei verschiedenartige Bildungen handelt. Die einen zeigten einen Bau wie die von WEBER beim Blauwal beschriebenen Gebilde, eine nach unten in die weiche Epidermis zapfenartig einsinkende Verdickung der Hornschicht ohne jede Beteiligung des Subepidermalgewebes; die andern enthielten einen konischen Körper — zweifellos die Haarwurzel —, den VAN BAMBEKE für einen eingedrungenen fremden Organismus hielt.

KÜKENTHAL (1909) beschreibt gleichfalls außer den Haarcrypten am Oberkiefer (9 rechts, 7 links) Porenbildungen am Kopfe, die sich am Vorderende des Oberkiefers, am Unterkieferrand und über den Augen fanden und die ich nach seiner Beschreibung und Abbildung (seine fig. 5 auf tab. 43) für identisch mit den Gebilden des ersten Typus von VAN BAMBEKE halte, die dessen fig. 1 zeigt. KÜKENTHAL faßt diese Bildungen als die letzten Rudimente ehemaliger Haarfollikelanlagen auf. Ich kann mich dieser Deutung nicht anschließen, sondern glaube, daß es sich um das handelt, was ich schon bei *Phocaena* als Pseudohaarcrypten bezeichnet habe, Bildungen, die mit Haaren nichts zu tun haben, beim Fötus noch nicht vorhanden sind und äußern Einwirkungen ihre Entstehung verdanken. Ich habe diese Pseudohaarcrypten bei *Tursiops* übrigens in der von KÜKENTHAL beschriebenen Form (2 Exemplare aus der Adria und mehrere von den Faeröer konnte ich untersuchen) nicht gesehen, dagegen stets die Haarcrypten auf der Oberlippe, über deren genaue Zahl besitze ich leider nur Notizen von einem Exemplar aus der Adria, und zwar befanden sich rechts 5, links 6 Haarcrypten am Oberkiefer, so daß die Haarzahl auch bei *Tursiops* ziemlich inkonstant zu sein scheint, da KÜKENTHAL rechts 9, links 7 angibt. Die Haarcrypten standen, wie untenstehende Zeichnung (Textfig. C) zeigt, in einer Reihe



Fig. C.

Kopf von *Tursiops tursio* FABR. zeigt die Lage der Haarcrypten auf der Oberlippe.

parallel zum Lippenrande und von diesem etwa 3 cm entfernt, die einzelnen Haare waren durch Zwischenräume von 7–10 mm getrennt.

Den feinern Bau der Haare von *Tursiops* hat KÜKENTHAL (1909) schon geschildert, so daß ich mich kurz fassen kann. Wie man bei Aufhellung des Hautstückes, das die Haare enthält, in Cedernöl sieht, verläuft der Haarbalg zumeist nicht senkrecht nach unten, sondern etwas schräg, außerdem ist er nicht ganz gerade, sondern mehr oder weniger säbelförmig gebogen; der zuführende Strang ist deutlich als Fortsetzung des Haarbalges erkennbar. Da das umgebende Subepidermalgewebe ziemlich derbfaserig ist, hebt sich das Haar nicht ganz so deutlich ab wie bei *Phocaena*. Die Papille liegt etwa 6 mm unter der Epidermisoberfläche. Auf Schnitten (Fig. 19) erkennt man Folgendes: die Haarwurzel ist lange nicht so rudimentär wie bei *Phocaena*, sie zeigt einen deutlich länglich-ovalen Querschnitt, der nach oben zu etwas rundlicher wird, sie besteht aus so dicht gedrängten völlig verhornten Rindenzellen, daß man die Grenzen kaum wahrnehmen kann, ein Oberhäutchen fehlt vollkommen, doch schließt das Haar im Zentrum einen runden Strang großer locker gefügter, teilweise zerfallener Zellen ein, die man als Haarmark ansprechen darf, ein Längsschnitt zeigt dies noch deutlicher (Fig. 19). Die Wurzelscheide legt sich nur im untern Teile eng an die Haarwurzel an, im obern besteht ein weiter Spalt, der zum Teil mit einer hornigen Substanz — wohl abgestoßene verhornte Wurzelscheidenzellen — erfüllt ist. Nach außen hat die nicht sehr dicke Wurzelscheide einen ziemlich glatten Rand, weiter vorspringende Zapfen und Leisten habe ich nie beobachtet, ebensowenig Hornperlen in ihr. Die Wurzelscheide zeigt eine sehr deutliche Schichtung in zwei Lagen, eine äußere aus kubischen nach innen sich abplattenden Zellen und eine innere aus platten fast völlig verhornten Zellen bestehende Lage; letztere darf wohl als rudimentäre innere Wurzelscheide aufgefaßt werden, in ihrem untern Teile ist sie ziemlich dünn, im obern dicker, wenn, was nicht ganz selten vorkommt, die sich abstoßenden völlig verhornten Zellen, die den Spalt zwischen ihr und der Haarwurzel ausfüllen, teilweise mit ihr im Zusammenhang bleiben. Während die Haarwurzel einen länglich-ovalen Querschnitt hat, hat die Wurzelscheide einen annähernd kreisförmigen Außenrand, nach innen zu ist insbesondere die innere Lage verschieden dick, wodurch der Unterschied mit der ovalen Form des Haares sich ausgleicht. Die Haarwurzel ist fast pigmentfrei und hat nur im untersten Teil eine nennenswerte Pigment-

anhäufung; bei der Wurzelscheide ist es gerade umgekehrt, die untere Hälfte ist fast pigmentfrei, in der oberen ist, vornehmlich am Außenrande, Pigment vorhanden, teils in den Zellen als Körnchen, teils als Chromatophoren zwischen der äußersten Zellenlage.

Eine Glashaut habe ich nirgends, weder auf Quer- noch auf Längsschnitten, nachweisen können. Der Haarbalg als solcher bietet keine wesentlichen Abweichungen von dem von *Phocaena*, doch ist zwischen beiden Balglagen ein breiter nur durch dünne Bindegewebsstränge durchzogener Blutsinusraum, der sehr an die Bartenwalhaare erinnert und durch seine Ausdehnung erheblich von *Phocaena* abweicht. Die Papille ist zuweilen glatt, wie es KÜKENTHAL beschreibt, zuweilen sendet sie mehrere stumpfe Ausläufer aufwärts (Fig. 18). Der zum Haarbalg führende Gefäß- und Nervenstrang bietet keine Abweichungen von *Phocaena*, doch scheint mir die Zahl der Nervenfasern etwas geringer zu sein, wenn ich auch keine exakten Zählungen ausführen konnte. Die Nervenendapparate liegen im innersten Teil des innern Haarbalges, sie sind noch kleiner als bei *Phocaena*, recht zart und bestehen nur aus einigen konzentrisch angeordneten Lamellenlagen mit zugehörigen Zellen, sie haben eiförmige Gestalt, ihr Querdurchmesser beträgt meist nicht über 30  $\mu$ .

### 3. *Globicephalus melas* TRAILL. (Grindwal).

Die Zahl der Haare beim Grindwal scheint zwischen 3 und 6 auf jeder Seite zu schwanken. Die Angaben in der Literatur beziehen sich nur auf die Föten und lauten:

jederseits 3 Haare (ESCHRICHT),
„ 4 „ (VAN BENEDEN),
„ 6 „ (WEBER),
„ 5 oder 4 Haare (FJELSTRUP),
„ 5 Haare, oder auf einer Seite 5, auf der andern 4 Haare (KÜKENTHAL).

Ich habe in BERGEN'S Museum 3 Föten untersucht, von denen 1 jederseits 3, der 2. jederseits 4 und der 3. rechts 4 und links 3 Haare zeigte. Die Haare sind im Gegensatz zu den farblosen der meisten andern Waltiese braunschwarze, ziemlich steife Borsten. Bei den erwachsenen Tieren sind sie bisher niemals beobachtet worden. Ich hatte das Glück bei meinem Aufenthalt auf den Faeröer zweimal beim Fang von Grindwalen zugegen zu sein, das erste Mal bei Midvaag, wo schon FJELSTRUP im Jahre 1887 dem

Fang beiwohnte, das zweite Mal bei Klaksvig; das erste Mal wurden etwa 150, das zweite Mal etwa 100 Tiere erbeutet. Ich habe nun bei allen Exemplaren, die ich darauf untersuchte — und deren Zahl war groß — die Haare nachweisen können. Nur sehr selten freilich ragten die Schäfte als schwarze Borsten frei über die Oberfläche oder wenigstens ihre Stümpfe, wie die Abbildungen (Fig. 21, 22) zeigen, meist waren nur die Crypten von außen sichtbar (Fig. 23), die auf der grünlich-schwarzgrauen Haut nicht immer leicht zu sehen waren. Flächenschnitte dicht unter der Epidermis zeigten aber stets sehr deutlich die pechschwarzen Haarwurzeln in dem weißen Fettgewebe. Die Haare sind jederseits in einer Reihe angeordnet, die parallel dem Oberlippenrande, etwas unterhalb der Falte verläuft, die die Fetthaube der Stirn mit dem Schnabel bildet. Am häufigsten zählte ich 4 Haare, zuweilen 5, zuweilen nur 3 auf jeder Seite; wie auch bei den andern Zahnwalen war die Zahl auf beiden Seiten nicht immer die gleiche.

Außer den Schnauzenhaaren oder Haarcrypten kommen beim Grindwal aber auch Pseudohaarcrypten vor, und diese sind schon lange bekannt. FJELSTRUP hat sie in seiner Arbeit „über den Bau der Haut bei *Globiocephalus melas*“ beschrieben und auch, in seiner etwas ausführlicheren Arbeit in dänischer Sprache, abgebildet. Die Abbildungen sind mir erst jetzt zu Gesicht gekommen und lassen keinen Zweifel, daß er ganz das Gleiche gesehen hat wie ich. FJELSTRUP schreibt: „Bei den meisten in Midvaag getöteten *Globiocephalen* zeigte die Haut, zumal in der Unter- und Oberkieferregion, eine Menge kreisförmiger Porenfiguren, in Größe und Anordnung individuell sehr verschieden. Die Kreise haben mindestens einen Durchmesser von 0,5—1 cm, einzelne bis über 1,5 cm. Die Anzahl der Poren in jedem Kreise variiert der Größe gemäß von etwa 20—50; ihr Durchmesser ist durchschnittlich 0,16 mm. Es finden sich sowohl unvollständige, sich schneidende oder beinahe konzentrische Kreise als vereinzelte Poren. Die Unterfläche des abgelösten Stratum corneum ist mit kegelförmigen Erhabenheiten, die den Poren entsprechen, und in das weiche Stratum mucosum eingesenkt gewesen, versehen. An den Embryonen ist nichts Ähnliches zu entdecken. . . . Dünne Vertikalschnitte zeigen unter dem Mikroskope, daß die Poren etwa 0,3 mm tief sind und daß die hohlen Kegel von den pigmenthaltigen Zellschichten des Stratum corneum gebildet werden. In der Tiefe jeden Hohlkegels ist eine Anzahl unregelmäßig zusammengestellter Epidermiszellen zu finden. Dies stimmt mit der Be-

schreibung WEBER's von den Löchern beim *Balaenoptera sibbaldii* genau überein. Wiefern diese Poren, wie schon BENNET angedeutet, und von WEBER genauer präcisiert, als Haarrudimente oder leere Haarfollikel aufzufassen sind oder ob sie vielleicht anders gedeutet werden können, ist mir wenigstens zur Zeit unmöglich zu entscheiden.“

Ich habe der Schilderung von FJELSTRUP nur noch zuzufügen, daß die kreisförmigen Porenfiguren meist nicht kreisförmig, sondern oval sind, wie meine Abbildungen (Fig. 24, 25) zeigen, daß die Zahl der Poren in diesen Ovalen 20 kaum überschreitet und daß endlich noch dunklere Dellen der Haut zwischen den Porenfiguren sichtbar sind. Auch mir fielen diese Gebilde sofort, schon bei Betrachtung der ersten Grindwale, auf, doch zuerst wußte ich sie auch nicht zu deuten, nur daß es sich nicht um Haare oder Haarrudimente handeln könne, sondern um Verletzungen handeln müsse, war mir klar. Aber was war die Ursache? Der Umstand, daß sich diese Gebilde am dichtesten um das Maul herum fanden, am übrigen Körper in abnehmender Häufigkeit, wies darauf hin, daß die Nahrungsaufnahme irgendwie beteiligt sein müsse. Die Nahrung der Grindwale aber sind Cephalopoden, und die Porenfiguren entpuppten sich als — Saugnapfmale der Nahrungstiere, *Ommastrephes* usw., die augenscheinlich dem Verschlungenwerden einen lebhaften Widerstand entgegenzusetzen, indem sie sich mit den Säugnapfen der Fangtentakel an dem Körper ihrer Feinde — am häufigsten in der Umgebung des Maules — festklammern: die Poren sind die Spuren der eingedrückten Chitin-zähnen der Saugnapfränder. Ähnliche Beobachtungen liegen übrigens von andern teuthophagen Walen vor; so berichtet TURNER (1888a) von *Mesoplodon bidens*, daß sich zahlreiche dunkelgraue Flecken auf der Haut fanden, von denen die meisten kreisförmige Gestalt aufwiesen und deren Durchmesser  $\frac{1}{4}$  — 1 Zoll betrug. Ich bin geneigt, diese kreisförmigen Flecken ebenfalls für Cephalopoden-Saugnapfmale zu halten. Ferner berichtet KOEFOED von einem bei Island erbeuteten Potwal, daß sich am Kopfe einander kreuzende Furchen befanden, von denen einige frisch, andere alt waren und wie Wundnarben aussahen, bei einigen war deutlich zu erkennen, daß sie von Tintenfischen herrührten, denn es waren zahlreiche Abdrücke ihrer Saugnapfe vorhanden; auch der Unterkiefer eines 1895 vom Fürsten von Monaco gefangenen Potwales war ganz mit Tintenfisch-Saugnapfmalen bedeckt, der Durchmesser des größten betrug 27 mm.

Ein paar Worte möchte ich nur noch über die Mündung des

äußern Gehörganges sagen, von der MURIE schon angibt, daß sie obliteriert ist. Wie die schwachvergrößerte Abbildung (Fig. 26) zeigt, ist eine äußere Öffnung gar nicht vorhanden, sondern es findet sich ein Verschuß in Gestalt eines kleinen Knöpfchens. Dies kommt, wie Längs- und Querschnitte zeigen, dadurch zustande, daß die Wände des Gehörganges, dessen enges Lumen sich nach außen immer mehr bis zu einem schmalen Schlitz verengert, kurz vor der Mündung aufeinanderstoßen, so daß die Hornschicht der auskleidenden Epidermis einen Pfropfen bildet, der die Öffnung verschließt. Vielleicht ist das „einzelne dicke Haar“, das ESCHRICHT einmal beim erwachsenen *Balaena mysticetus* und einmal beim Fötus von *Balaena australis* in dem äußern Gehörgang sitzend gefunden hat, nichts anderes als der von mir geschilderte Hornzellenpfropf in etwas stärkerer Ausbildung.

Die Untersuchung des feinern Baues der Grindwalhaare ergibt Folgendes. Bei der Betrachtung des in Cedernöl aufgehellten Hautstückes, das die Haare enthält, erkennt man schon, daß die Wurzelscheide bis unten hin pechschwarz pigmentiert ist und daß Zapfen und Leisten von ihr nach außen vorspringen. Die Haarfollikel verlaufen leicht bogig gekrümmt, ziehen im übrigen aber in annähernd rechtem Winkel in die Tiefe. Der zuführende Strang tritt wie bisher in der Achsenrichtung des Haarbalges an diese heran. Die Haarzwiebel ist bei allen etwas aufgetrieben, die Papille befindet sich 10—11 mm unter der Epidermisoberfläche bei den jüngern, 15 mm bei den ältern Tieren, bei letztern ist sie auch erheblich dicker. Die Haarwurzeln sind also tiefer in das Subepidermalgewebe eingesenkt als bei den bisher untersuchten Zahnwalen.

Die Haarwurzel (Fig. 27) hat einen annähernd kreisförmigen Querschnitt und besteht lediglich aus Rindenzellen, die ziemlich viel Pigment enthalten, die Wurzelscheide hat gleichfalls eine kreisförmige Begrenzung, ist ziemlich dick und durchaus einheitlich, außen aus einer Lage kubischer Zellen bestehend, die sich nach innen mehr und mehr abflachen. Zwischen Haarwurzel und Wurzelscheide beginnt schon dicht über der Zwiebel eine Spaltbildung, die teilweise mit verhornten Wurzelscheidenzellen ausgefüllt ist, die zuweilen noch durch Zellbrücken mit der Wurzelscheide verbunden sind. Außen sitzen der Wurzelscheide zahlreiche in ihrer Achsenrichtung verlaufende dünne Leisten und Zapfen auf, die sich häufig an ihrem Außenrande etwas verdicken und hier kleine Hornperlen enthalten. Das Pigment liegt in der Wurzelscheide vornehmlich in der äußersten kubischen Zellenschicht. Die Papille ist von gleicher

Beschaffenheit wie bei den andern Zahnwalen, vielleicht noch etwas voluminöser, oben in eine Anzahl kleiner Spitzen auslaufend, die einer gemeinsamen breiten Basis aufsitzen (Fig. 29). Eine eigentliche Glashaut fehlt auch dem Grindwalhaar. Innerer und äußerer Haarbalg bieten keine Abweichungen von den beschriebenen Zahnwalen, nur sind sie entsprechend der stärkern Ausbildung des ganzen Haares auch etwas stärker entwickelt. Der Blutsinus steht in seiner Ausbildung etwa in der Mitte zwischen *Phocaena* und *Tursiops*. Die Nerven verhalten sich, was Verteilung und Größe der Endapparate (Fig. 30) anlangt, wie bei *Phocaena*, eine exakte Zählung der eintretenden Fasern konnte ich nicht ausführen, doch scheint ein merklicher Unterschied von *Phocaena* nicht vorzuliegen.

Bei alten Tieren treten im Bau der Haare gewisse Abweichungen von dem eben geschilderten Verhalten auf, die ich noch kurz besprechen muß. Der ganze Follikel ist weiter in die Tiefe gerückt von 10–11 auf 15 mm unter die Epidermisoberfläche, gleichzeitig hat er entsprechend an Breite zugenommen, die Sinusräume sind trotzdem etwas zusammengeschrumpft, aber der nervöse Apparat ist völlig unverändert, ebenso stets die Papille. Dagegen zeigt die Haarwurzel stark regressive Veränderungen bis zu völligem Schwund und in geringerem Maße auch die Wurzelscheide. Man findet also entweder Zustände, wie sie beim erwachsenen *Phocaena* ganz regelmäßig vorkommen, daß die Haarwurzel gewissermaßen ersetzt ist durch eine brüchige ungleich dicke Hornmasse, die in einem Hohlraum der Wurzelscheide liegt — beim Grindwal ist diese Hornmasse übrigens schwarz pigmentiert —, oder eine Haarwurzel fehlt völlig, der Hohlraum in der Wurzelscheide ist ganz leer, nachdem auch der letzte Rest der Haarwurzel ausgestoßen ist. Zwischen diesen beiden Extremen kommen alle Übergänge vor, auch derart, daß im obern Follikelteil noch Haarwurzelstücke stecken, im untern keine mehr. Wenn der Follikel leer ist, legen sich die Wände aneinander, so daß der Querschnitt aus dem kreisrunden zu einem ovalen wird, und in der Wurzelscheide bleibt nur noch ein ganz schmaler Spalt offen (Fig. 28). Es ist anzunehmen, daß auch dieser sich völlig schließt und dann der Zustand eintritt, den ich einmal beim Seiwal angetroffen und dort beschrieben habe (S. 11), daß im Haarbalg nur ein solider Epithelzapfen übrig bleibt. Von Haarwechsel ist also keine Spur vorhanden, denn eine Neubildung der Haarwurzel scheint nie vorzukommen, wie ja auch ein eigentliches Kolbenhaar fehlt; ist die Haarwurzel geschwunden, so scheint auf der unveränderten

Papille, die ja nicht näher an die Epidermis heranrückt wie beim Haarwechsel, sondern tiefer nach unten sinkt, ein solider Epithelstrang sitzen zu bleiben, der oben ins Stratum mucosum der Epidermis übergeht.

#### 4. *Lagenorhynchus acutus* GRAY.

Die Zahl der Fötalhaare von *Lagenorhynchus acutus* ist:

jederseits 8 Haare nach	ESCHRICHT,
„ 8 „ „	WEBER,
„ 7 „ „	KÜKENTHAL (1893).

Ich konnte in Bergen 7 Föten untersuchen, die folgende Zahlen aufwiesen:

rechts	links
7	5
6	6
6	6
5	5
5	5
5	4
4	6

Die Anzahl schwankt also erheblich auf jeder Seite, nämlich von 4—8. Von den Föten, die ich untersuchte, hatte nur 1 Exemplar farblose, die 6 andern hatten braunschwarze Borsten. Mir standen nur von 1 erwachsenen Exemplar 2 Haare zur Verfügung, die Herr Prof. JÄGERSKIÖLD so liebenswürdig war für mich zu konservieren, von diesen habe ich das eine in eine Längs-, das andere in eine Querserie zerlegt. Die 4 übrigen Hautstückchen, die mir noch mitgesandt waren, enthielten keine Haare, sondern nur Pseudohaarcrypten, wie die Aufhellung in Cedernöl ergab, woraus hervorgeht, daß hier ebenso wie bei den bisher besprochenen Delphinen Pseudohaarcrypten vorkommen und leicht zu Verwechslungen führen können.

Die aufgehellten Hautstückchen zeigten, daß die Wurzelscheiden bis zur Papille herunter tiefschwarz pigmentiert sind und daß die Follikel in einer leichten Bogenlinie, in deren Verlängerung der Gefäß- und Nervenstrang herantritt, in die Tiefe gehen. Die Papille befand sich bei dem einen Haar 5,5, bei dem andern 6 mm unter der Epidermisoberfläche.

Die Schnitte zeigen, daß Haarwurzel und Wurzelscheide sich ebenso verhalten wie bei *Phocaena*, nur enthalten sie mehr Pigment,



und der Außenrand der Wurzelscheide ist fast ganz glatt und zeigt nur oben Andeutung von Leistenbildung (Fig. 32). Die Glashaut fehlt auch hier. Die Papille läuft nach oben in 2 stumpfe Ausbuchtungen aus (Fig. 31). Der Haarbalg erinnert sehr an *Tursiops*, vielleicht ist er — sowohl der innere wie der äußere — noch etwas kräftiger ausgebildet; der äußere Haarbalg scheint übrigens nicht gleichmäßig dick zu sein, sondern an der einen Seite ist er noch

Fig. D.

Hautstückchen der Oberlippe von *Lagenorhynchus acutus* GRAY in Cedernöl aufgeheilt, um die Haarwurzel zu zeigen. (ca. 10:1.)

stärker entwickelt. Der Sinusraum zwischen beiden Balglagen ist wie bei *Tursiops* gleichmäßig und gut ausgebildet, auch der Nervenapparat verhält sich ebenso, die Endkolben sind sehr klein. Der Teil der Nerven, deren Endapparate in den Subepidermalpapillen der Haarumgebung liegen, tritt zum größern Teil gar nicht in den Sinusraum ein, sondern verläuft im äußern Haarbalg oder an dessen Außenrand. Die Zahl der markhaltigen Nervenfasern, die zu einem Follikel gehört, schätze ich nach Zählung an dem querschnittenen Haar auf etwa 300.

##### 5. *Lagenorhynchus albirostris* GRAY.

Über die Haare von *Lagenorhynchus albirostris* habe ich einige Angaben gefunden. TURNER (1888b) berichtet, daß ein junges Männchen, dessen Kopf er auch abbildet, Haare trug: „Auf dem weißen Teil der linken Oberlippe ragten 4 schwarze Haare hervor, jedes etwa  $\frac{1}{2}$  Zoll lang, sie kamen aus gesonderten Follikeln, die sich mit enger Mündung öffneten . . . Auf der rechten Oberlippe befanden sich nur 3 Haare.“ 12 Jahre vorher erwähnten unabhängig voneinander sowohl CUNNINGHAM wie auch CLARK das Vorkommen von 4 schwarzen Borsten bei *Lagenorhynchus albirostris*, die jederseits der weißen Oberlippe eingepflanzt sind, und WEBER (1885) wiederholt ihre Angaben. Ich habe in Bergen 2 Föten gesehen, von denen der eine beiderseits 3, der andere rechts 4 und links 3 Haare trug.

Die Farbe der Borsten war bei dem 1 Exemplar schwarz, bei dem andern weiß. Mikroskopische Untersuchungen konnte ich nicht anstellen.

6. *Orcinus orca* L. = *Orca gladiator* BONNATERRE.

Über die Haare des Schwertwals habe ich in der Literatur keine Notiz gefunden. Ich konnte in Bergen 9 Föten untersuchen. Die Borsten waren bei allen hell und in folgender Zahl vorhanden:

rechts	links
3	3
3	3
3	3
3	3
3	3
4	3
4	4
4	4
6	6

Auch hier konnte ich leider keine mikroskopischen Untersuchungen anstellen.

### III. Allgemeiner Teil.

#### Morphologische und biologische Bedeutung der Haare bei den Waltieren.

Alle von mir untersuchten Wale zeigen also den Besitz von — freilich nur auf den Kopf beschränkten — einzelstehenden Haaren während ihres ganzen Lebens und zwar die Bartenwale in einer Zahl von 60–80 an Ober- und Unterkiefer, die an der vordersten Spitze des Körpers, dem „Kinn“, am dichtesten stehen, die Zahnwale in weit geringerer Zahl, nur wenige Borsten auf jeder Oberlippenseite. Die Zahl ist aber, wie ich gezeigt habe, auch bei den Odontoceten nicht so konstant, wie die frühern Beobachter der Föthalhaare glaubten, so daß sie zur Bestimmung der Embryonen wohl nur mit großer Vorsicht benutzt werden können. Es fragt sich nun, wieweit diese Resultate auch auf die von mir nicht untersuchten Wale zu übertragen sind. Bei den Bartenwalen liegt die Sache sehr einfach: Es ist wohl ganz sicher, daß die nichtuntersuchten Bartenwale keine wesentlichen Abweichungen von den untersuchten zeigen und daß

die Glattwale stets und in ähnlicher Anordnung am Kopfe Haare tragen, vielleicht sogar in noch etwas größerer Zahl als die Furchenwale. Aus frühester Zeit liegen hierüber schon Nachrichten vor, ich brauche nur an den schon in einer andern Arbeit von mir zitierten Ausspruch des alten MARTENS über den Gröndlandswal zu erinnern: „fornen an den Lefftzen unten und oben sitzen kurtze Haar.“ Und aus neuester Zeit liegen Bestätigungen vor von LÖNNBERG über *Balaena australis*, bei dem Haare an der Spitze von Ober- und Unterkiefer gefunden wurden. Etwas schwieriger liegen die Verhältnisse bei den Zahnwalen. Daß überall dort, wo Föthalhaare vorkommen, diese während des ganzen Lebens persistieren, darffüglich nach meinen Untersuchungen als sicher angenommen werden, und dies ist wohl bei allen Delphiniden der Fall. Bei den Platanistiden ist die Behaarung reichlicher als bei den Delphiniden und auch am Unterkiefer vorhanden, wie von *Inia* schon lange bekannt war und von *Platanista* erst kürzlich durch KÜKENTHAL (1909) nachgewiesen wurde. Über Haare bei Physeteriden habe ich nirgends Angaben finden können, doch liegt das wohl vornehmlich daran, daß die Untersucher hierauf nicht genügend geachtet haben. Nur KÜKENTHAL (1893, p. 237) bemerkt von einem kleinen Embryo von *Hyperoodon*, daß es den Anschein hatte, als ob sich an der Oberlippe Rudimente von 4 Haaren jederseits befänden, die mikroskopische Untersuchung ergab aber keine Sicherheit. Es liegt daher nahe, anzunehmen, daß die Physeteriden sich in bezug auf die Haare ebenso verhalten wie die andern Zahnwale und daß, wenn auch bei ihnen die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet wird, auch bei ihnen das Vorkommen von Schnauzenhaaren konstatiert werden wird. Und das Gleiche, glaube ich, wird die Untersuchung der Delphinapteriden in Zukunft ergeben, wenn jetzt auch ausdrücklich behauptet wird, daß Narwal- und Weißwalföten keine Spur von Haaren zeigen. Ich habe in Bergen einen 25 cm langen Weißwalfötus gesehen, der auf der linken Oberlippe 2 Crypten zeigte, die den Eindruck machten, als ob dort Haare gesessen hätten; eine nähere Untersuchung war leider nicht ausführbar, auch war der Fötus augenscheinlich nicht in frischem Zustande konserviert, so daß ich hiernach kein Urteil abgeben kann. Immerhin darf man auch wohl jetzt schon sagen, daß es völlig haarlose Säugetiere nicht gibt.

Der Bau der Haare der Waltiere weicht in wesentlichen Punkten erheblich von dem aller andern Säugetiere ab. Betrachten wir zunächst noch einmal die Bartenwalhaare. Es sind Sinushaare mit

einem weiten Sinusraum und sehr stark entwickeltem Haarbalg, denen Haarmuskeln und Drüsen völlig fehlen. Die Haarwurzel reicht tief in das Subepidermalgewebe (bis über 20 mm bei manchen), im Gegensatz dazu ist der Haarschaft eine kurze, farblose, brüchige Borste. Die Wurzelscheide ist einheitlich und zeigt an der Peripherie zapfen- und leistenartige Vorsprünge, in denen zuweilen Hornperlen vorkommen, sie ist nur in ihrem obersten Abschnitte pigmentiert. Die Papille läuft nach oben meist in eine große Anzahl Spitzen aus. An jeden Haarbalg tritt in seiner geraden Verlängerung von unten ein Gewebsstrang heran, der die zuführenden Gefäße und Nerven enthält. Jedes Haar wird von mehreren Hundert markhaltigen Nervenfasern versorgt, die in eigenartigen Lamellenkörperchen im innern Haarbalg endigen, die bei den verschiedenen Arten eine etwas wechselnde Lage und Größe haben; bei manchen Arten verläßt ein Teil der Nerven oben wieder den Haarbalg und endigt in den gleichen Lamellenkörperchen in den Subepidermalpapillen der Haut der Haarumgebung. Ein Haarwechsel fehlt vollkommen, die schon beim Fötus angelegten Haare persistieren, alle Crypten usw. oder sonstigen Bildungen, die für Haarrudimente gehalten und beim Fötus nicht angelegt sind, haben mit Haaren nichts zu tun (Pseudohaarcrypten) und verdanken spätern, äußern Einflüssen ihre Entstehung.

Die Zahnwalhaare haben annähernd den gleichen Bau wie die Bartenwalhaare, zeigen aber doch folgende Unterschiede. Mit der Abnahme der Zahl ist eine Reduktion der einzelnen Teile des Haares Hand in Hand gegangen. Der Haarschaft ist ganz hinfällig geworden und nur in den seltensten Fällen noch erhalten, die Haarwurzel ist meist nur 5—6 mm tief unter die Oberfläche der Epidermis eingesenkt und nur ausnahmsweise (*Globicephalus*) bis 15 mm. Der Haarbalg ist weniger kräftig ausgebildet, der Sinusraum beginnt mehr oder weniger zu schwinden. Die Glashaut scheint stets zu fehlen, und als äußerlich in die Augen fallende Differenz zeigt sich eine dunkle Pigmentierung der Wurzelscheide und oft auch des Haares bis unten hin. Die Zahl der an den Balg tretenden Nervenfasern ist etwas geringer, ihre Endkörperchen sind kleiner als bei den Bartenwalen. Die Papille hat meist mehrere Ausläufer an der Spitze und ist nur selten einheitlich.

Wir sehen also, daß am Walhaare eine ganze Anzahl teils regressiver teils progressiver Vorgänge sich abgespielt hat. Erstere führten zu völligem Schwunde von Haarmuskeln und Drüsen, zu starker Reduktion des Haarschaftes, zu einer Vereinheitlichung der

Wurzelscheide; letztere vor allem zu einer Vermehrung der Nervenfasern und ihrer eigentümlichen Endigung in Lamellenkörperchen.

Das Verhalten der Haarpapille hat, glaube ich, weiter keine prinzipielle Bedeutung, zumal die Anlage eine einheitliche, wenigstens bei den Bartenwalen, ist; also etwa wegen der Vielspitzigkeit zu glauben, daß auch das einzelne Walhaar einer Vielheit von Haaren entspreche, ist nicht angängig. Dann aber kommen gelegentlich bei den Zahnwalen und auch beim Blauwal einheitliche Papillen vor, und ferner sind nicht so ganz selten bei andern Säugetieren mehrspitzige Haarpapillen beobachtet. So berichtet SMITH von den Borsten des Elephanten, daß in ihrem Innern sich hohle in der Längsrichtung ziehende Röhren finden, in die er Ausläufer der Papille eintreten zu sehen glaubte. Beim Menschen hat GIOVANNI zuweilen Barthaarpapillen gefunden, die 2 bis 13 Fortsätze hatten, und auch abgebildet, und ich selbst habe Ähnliches gelegentlich bei den Grannenhaaren des Kaninchens gefunden.

Vielleicht hängt die Vielspitzigkeit der Papille auch mit einer andern schon besprochenen Eigentümlichkeit der Walhaare zusammen, nämlich dem fehlenden Haarwechsel. Die Haare, die ja wegen ihrer Brüchigkeit nicht lang werden, wachsen dauernd, vermutlich aber sehr langsam. In höherm Alter — bei den verschiedenen Formen wohl zu ganz verschiedenen Zeiten, früher bei den Zahnwalen, ganz spät oder überhaupt nur ausnahmsweise bei den Bartenwalen — wird die Bildung der Haarwurzel immer kümmerlicher, bis sie schließlich nur noch aus einer locker zusammenhängenden Masse verhornter Wurzelscheidenzellen besteht. Endlich hört auch dies auf, und nach Ausstoßung der letzten verhornten Zellen aus dem Spalt in der Wurzelscheide, schließt sich diese, und ein solider Epithelzapfen, der oben in das Stratum mucosum der Epidermis übergeht, bleibt übrig. Mit den Bildungen, die WEBER beim Blauwal, KÜKENTHAL bei Delfinen für Rudimente von Haaren oder Haaranlagen hielten, hat diese Erscheinung also gar nichts zu tun: Nicht eine Einsenkung eines Hornzellenzapfens in das weiche Stratum mucosum der Epidermis ohne Beteiligung des Subepidermalgewebes bleibt als Rest eines Walhaares zurück, sondern im Gegenteil ein weicher Epithelzellenstrang, der in dem völlig unveränderten Haarbalg sitzen bleibt. Wir dürfen wohl als sicher annehmen, daß alle Haare, die beim Walfötus angelegt werden, während des ganzen Lebens erhalten bleiben und daß später keine neuen Haaranlagen entstehen, also auch nicht rudimentär werden können, und daß alles, was dafür ge-

halten ist, wie die eben geschilderten Gebilde WEBER'S, KÜKENTHAL'S u. A., Pseudohaarcrypten in meinem Sinne sind, die ihre Entstehung äußern Einflüssen im postfötalen Leben verdanken, Verletzungen durch Bisse, Cephalopoden-Saugnäpfe und Ähnliches.

Die Zapfen und Leisten der Wurzelscheide mit ihren zuweilen vorkommenden Hornperlen sind gewissermaßen als Ersatz für den fehlenden Haarwechsel anzusehen und ohne weitere Bedeutung, denn als die Überreste der Talgdrüsenanlagen wird sie wohl niemand ansprechen wollen.

Über die Zahl der Nervenfasern, die zu einem Tasthaar treten, liegen nur sehr wenige Angaben vor: nach HOGGAN beträgt sie bis zu einigen Hundert, nach SZYMONOWICZ tritt bei der Maus an jedes Tasthaar ein Bündel von 80—150 markhaltigen Nervenfasern heran, und wenn wir dies als Normalzahl setzen, wäre bei den Walen eine etwa dreimal so reiche Nervenversorgung der Haare vorhanden. Die Art der Nervenendigungen in den Haaren, speziell den Sinushaaren, ist in den letzten Jahren genau untersucht, sie endigen entweder in der äußern Wurzelscheide an Tastzellen oder bilden mit ihren Terminalfasern Geflechte an der Glashaut oder endigen auch wohl frei an den Gewebsbalken, die die Sinusräume durchziehen. Ganz abweichend hiervon und einzigartig ist das Verhalten bei den Walen, wo alle Nerven in Lamellenkörperchen endigen. Wie sich die Nervenfibrillen in ihrem Innenkolben verhalten, konnte ich nicht feststellen, doch ist anzunehmen, daß es hier nicht anders ist, als es die neuen Untersuchungen für die VATER-PACINI'schen Körperchen und ähnliche Nervenendapparate gezeigt haben. Eine gewisse äußerliche Ähnlichkeit zeigen nach SCHÖBL'S Untersuchungen die feinen Tasthaare auf der Fledermausflughaut insofern, als unter ihrem Balge Lamellenkörperchen liegen, und FRITZ hat zwischen den Bälgen der Sinushaare am Unterarm der Katze VATER-PACINI'sche Körperchen gefunden; innerhalb der Haarbälge kommen sie aber auch hier nirgends vor. In eine gewisse Parallele zu den eben genannten Gebilden kann man auch die Tastfedern stellen, bei denen nach KÜSTER dem Federbalg außen Lamellenkörperchen aufliegen. Abweichend von den andern Sinushaaren ist auch das Herantreten der versorgenden Nerven von unten her, eine — wohl nur äußerliche — Ähnlichkeit mit den Hautsinnesorganen der niedern Wirbeltiere.

Was ich beim Beginn meiner Untersuchungen erhofft hatte, die Unterschiede im Bau der Zahn- und Bartenwalhaare vielleicht für

phylogenetische Spekulationen ausnützen zu können, hat sich nicht erfüllt, die Unterschiede sind fast nur, wenn ich so sagen darf, quantitativer Natur, und vor allem ein Sinuskissen fehlt allen beiden. Man kann vielleicht sagen, das Bartenwalhaar macht einen — phylogenetisch gedacht — progressiven Eindruck, während das Zahnwalhaar, das kurz vor der Geburt am bartenwalähnlichsten ist, den Höhepunkt seiner Entwicklung bereits überschritten hat. Übrigens stellte sich bei den vergleichenden Untersuchungen, die ich an den Sinushaaren anderer Säugetiere vornahm, heraus, daß hier noch die Grundlagen für derartige Vergleiche überhaupt fast völlig fehlen. Nur das eine scheint mir sicher zu sein, daß Bartenwie Zahnwale von behaarten Vorfahren abgeleitet werden müssen, aber das hat ja schon eingehend WEBER ausgeführt.

Jetzt noch etwas über die biologische Bedeutung der Walhaare. Daß wir es bei ihnen mit wichtigen Sinnesorganen des „Oralsinnes“, nach der Bezeichnung EDINGER's, zu tun haben, kann bei ihrem enormen Nervenreichtum und ihrem eigenartigen Bau keinem Zweifel unterliegen. Was ist aber ihre Funktion? Ich glaube, daß sie — ich spreche jetzt nur von den Bartenwalen — bei der Nahrungssuche und -aufnahme eine wichtige Rolle spielen. Bei dem wohl völlig fehlenden Geruchsvermögen wären die Bartenwale allein auf ihre — bei ihrer relativen Kleinheit wohl nicht übermäßig leistungsfähigen — Augen angewiesen. Die Kleinheit der Planctonorganismen wird ja durch deren Masse ausgeglichen, aber die so häufige Durchsichtigkeit dürfte ihre Wahrnehmbarkeit mittels der Augen auf ein Minimum herabsetzen. Daß etwa — wie zuweilen angegeben wird — die Bartenwale dauernd mit offenem Maule schwimmen und das Meerwasser dauernd durchfiltrieren, wird im Ernst niemand annehmen. Wenn wir als Durchschnittszahl 400 Nervenfasern auf ein Haar rechnen und für das Kinnhaarfild nur 25 Haare setzen, so endigen allein auf diesem verhältnismäßig kleinen Hautbezirk 10000 Nervenfasern in den beschriebenen Lamellenkörperchen. Das „Kinn“ ist aber die hervorstehendste Stelle des Bartenwalkörpers, gewissermaßen der Wellenbrecher, der zuerst die Planctonschwärme berührt, so erklärt sich hier die Ansammlung der Haare, die auf den Lippenrändern und auf der Oberfläche des Kopfes spärlicher stehen. Beim Knölwal kommt als spezielle Modifikation hinzu, daß die meisten Haare durch die Knollen über die Umgebung herausgehoben sind und daß die Knollen beim Knölwal also Tasthügel vorstellen.

Eine hierher gehörige Beobachtung MALM's (1866), wohl die

einzig, die darüber vorliegt, möchte ich hier noch mitteilen, er schreibt nämlich wörtlich über einen lebend in der Nähe von Göteborg gestrandeten Blauwal: „Der Mann, welcher den Walfisch erlegte, bemerkte ebenfalls, daß die Lippen unter den zugänglichen Teilen die empfindlichsten waren, da das Tier durch die Berührung derselben in die größte Raserei versetzt wurde.“

Von der Funktion ausgehend verstehen wir jetzt auch die Abweichungen, die die Walhaare von den andern Säugetierhaaren bieten und die Unterschiede zwischen Barten- und Zahnwalhaaren. Die bewegliche steife Tastborste ist als im Wasser überflüssig ganz rudimentär geworden und mit ihr die zugehörigen Muskeln und Drüsen, und im Innern des Balges und seiner Umgebung entwickeln sich die Lamellenkörperchen, die vielleicht besonders für die Übertragung von Druckempfindungen geeignet sind.

Die Zahnwale als schnelle Räuber sind für ihre Beute nur auf die Augen angewiesen, so erklärt sich bei ihnen wohl die geringe Haarzahl, und nur bei den im trüben Flußwasser lebenden und hier wieder mehr auf den Tastsinn angewiesenen Platanistiden ist eine größere Haarzahl vorhanden. Daß bei *Balaenoptera acuto-rostrata* eine etwas geringere Haarzahl als bei den andern Bartenwalen gefunden wird, hängt vielleicht damit zusammen, daß ihm fast ausschließlich Fische zur Nahrung zu dienen scheinen.

Halle a. S., Juli 1910.

---

### Verzeichnis der zitierten Literatur.

- VAN BAMBEKE, CH., Sur les follicules rencontrés dans l'épiderme de la machoire supérieure chez le Tursiops tursio, 1888, in: Bull. Acad. Sc. Belg., p. 503—514, avec 1 pl.
- VAN BENEDEEN, Recherches sur la faune littorale de Belgique, 1860, in: Mém. Acad. Belg., Vol. 32.
- BENHAM, W. BLAXLAND, An account of the external anatomy of a baby Rorqual (*Balaenoptera rostrata*), 1902, in: Trans. Proc. New Zealand Inst., Vol. 34, p. 151—155.
- BOTEZAT, EUGEN, Die fibrilläre Struktur von Nervenendapparaten in Hautgebilden (1907), in: Anat. Anz., Vol. 30, p. 321—344.
- BRAUN, M., Einiges über *Phocaena communis* LESS., in: Zool. Anz., Vol. 29 (1905), p. 145—149.
- CLARK, J. W., Notes on a dolphin taken off the coast of Norfolk, in: Proc. zool. Soc. London, 1876, p. 686—691.
- COLLET, R., On the external characters of Rudolphi's Rorqual (*Balaenoptera borealis*). in: Proc. zool. Soc. London, 1886, p. 243—265.
- CUNNINGHAM, D. J., Description of a young specimen of the *Delphinus albirostris*, in: Proc. zool. Soc. London, 1876, p. 679—686.
- DOGIEL, Der fibrilläre Bau der Nervenendapparate in der Haut des Menschen und der Säugetiere und die Nemonentheorie, 1905, in: Anat. Anz., Vol. 27, p. 97—118.
- EDINGER, Über Tierpsychologie etc., Leipzig 1909, p. 9 u. 27.
- ESCHRICHT, Untersuchungen über die nordischen Walfiere, Leipzig 1849.
- FJELSTRUP, AUG., Ueber den Bau der Haut bei *Globiocephalus melas*, in: Zool. Anz., 1888, Jg. 11, p. 11—15.
- , Hudens Bygning hos *Globiocephalus melas*, 1888, in: Vid. Meddel. nat. Foren. Kjöbenhavn (4), Aarg. 9, p. 227—235, tab. 8.
- FLOWER, On Risso's dolphin, *Grampus griseus* CUV., in: Trans. zool. Soc. London, 1874, p. 1—21 (tab. 1, 2).
- FRTZ, F., Ein Sinnesapparat am Unterarm der Katze, in: Z. wiss. Zool., 1909, Vol. 92, p. 291—305.
- GIOVANNI, SEBASTIANO, Sull' esistenza nell' uomo di papille pilifere con più propagini terminali semplici (papille pilifere composte) (1 tab.), in: Anat. Anz., Vol. 32 (1908), p. 206.
- , Papille pilifere con propagini terminali composte con propagini avventizie e bigemine. Con una tavola (V), in: Anat. Anz., Vol. 34 (1909) p. 230—249.
- GRIEG, JAMES A., Bidrag til kjendskaben om *Mesoplodon bidens* SOW., in: Bergen. Mus. Aarbog, 1904, No. 3.
- , Digeraalen, in: Naturen, 1904, p. 318.
- V. HAAST, On *Ziphius novae-zealandiae*, in: Proc. zool. Soc. London, 1880, p. 232, pl. 23.
- HARMER, SIDNEY J., On some markings on the skin of a dolphin (*Del-*

- phinus delphis), in: Trans. Norfolk Norwich nat. Soc., Vol. 7, p. 185—187 (1 pl.) (1901).
- HOGGAN, O. and F. E., Forked nerve endings on hairs, in: Journ. Anat. Physiol. (1893), Vol. 27, p. 224—231, T. 12.
- JAPHA, ARNOLD, Ueber den Bau der Haut des Seiwales (*Balaenoptera borealis* LESSON), in: Zool. Anz., 1905, Vol. 29, p. 442 ff.
- , Ueber die Haut nordatlantischer Furchenwale (7 tab.), in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat. 1907, p. 1—40.
- , Weitere Beiträge zur Kenntnis der Walhaut, *ibid.*, Suppl. 12, 1910, p. 711 ff.
- KOEFOED, EINAR, Notiser om nordkaper og kaskelot, in: Naturen, 1905, p. 54.
- KÜKENTHAL, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Wältieren. I. Jena 1889. II. Jena 1893.
- , Haare bei erwachsenen Delphinen, in: Anat. Anz., Vol. 35, p. 8—10 (1909).
- , Untersuchungen an Walen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 45 (1909), p. 545—588, tab. 42—49.
- KÜSTER, E., Die Innervation und Entwicklung der Tastfeder, in: Morphol. Jahrb., Vol. 34, p. 126—148, Taf. I—IV.
- LÖNNBERG, E., Contributions to the fauna of South Georgia. I. Taxonomy and biological notes on Vertebrates, in: Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Vol. 40, No. 5, p. 45 (Okt. 11, 1906).
- MALM, A. W., Einiges von den Walfischen im Allgemeinen und *Balaenoptera Carolinae* im Besonderen, Berlin 1866 (Selbstverlag des Verf.), p. 14.
- , Monographie illustrée du Baleinoptère trouvé le 29 October 1865 sur la côte occidentale de Suède (20 tab., 110 pp.), Stockholm 1867.
- MARTENS, FRIEDRICH, Spitzbergische oder Grönländische Reisebeschreibung, gethan im Jahre 1671, Hamburg 1675.
- MAXIMOW, Ueber zweckmäßige Methoden für cytologische und histogenetische Untersuchungen am Wirbeltierembryo, mit specieller Berücksichtigung der Celloidinschnittserien, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 26 (1909), p. 177.
- MURIE, JAMES, On Risso's Grampus, *G. rissoamus* DESM., in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 5 (tab. 1) (1871), p. 118—138.
- , On the organization of the caaing whale, *Globiocephalus melas*, in: Trans. zool. Soc. London, 1874, Vol. 8, p. 235—301, 8 tab.
- RAWITZ, B., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Cetaceen. V. Ueber den feineren Bau der Haare von *Megaptera boops* FABR. und *Phocaena communis* CUV., in: Intern. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 22 (1905), p. 19—38, tab. 3.
- SCHÖBL, JOS., Die Flughaut der Fledermäuse, namentlich die Endigung ihrer Nerven, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 7, 1871, p. 1—31, tab. 1—5.
- SEYDEL, Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat. (1909), p. 470.

- SMITH, F., The histology of the skin of the Elephant, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 24, p. 493—503, tab. 18 (1890).
- SUZUKI, B., Eine einfache Schnittserienmethode bei der Celloidineinbettung, in: Anat. Anz., Vol. 34 (1909), p. 358.
- SZYMONOWICZ, Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen in Hautgebilden, 1895, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 45, p. 624—654, tab. 33, 34.
- TURNER, W., On the occurrence of *SOVERBY's* whale (*Micropteron bidens*) in the Firth of Forth, in: Proc. phys. Soc. Edinburgh, Vol. 10, p. 5—13.
- , Notes on the white beaked dolphin (*Delphinus albirostris*), 1888, *ibid.*, Vol. 10, p. 14—19.
- WEBER, MAX, Ueber *Lagenorhynchus albirostris* GRAY, in: Tijdschr. Nederl. dierk. Ver. (2), Vol. 1, p. 114—127, tab. 8 (1885).
- , Studien über Säugetiere, ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, Jena 1886.

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen mikroskopischer Präparate sind mit SEIBERT's Zeichenapparat in Höhe des Objektisches von SEIBERT's Mikroskop entworfen unter Anwendung folgender Systeme:

- Okular 0, Objektiv I (30 : 1)  
 Okular 0, Objektiv III (75 : 1)  
 Okular 1, Objektiv III (107 : 1)  
 Okular 0, Objektiv V (213 : 1).

Die makroskopischen Präparate sind in natürlicher Größe gezeichnet.

#### Tafel 1.

Fig. 1. *Balaenoptera physalus* L. (Finwal), Haarschaft, ohne Mark und Oberhäutchen (Ok. 0, Obj. I).

Fig. 2. *Balaenoptera physalus* L. (Finwal), Haarpapille längs (Ok. 0, Obj. I). *P* Haarpapille. *HW* Haarwurzel. *WS* Wurzelscheide. *IHB* innerer Haarbalg. *S* Blutsinus. *LK* Lamellenkörperchen. *G* Gefäß.

Fig. 3. *Balaenoptera physalus* L. (Finwal), Haarpapille quer (Ok. 1, Obj. I), die ihr aufsitzenden sekundären Papillen (*SP*) sind getroffen. Bezeichnungen sonst wie Fig. 2.

Fig. 4. *Balaenoptera physalus* L. (Finwal), untere Hälfte der Haarwurzel quer (Okular 0, Obj. I) mit Hornperle (*HP*). *N* Nerven. *AHB* äußerer Haarbalg. Sonstige Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 5. *Balaenoptera musculus* L. (Blauwal), Haarschaft mit dem Oberhäutchen + innerer Wurzelscheide entsprechenden scholligen Auflagerungen (Ok. 0, Obj. I).

Fig. 6. *Balaenoptera musculus* L. (Blauwal), Kinnhaarpapille längs (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 7. *Balaenoptera musculus* L. (Blauwal), Kinnhaar obere Hälfte quer (Okular 0, Obj. I), zeigt die Wurzelscheidenleisten (IVL).

Fig. 8. *Balaenoptera musculus* L. (Blauwal), mittelgroßes Lamellenkörperchen aus dem innern Haarbalg quer (Ok. 0, Obj. V).

Fig. 9. *Balaenoptera musculus* L. (Blauwal), Stück eines großen Lamellenkörperchens aus dem innern Haarbalg längs (Ok. 0, Obj. V); der Nerven Eintritt ist getroffen.

Fig. 10. *Balaenoptera musculus* L. (Blauwal), Haarwurzel, mittlere Partie quer, Übersichtsbild (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

## Tafel 2.

Fig. 11. *Balaenoptera borealis* LESSON (Seiwal), Haarpapille längs (Ok. 0, Obj. I); die für den Seiwal charakteristische winklige Umknickung der Haarzwiebel ist deutlich zu erkennen. Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 12. *Balaenoptera borealis* LESSON (Seiwal), Stück eines Längsschnittes durch den obern Teil des innern Haarbalges eines Kinnhaares (Ok. 0, Obj. III), zeigt die sich in allen Richtungen durchflechtenden, dichtgedrängt liegenden, quer, längs und schräg getroffenen Lamellenkörperchen. Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 13. *Balaenoptera borealis* LESSON (Seiwal), Querschnitt durch den innersten Teil des innern Haarbalges, der statt Haarwurzel und Wurzelscheide nur einen soliden Epithelstrang enthält (Ok. 1, Obj. III). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 14. *Megaptera nodosa* BONNATERRE (Knölwal), Flächenschnitt durch die Klollenepidermis in der unmittelbaren Umgebung des Haares (Ok. 0, Obj. III), zeigt die Lamellenkörperchen in den Subepidermalpapillen der Haarumgebung. Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 15. *Phocaena phocaena* L., Haarpapille längs (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 16. *Phocaena phocaena* L., Haarwurzel quer (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 17. *Phocaena phocaena* L., einzelnes Lamellenkörperchen aus dem innern Haarbalg quer (Ok. 0, Obj. V).

Fig. 18. *Tursiops tursio* FABR., Haarpapille längs (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 19. *Tursiops tursio* FABR., Haarwurzel quer (Ok. 0, Obj. I), die beiden Lagen der Wurzelscheide sind erkennbar, ebenso das Haarmark (M). Sonstige Bezeichnungen wie bisher.

## Tafel 3.

Fig. 20. *Tursiops tursio* FABR., Längsschnitt der aus der Wurzelscheide herausgefallenen Haarwurzel (Ok. 0, Obj. I) zeigt das Haarmark.

Fig. 21. *Globicephalus melas* TRAILL., Hautstück der Oberlippe mit den Borsten. (1 : 1.)

Fig. 22. *Globicephalus melas* TRAILL., mit Borstenstümpfen. (1 : 1.)

Fig. 23. *Globicephalus melas* TRAILL., mit den Haarcrypten. (1 : 1.)

Fig. 24. *Globicephalus melas* TRAILL., Haut mit Cephalopoden-Saugnapfmalen. (1 : 1.)

Fig. 25. *Globicephalus melas* TRAILL., Haut mit Cephalopoden-Saugnapfmalen. (1 : 1.)

Fig. 26. *Globicephalus melas* TRAILL., Gehörgang, Mündung (ca. 4 : 1) zeigt den verschließenden Hornzellenpfropf.

Fig. 27. *Globicephalus melas* TRAILL., Haarbalg quer (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 28. *Globicephalus melas* TRAILL., Haarbalg quer (Ok. 0, Obj. I), von einem alten Tier; die Haarwurzel ist ausgestoßen und die Wurzelscheide steht im Begriff, sich zu einem soliden Zellenstrang umzubilden; der äußere Haarbalg ist nicht mehr mitgezeichnet. Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 29. *Globicephalus melas* TRAILL., Haarpapille längs (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 30. *Globicephalus melas* TRAILL., einzelnes Lamellenkörperchen aus dem innern Haarbalg quer (Ok. 0, Obj. V).

Fig. 31. *Lagenorhynchus acutus* GRAY, Haarpapille längs (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Fig. 32. *Lagenorhynchus acutus* GRAY, Haarbalg quer (Ok. 0, Obj. I). Bezeichnungen wie bisher.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Untersuchungen über niedere Organismen.

### I. Die Gastraeaden (*Haliphysema* und *Gastrophysema*).

Von

Dr. Alexander Schepotieff,  
Privatdozent in St. Petersburg.

Mit Tafel 4–5.

#### I. Systematisches.

1. *Haliphysema* wurde zuerst von BOWERBANK (1862, 1864, 1866) als eine Spongie beschrieben und der Gruppe Silicea, neben der Gattung *Polymastia* BOWERB., zugerechnet. Er charakterisierte sie in folgenden Worten: „Sponge. Consisting of a hollow basal mass, from which emanates a single cloacal fistula. Skeleton. Spicula of the base disposed irregularly; spicula of the fistula disposed principally in lines parallel to the long axis of the sponge, without fasciculation.“

SCHMIDT (1866), PARFITT (1869) und HAECKEL (1877) haben *Haliphysema* ebenfalls als eine Spongie beschrieben.

Die genauern Untersuchungen ließen aber die Zugehörigkeit von *Haliphysema* zu den Spongien etwas fraglich erscheinen. CARTER (1870<sup>1</sup>) verglich sie mit den Rhizopoden, speziell mit *Squamulina scopula* SCHULZE, und in seinen spätern Untersuchungen (1877, 1878) hat sich diese Ähnlichkeit immer mehr bestätigt. KENT betrachtete sie zuerst (1878<sup>1</sup>) als eine Spongie, später aber (1878<sup>2</sup>) fand er einige

amöboide Entwicklungsstadien, welche es ermöglichten *Haliphysema* zu den Rhizopoden zu rechnen.

HAECKEL gründete bekanntlich eine ganz besondere Gruppe von Organismen, „die Physemarien, Gastraeaden der Gegenwart“, „die der hypothetischen Stammform aller Metazoen, der *Gastraea*, näher stehen als alle anderen bis jetzt bekannten Thiere“ (1877, p. 172). Nach seiner Meinung sind die Gastraeaden „einfache schlauchförmige Thiere, deren Körper zeitlebens nur aus den beiden primären Keimblättern besteht“.

Die Systematik der Gastraeaden stellte HAECKEL in folgender Weise fest:

„Spongien, 2 Klassen: Gastraeaden und Porifera. Klasse *Gastraeada* (ohne Hautporen, mit adoraler Wimperspirale (?).

1. Ordnung. Gastremarien (freischwimmend und vielleicht schon ausgestorben).

*Gastraea* (nackte Archigastrula), *Gastrema* (behüllt).

2. Ordnung. Physemarien (festsitzend und beschalt). *Haliphysema* (einkammerig), *Gastrophysema* (mehrkammerig).“

Alle spätern Entdeckungen haben aber dieses große Bild der Übergangsformen zwischen den Protozoa und Metazoa widerlegt. Die Angaben von KENT (1878<sup>2</sup>) über die Beziehungen von *Haliphysema* zu den Foraminiferen wurden von NORMAN (1878), MÖBIUS (1876, 1880) und RAY LANKESTER (1879) bestätigt. Die ganze Übergangsgruppe der Gastraeaden im Sinne HAECKEL'S erscheint also sehr problematisch.<sup>1)</sup> In Anbetracht des Umstandes, daß bis jetzt nur eine einzige Art — *Haliphysema tumanowiczii* — beobachtet und als ein Rhizopode erkannt wurde, spricht RHUMBLER (1903) jedoch die Ansicht aus, „die echten Physemarien: *Haliphysema primordialis*, *H. echinoides* und *H. globigerina* HAECKEL, müssen eine andere Genusbezeichnung erhalten“ (p. 266). Weiter unten werden wir uns aber davon überzeugen, daß alle Arten von *Haliphysema* einander sehr nahe stehen und daß ihre Zugehörigkeit zu den Protozoen kaum bestritten werden kann.

RAY LANKESTER (1879) beobachtete vielkernige Exemplare von *Haliphysema*. NORMAN (1882) hat sie einerseits mit *Wagnerella merechkowski* (aus den Heliozoen), andererseits mit den Rhizopoden *Techinitella* und *Marsipella* (aus der Fam. *Lituolidae* und *Trochamminidae*)

1) Gegen die Existenz der „Gastraeada“ HKL. hat sich auch CARAZZI (1903) sehr scharf ausgesprochen.

verglichen. Alle diese Gattungen hat er in einer besondern Ordnung, den „Psammeteichinia“ vereinigt. BÜTSCHLI (1880—82) rechnete *Haliphysema* samt den Gattungen *Jaculella* BRADY, *Batellina* CARPENTER, *Hyperammia* BRADY und *Pelosina* BRADY zu der Subfam. der Arenaceae. Nach BRADY (1884) gehört *Haliphysema* zu der Subfam. *Rhabdamminidae* (Fam. *Astrorhizidae*). Nach EIMER u. FICKERT (1899) gehört *Haliphysema* zu der Fam. *Dendrophryidae*, die den Fam. *Rhabdamminidae* und *Saccorhizidae* nahe steht; diese 3 Familien bilden eine Gruppe der Foraminiferen, die Siphonoforaminifera.

RHUMBLER (1903) vereinigt *Haliphysema*, *Techinitella*, *Batellina*, *Hyperammia*, *Kalamopsis*, *Rhabdammina*, *Batysiphon* und *Marsipella* in einer Gruppe: *Rhabdammininae*. Letztere stellt eine Subfam. der Rhabdamminiden dar. Dieser Autor gab folgende Diagnose der Gattung *Haliphysema* (1903, p. 266): „Gehäuse festsitzend, säulenförmig aufgerichtet, mit einer verbreiterten, im Innern unvollkommene Kammerung zeigenden Fußplatte festgewachsen. Säule gerade oder gekrümmt, entweder unverzweigt gegen das obere Ende angeschwollen oder am meist oberen Ende in eine Anzahl Äste auseinander weichend. Meist dicht mit Schwammnadeln, namentlich an den oberen Enden, wo auch die Mündungen liegen. Manchmal erheben sich auf einer Fußplatte auch mehrere bis sieben derartige Säulen.“

Arten. Bis 1910 wurden folgende Arten beschrieben:

*Haliphysema primordialis*, *H. echinoides*, *H. globigerina*, *H. tumanowiczii* (mit einer Varietät *H. t. var. abyssicola*), *H. confertum*, *H. capitulum* und *H. ramulosum*.

1. *H. primordialis* HKL. (HAECKEL, 1877, p. 80). Diagnose der Art nach HAECKEL: „Stiel des einkammerigen Körpers solid, keine Fortsetzung der Magenöhle enthaltend.“ „Stiel einfach kürzer als der spindelförmige Körper. Sandskelet unten aus Sandkörnchen, oben aus Schwammnadeln gebildet.“

Länge 1,9 mm. Lebende Exemplare sind bräunlich, trockene Schalen weißlich. Nach BRADY (1884, p. 281) ist diese Art mit *H. tumanowiczii* identisch.

Mittelmeer (Ajaccio).

2. *H. echinoides* HKL. (1877, p. 186).

Syn. *Wyvillethomsonia wallichii* PERCEVAL WRIGHT (1870).

*Wagnerella* MERESCHKOWSKY (1878).

Grönland (Tiefseeform).

Diagnose der Art nach HAECKEL: „Stiel des einkammerigen Körpers solid, keine Fortsetzung der Magenöhle enthaltend.“ „Stiel einfach, 2—3mal länger als der kugelige Körper. Sandskelet größtenteils aus Schwammnadeln und Lithasterisken gebildet.“

Länge bis 2 mm.

Norwegen (Tiefseeform).

3. *H. globigerinum* HKL. (1877, p. 189).

Diagnose der Art nach HAECKEL: „Stiel des einkammerigen Körpers solid, keine Fortsetzung der Magenöhle enthaltend.“ „Stiel einfach, 4 bis 6mal länger als der birnförmige Körper. Sandskelet größtenteils aus Rhizopodenschalen, namentlich Globigerinen, gebildet.“

Länge 1,3 mm.

Färö (Tiefseeform).

4. *H. tumanowiczii* BOWERBANK (1862, p. 1105; 1864, Vol. 1, p. 179; 1866, Vol. 2, p. 76); SCHMIDT (1866, p. 13); PARFITT (1878, p. 88); HAECKEL (1877, p. 192); NORMAN (1878, p. 274); KENT (1878<sup>2</sup>, p. 68); R. LANKESTER (1879, p. 475); NORMAN (1882, p. 33); BRADY (1884, p. 21); BÜTSCHLI (1880—82); RHUMBLER (1903, p. 267).

Syn. *Squamulina scopula* CARTER (1870<sup>1</sup>, p. 310; 1877, p. 337; 1878, p. 172; 1879, p. 407); KENT (1878<sup>1</sup>, p. 1).

Diagnose der Art nach RHUMBLER (1903): „Schale mit einer zeltartig-konvexen, im Innern unvollkommen geteilten Kammer, von der aus eine gerade oder mehr oder weniger gebogene Röhre sich in die Höhe hebt, die an der Basis sehr eng, rasch an Durchmesser zunimmt und am distalen Ende gebläht und abgerundet ist. Schalenwände dünn, sandig, fest cementiert außer an der leicht biegsamen Röhrenbasis, mehr oder weniger mit Schwammnadeln besetzt, die am distalen Ende wie ein Besen abstehen.“

Länge 2,5—6,00 mm.

Nord-Atlantik (England, Norwegen); Mittelmeer; Indien.

*H. tumanowiczii* var. *abyssicola* (GOËS, 1894, p. 37).

Diagnose der Varietät nach RHUMBLER (1903, p. 267): „Basale Haftscheibe unregelmäßig, knotig und gelappt, die kolbige Anschwellung, welche die ovale Mündung trägt, sitzt blumenartig auf der stielartig schlanken Säule. Schalengefüge aus Schwammnadeln, die pinselartig aus dem dicken ovalen Ende der Röhre herausstehen.“

Länge 4—5 mm (Tiefseeform); Nordsee (540 M.).

5. *H. confertum* NORMAN (1878, p. 279).

Diagnose der Art nach NORMAN: „Animal consisting of a bush of persons attached together by their bases, and forming nearly a complete ball. Body of person nearly spherical, attached by a long slender pedicel. Pedicel 3—4 times as long, and not more than one fourth as broad as the body. Mouthopening very large. Extraneous bodies, which incrust the animal, consisting, on the pedicel, of sand-grains and other very minute bodies; on the body, of sand-grains and Foraminifers.“

Der Durchmesser einer Kolonie mit 50 Individuen erreicht bis 1 mm.

Davis-Str. (Valorous-Exp.; 59° 10' n. Br.; 50° 25' w. L.; Tiefe 1750 Faden).

6. *H. capitulatum* MÖBIUS (1876, p. 115).

Die nähere Untersuchung zeigte, daß diese Art nur ein stark verzweigtes Exemplar von *H. tumanowiczii* darstellt.

7. *H. ramulosum* BOWERBANK (1866, Vol. 2, p. 79; Vol. 3, tab. 13); CARTER (1870<sup>2</sup>, p. 389); HÆCKEL (1877, p. 193); NORMAN (1878, p. 275; 1882, p. 38); RHUMBLER (1903, p. 268).

Syn. *H. capitulatum* MÖBIUS (1876, p. 115).

„*H. tubulatum*“ BOWERBANK (1873, p. 29).

*Squamulina scopula* „branched Variety“ CARTER (1870<sup>3</sup>, p. 345).

*H. tumanowiczii* MÖBIUS (1880, p. 72).

Diagnose der Art nach RHUMBLER: „Aus der konvexen, überkriechenden oder röhrenförmigen basalen Haftscheibe heben sich ein oder mehrere Röhrenschäfte in die Höhe; sie sind gerade oder unregelmäßig gebogen, von ungefähr gleichem Durchmesser. Am Ende des Röhrenschafes verzweigt sich dieser in zwei oder mehrere Äste, die sich zuweilen gabeln; alle distalen Astenden sind gebläht, annähernd kugelig; Schalenwände dünn, sandig, mit Schwammnadeln besetzt, die von den kugeligen Astenden pinselartig abstehen.“

Länge 1,3 mm.

Nord-Atlantik (Irland, Engl. Kanal); Florida; I. Mauritius.

Wenn wir jetzt alle oben angeführten Artdiagnosen miteinander vergleichen, so finden wir, daß die meisten von ihnen sich als sehr unbestimmt erweisen. Das einzige Merkmal, von der Verzweigung der Schalen abgesehen, bleibt der Bau der Schalenwand. Diese besteht aus einer Ansammlung von Sandkörnchen und Spongiennadeln (*H. ramulosum*, *H. tumanowiczii*, *H. t. var. abyssicola*, *H. echinoides* und *H. primordialis*) oder aus Foraminiferenschalen (*H. confertum*, *H. globigerinum*). Es folgt aus der weitern Beschreibung, daß *Haliphysema* einen Generationswechsel besitzt. Die eine Generation (Gamont) hat einen langen und feinen Stiel, die andere (Agamont) einen kurzen und breiten. Außerdem entwickelt sich *Haliphysema* auch durch Knospung, wobei verzweigte Exemplare gebildet werden. Diese verzweigten Exemplare entsprechen *H. ramulosum* oder *H. confertum* vollständig. Die Agamonten mit sehr breitem Stiel ähneln sehr der *H. primordialis* und *H. echinoides*. Die ganze äußere Körperform sowie der Bau der Schale hängt bei *Haliphysema*, wie dies bei allen andern Sandforaminiferen der Fall ist, von der Natur des Bodens ab. Die äußern Unterschiede der Schalenform kann man deshalb nicht als Artmerkmale verwenden. *H. globigerinum* hat, wie man dies aus den Zeichnungen HÆCKEL's beurteilen kann, keine Spongiennadeln auf der vordern Körperpartie. Sie wurde aber nur einmal von HÆCKEL, zusammen mit dem berühmten Bathybius, beobachtet. In seiner Beschreibung sagt HÆCKEL aber: „die Bestandtheile des Skelets sind zum grössten Theile nicht Schwammnadeln und Sandkörnchen, sondern Rhizopodenschalen, vorzugsweise Globigerinen.“

Es drängt sich die Vermutung auf, daß die Anwesenheit von Spongienadeln auch hier nicht ganz ausgeschlossen ist. Der Schalenbau hängt ebenfalls von der Natur des Meerbodens ab. In der Schalenwand aus Korallenriffen stammender Exemplare finden sich oft Bruchstücke von Korallen, in der Schalenwand der Exemplare, die sich in Aquarien mit zahlreichen Diatomeen entwickeln, die Schalen dieser letztern usw. Wir können *H. globigerinum* also vorläufig, bis sie wiedergefunden und genauer untersucht sein wird, nur als eine fragliche Art oder, besser gesagt, als Varietät von *H. tumanoviczii* bezeichnen. Die ganze Systematik der Arten von *Haliphysema* stelle ich deshalb folgendermaßen fest:

Genus: *Haliphysema* BOWERB. 1862.

Species: *H. tumanoviczii* BOWERB. 1862.

1 Var. *H. tum. var. abyssicola* GOËS 1894.

? 2 Var. *H. tum. var. globigerina* (HKL).

2. *Gastrophysema* wurde bis jetzt nur zweimal — von HAECKEL (1877) und von CARTER (1870<sup>1</sup>) — beobachtet.

CARTER (1870<sup>1</sup>) beschrieb unter dem Namen *Squamulina scopula* einen besondern „fünfkammerigen“ Organismus aus dem Englischen Kanal, der an die Rhizopoden erinnerte und eine Länge bis 5 mm erreicht. Nach seiner allgemeinen Körperform stimmt dieser Organismus mit den später im Jahre 1877 von HAECKEL beschriebenen *Gastrophysema* vollständig überein.

*Gastrophysema* wurde von HAECKEL folgendermaßen charakterisiert (1877, p. 195): „Körper der Person einfach schlauchförmig, einaxig, gegliedert, am aboralen Pole der Axe durch einen Stiel am Meeresboden befestigt. Mehrere (2—5) Glieder von verschiedener Größe und Form liegen hintereinander, durch quere Einschnürungen unvollständig getrennt. Höhle des Schlauches dementsprechend in mehrere (2—5) communicirende Kammern getheilt; die letzte Kammer am oralen Pole der Axe durch einen Mund geöffnet.“

Die zweikammerige Form wurde von HAECKEL als *G. dithalamium*, die vielkammerige als *G. scopula* bezeichnet.

Fundort: Smyrna. Länge bis 3 mm.

Die Selbständigkeit der Gattung „*Gastrophysema*“ ist später von vielen Forschern bestritten worden. Der allgemeine Schalenbau, die Anwesenheit äußerer Querverengungen der Schale und verschiedene Unterschiede in der innern Organisation sprechen aber gegen die Identität von *Gastrophysema* mit *Haliphysema*. Ich behalte darum diesen Gattungsnamen für die Organismen bei, die zwar *Hali-*

*physema* in vielen Beziehungen ähneln, jedoch eine äußere Gliederung besitzen. Die vielkammerigen Exemplare treten auf den Steinen gleichzeitig mit zweikammerigen auf; auch sind gleichzeitig sowohl einkernige wie auch vielkernige Exemplare vorhanden. *Gastrophysema* hat also wahrscheinlich auch einen Generationswechsel, und die verschiedenen Generationen besitzen verschiedene Schalenformen. Es ist also durchaus möglich, daß ebenso einige Arten der Gattung *Technitella* in gewissen Beziehungen zu *Gastrophysema* stehen. Bis jetzt sind 3 Arten von *Technitella* benannt worden (*T. melo*, *T. legumen* und *T. raphanus*), die von NORMAN (1878) und GOËS (1894) im Nordatlantik, von CHAPMAN (1895) im Indik, von BRADY (1884) im Südatlantik, bei den Kerguelen, Fidji und Sydney und von MILLET (1899) im Pacifik beobachtet wurden. Schon BRADY bezweifelte die Selbständigkeit der Gattung *Technitella* und der ihr nahe stehenden Gattung *Pilulina*. Solange der Generationswechsel aller oben erwähnten Formen noch unbekannt bleibt, können die genauern Beziehungen derselben zueinander nicht besprochen werden.

Das Material für meine Untersuchungen über *Haliphysema* und *Gastrophysema* stammt aus dem Indischen Ozean und aus Neapel. Zahlreiche große Exemplare von *Haliphysema* und *Gastrophysema* habe ich im Frühjahr 1908 an der Nordküste von Ceylon (Kankasanturai) und auf Korallenriffen an der Westküste Vorderindiens (Mahé) gesammelt. Später hatte ich Gelegenheit, fast das ganze Jahr hindurch *Haliphysema* in Neapel zu beobachten, wo sie auf Steinen von Porto di Mergellina und Cenito in der Tiefe von 1—3 m besonders zahlreich vorkommt. Am häufigsten tritt sie im Frühjahr (Mai) und im Herbst (1. Hälfte September) auf. Die im Frühjahr gesammelten Exemplare hielten sich den ganzen Sommer hindurch ganz gut in Aquarien. Ebenso können die Haliphysemen in Uhrgläsern ohne Wasserwechsel ca. eine Woche leben. Sie bilden also ein vorzügliches Objekt für die Untersuchungen der Entwicklungsstadien.

Etwas ungünstiger waren die Umstände für das Stadium von *Gastrophysema*. Diese war in Neapel sehr selten vorhanden und konnte nicht lange in Aquarien gehalten werden. Ich war deshalb genötigt mich mit dem Stadium meines tropischen Materials zu begnügen und konnte keine Versuche über den Entwicklungszyklus anstellen.

Als Konservierungsmittel wurde fast ausschließlich SCHAUDINN'sche Flüssigkeit verwendet.

Da die Zugehörigkeit der „Gasträaden“ zu den Foraminiferen keinem Zweifel unterliegt, so drängt sich die Frage auf, wie sich HAECKEL's Zeichnungen und Beschreibungen, nach welchen die „Gasträaden“ vielzellig erscheinen, erklären lassen? Solche Widersprüche kann man leicht erklären einerseits durch die Unvollkommenheit der Technik in der Zeit der Untersuchungen HAECKEL's, andererseits aber durch die äußerliche Ähnlichkeit der „Gasträaden“ mit jungen Stadien verschiedener Spongien, insbesondere von *Olyntus*. Da die „Gasträaden“ und die jungen Spongien sehr oft nebeneinander sitzen,<sup>1)</sup> so ist es sehr leicht infolge schlechter Fixierungen (z. B. mit Formol oder Alkohol) die beiden Formen miteinander zu verwechseln, was, meiner Ansicht nach, auch bei HAECKEL der Fall gewesen ist. Deshalb sind auch die Angaben von LEON (1903) mit großer Vorsicht aufzunehmen, wonach in Norwegen „echte Gasträaden“ im Sinne HAECKEL's entdeckt wurden (Gattung *Prophysema*), insbesondere da die Mitteilungen LEON's keine Zeichnungen enthalten. Solange genauere Angaben fehlen, wird man immer vermuten können, daß auch hier so eine Verwechslung mit jungen Spongien stattgefunden hat. Jedenfalls hat „*Prophysema*“ mit den hier weiter beschriebenen Organismen nichts gemein.

## II. *Haliphysema tumanowiczii* BOWERB.

Um die Wiederholungen in der nachfolgenden Beschreibung zu vermeiden, gebe ich schon hier die Übersicht des ganzen Entwicklungszyklus von *Haliphysema tumanowiczii*, wie sie sich nach dem vergleichenden Studium des tropischen und des neapolitanischen Materials zusammenfassen läßt:

I. **Gamont.** a) einkernige Generation mit langem und feinem Stiel (Fig. 1, Taf. 4). Dieses Stadium wurde von HAECKEL, CARTER und BRADY beobachtet.

b) verzweigte vielkernige Kolonien, die infolge unvollkommener Knospung aus der einkernigen entstanden sind (Fig. 35, 37 u. 38, Taf. 4). Sie wurden von MÖBIUS, BRADY und andern Forschern als *H. ramulosum* bezeichnet.

---

1) Einmal fand ich z. B. in Neapel auf einem Steine, der im Durchmesser kaum 1 cm groß war, neben 17 Exemplaren von *Haliphysema* noch 12 junge Spongien sitzend, die äußerlich den erstern sehr ähnlich und teilweise auch viel kleiner waren.

II. **Gamogonie.** a) Bildung von Cysten, in denen (*C*, Fig. 42, Taf. 4) sich

b) Microgameten (*Mi*, Fig. 45—47, Taf. 4) und

c) Macrogameten (*Ma*, Fig. 1—4, Taf. 5) entwickeln,

d) Copulation der Anisogameten zu einkernigen Zygoten (einkerniges Plasmodium oder Amöbe erster Generation; Fig. 5, Taf. 5). Solche Stadien beobachtete KENT im Jahre 1878?

III. **Agamont** (Fig. 7, Taf. 5), zuerst einkernig, dann vielkernig; mit kurzem und breitem Stiel. Soweit man nach der Zeichnung von BOWERBANK (1864, tab. 30, fig. 359) urteilen kann, hat er dieses Stadium von *Haliphysema* beobachtet.

IV. **Agamogonie.** a) Bildung der nackten einkernigen Agameten (Amöbe zweiter Generation) auf verschiedene Weise (unmittelbar oder nach Encystierung; *A*, Fig. 23, Taf. 5).

b) Umwandlung der nackten Agameten in einen beschalteten Gamont (Fig. 28—30, Taf. 5).

In Kankasanturai (Frühjahr vor der Monsunzeit) wurden hauptsächlich Gamonten beobachtet.

In Mahé fand ich neben Gamonten auch einige Agamonten.

In Neapel treten im Frühjahr nur Gamonten und deren weitere Entwicklungsstadien auf, im Herbst dagegen neben Gamonten auch Agamonten. Die Agamogonie konnte ich nur sehr selten beobachten.

### Bau des Gamonts.

1. **Die allgemeine Körperform.** Der Gamont besteht aus einer äußern Schale (*Hl*, Fig. 29, Taf. 5) und dem innern protoplasmatischen Inhalt. Die Schale zerfällt in einen hintern schmälern Stiel (*St*, Fig. 1, 3, 4 u. 29, Taf. 5) und eine vordere breitere Partie, den eigentlichen Körper. Diese Differenzierung ist rein äußerlich: der plasmatische Inhalt erfüllt gleichmäßig den ganzen Schalenraum. An dem vordern Körperende befindet sich eine kleine Schalenöffnung (*Oef*, Fig. 3). Der Stiel heftet sich an Fremdkörper oder sonstigen Unterlagen nur mittels seiner etwas erweiterten Endspitze an, die eine Art Sohle darstellt. Gewöhnlich erhebt sich der Stiel von der Schale aufrecht und bleibt zuerst sehr schmal; er geht allmählich in den eigentlichen Körper über, so daß eine scharfe Grenze zwischen Stiel und Körper nicht erkennbar ist. Selten trifft man solche Exemplare an, bei denen der Stiel eine kurze Strecke weit auf dem Boden kriecht, um sich erst später zu erheben. Die Sohle variiert

im Durchmesser von 0,2–0,5 mm. Die schmalste Partie des Stieles wird noch etwas enger; der vordere Abschnitt des Stieles besitzt seiner ganzen Länge nach gewöhnlich ein und dieselbe Breite — ca.  $\frac{1}{3}$  der breitesten Partie des eigentlichen Körpers. Die mittlere Länge des Gamontes erreicht bis  $2\frac{1}{2}$  mm. Das größte Exemplar wurde in Mahé beobachtet; es war  $5\frac{1}{2}$  mm lang. Die Breite des eigentlichen Körpers erreicht bei den tropischen Exemplaren  $1\frac{1}{2}$  bis 2 mm, bei den neapolitanischen 1 mm.

Die Schale des Stieles besteht aus einem Aggregat von kleinen Sandkörnchen (*Sdk*, Fig. 28, Taf. 4), die ein- oder mehrschichtig angeordnet und durch eine organische Kittsubstanz (*Ks*) miteinander verbunden sind.

Der eigentliche Körper hat eine ovale oder kuglige Gestalt. Die Schale enthält hier, abgesehen von den mehrschichtig angeordneten Sandkörnchen (*Sdk*, Fig. 5) oder sonstigen Fremdkörperchen (*E*), noch zahlreiche Spongiennadeln (*Spn*<sup>2</sup>); diese sind größtenteils monaxon und nur mit einer Spitze in die Kittsubstanz der Schalenwand eingesenkt; die übrige Partie der Nadel liegt ganz frei, in Gestalt einer Borste der Schalenwand (*Spn*<sup>1</sup>). Alle Spitzen solcher freisitzenden Spongiennadeln sind gewöhnlich nach vorn zur Schalenöffnung gerichtet (*Spn*, Fig. 1 u. 29).

Sowohl die allgemeine Körperform des Gamonts wie auch die Breite der Schalenöffnung, die oval oder kreisförmig ist, hängen bedeutend von der Natur der Unterlage und des Bodens ab, wo *Hali-physema* angeheftet ist. Die besonders oft beobachteten Körperformen des Gamonts sind auf Fig. 1–4, Taf. 1 dargestellt.

**2. Schalenbau.** Die Schale des Gamonts besteht aus 2 Schichten, die leicht voneinander trennbar sind, einer innern dünnern Hülle, die den plasmatischen Inhalt dicht umhüllt (*Hl*, Fig. 5, 7, 9, 28 u. 29), und einer dickern äußern Schicht (*Ks*, Fig. 5), die die Sandkörnchen und sonstigen Fremdkörper enthält.

Die innere Hülle stellt eine dünne homogene Membran dar, von 5–7  $\mu$  Dicke, die aus einer organischen Substanz besteht, welche ziemlich dicht und in schwachen Säuren und Alkalien schwer löslich ist. Durch Maceration der schwach dekalzinierten Schalen kann man diese Hülle bequem isolieren, da sie sich dann sehr leicht von der äußern Schicht abtrennen läßt. Die innere Hülle behält an allen Stellen der Schale eine und dieselbe Dicke; nur um die Ränder der Schalenöffnung bildet sie eine kreisförmige Verdickung (*Hl*, Fig. 6).

Die äußere Schicht erreicht in dem Stiel bis zu 100  $\mu$  Dicke, an der breitesten Partie des eigentlichen Körpers bis  $\frac{1}{4}$  mm. Alle Fremdkörper im Stiel sind durch die Schichten der Kittsubstanz voneinander getrennt, weshalb der Stiel viel biegsamer ist als die Körperwände; Fremdkörper liegen oft sehr dicht nebeneinander.

Der größte Teil der Fremdkörper besteht aus Sandkörnchen. Ihre Natur hängt im allgemeinen von der Beschaffenheit des Bodens ab. So enthalten z. B. die auf Korallenriffen sitzenden Exemplare neben Spongiennadeln und Sandkörnchen noch kleine Bruchstücke von Korallen; dabei kann man zwischen den Fremdkörpern auch Kokkolithen auffinden. In der Schalenwand von *Haliphysema*, die aus Foraminiferenschlamm stammen, treten auch Bruchstücke von Schalen dieser letztern auf. Bei den tropischen Exemplaren kommen in den Schalenwänden oft auch Diatomeenschalen vor usw. Auch die Größe und der Bau der Spongiennadeln hängt viel von der lokalen Spongienfauna ab. Wie erwähnt, ragen frei aus der Schale nur die monaxonen Nadeln heraus. In dem Falle, wenn auch Nadeln anderer Systeme vorhanden sind, liegen dieselben gewöhnlich ganz in die Kittsubstanz eingesenkt (*Spm*<sup>2</sup>, Fig. 5).

Die organische Kittsubstanz ist in den jungen Gamonten durchsichtig und farblos, in den ältern bräunlich. Auf Schnitten bei starken Vergrößerungen sieht sie feinkörnig aus und ist sehr schwer färbbar.

In schwachen Alkalien, in 5—15 % Mineralsäuren und in Essigsäure in der Kälte bleibt die Kittsubstanz fast unverändert. Während des Kochens in denselben löst sie sich auf. Magensaft und  $\text{NH}_3$  haben auf die Kittsubstanz keine Wirkung. Nach Iod und Schwefelsäure tritt keine blaue oder violette Färbung ein; ebenso hat auch Chlorzinkiod keine Wirkung auf sie. Die Kittsubstanz stellt, wie schon AWERINZEW (1903) vermutet, wahrscheinlich ein Aluminoid dar, aber kein Chitin; nach MILLON's Reagenz nimmt sie eine rotgelbliche Farbe an, nach der Xanthoproteinprobe eine gelbliche. Die Kittsubstanz der äußern Schichten stellt vielleicht eine Modifikation der innern Hülle dar, die, wie früher erwähnt, ebenfalls ziemlich resistent gegen verschiedene chemische Reagentien ist.

**3. Protoplasmatischer Schaleninhalt.** Der durch die innere Hülle eingeschlossene Raum ist vollständig mit plasmatischem Inhalt erfüllt, in dem keine besondern scharf getrennten Abschnitte erkennbar sind. Das Protoplasma selbst ist so stark von den verschiedensten Einflüssen erfüllt, daß es oft kaum zu sehen ist und deshalb

keine Differenzierung in Ecto- und Endoplasma unterscheiden läßt. Nur in der vordersten Partie des eigentlichen Körpers, neben der Schalenöffnung, bleibt sie von Einschlüssen ziemlich frei. Auf Schnitten hat der plasmatische Inhalt ein grob alveoläres Aussehen. Eine genauere Untersuchung zeigt, daß diese Alveolen, die gewöhnlich scharf abgegrenzt sind, *Vacuolen* darstellen (*Alv*, Fig. 8, Taf 1), zwischen denen das eigentliche Protoplasma (*Pl*) in Gestalt von dünnen Zwischenschichten angeordnet ist. Solche *Vacuolen* sind besonders zahlreich im Stiel und in der hintern Partie des eigentlichen Körpers. Die echte Alveolarstruktur des Protoplasmas kann man nur ganz zufällig erkennen, und zwar an Stellen, wo die *Vacuolen* und die Einschlüsse nicht so zahlreich sind.

Die *Pseudopodien* (*Pp*, Fig. 1, 6 u. 29, Taf. 4). Das Protoplasma des eigentlichen Körpers tritt gewöhnlich durch die Schalenöffnung nach außen in Gestalt eines breitem Stammes, der dann fächerartig in zahlreiche, unter sich anastomosierende und sich stark verzweigende *Pseudopodien* zerfällt. Vor seinem Austritt ist das Protoplasma frei von Einschlüssen und *Vacuolen* und hat ein deutlich fasriges Aussehen. Auch die proximalen Partien der breitem *Pseudopodien* erscheinen längsgestreift. Bald aber bekommen die *Pseudopodien* ein ganz homogenes Aussehen und stellen in ihren distalen Partien ein feinmaschiges Netz mit leicht erkennbaren Körnchenströmungen dar. Das beste Bild der *Pseudopodienverzweigungen* des Gamonts finden wir von frühern Autoren bei R. LANKESTER (1879).

Die *Plasmaeinschlüsse* sind sehr mannigfaltig und zahlreich. Man kann vor allem die Nahrungsreste von den übrigen *Plasmaeinschlüssen* unterscheiden.

Die Nahrung von *Haliphysema* besteht hauptsächlich aus einzelligen Algen, größtenteils aus Diatomeen; die Bruchstücke ihrer Schalen kann man in jedem Exemplare der Gamonten auffinden; auffallend zahlreich sind sie bei tropischen Exemplaren. Besondere *Nahrungsvacuolen* fehlen aber, so daß die Nahrungsreste im Protoplasma zuerst unregelmäßig zerstreut liegen (*Xen*, Fig. 8), sich dann aber zu kompakten gelblichen oder bräunlichen Massen, *Stercomen* ansammeln. Die *Stercome* ihrerseits liegen entweder isoliert in dem Plasma, oder sie vereinigen sich zu längern Reihen, *Stercomaren* (*Stk*, Fig. 7—9, 30 u. 31). Die *Stercomare* sind von dem übrigen Plasma durch besondere hellere Plasmaschichten oder durch feine Hüllen getrennt.

Bei den neapolitanischen Exemplaren treten größtenteils einzelne Stercome auf, die sich peripher in der Nähe der innern Hülle der Schalenwand anordnen. Gut entwickelte Stercomare sind gewöhnlich nur in tropischen Exemplaren vorhanden, wo sie in einigen Fällen fast eine Hälfte des Schalenraumes erfüllen und zwar in Gestalt unregelmäßig gebogener Stämme (*Stk*<sup>1</sup> *Stk*<sup>2</sup>, Fig. 31). Die Hülle der Stercomare hat das Aussehen einer dünnen Membran und ist wahrscheinlich plasmatischen Ursprungs, da sie sich mit denselben Farbstoffen wie das Protoplasma färbt. Innerhalb der Stercomare treten, neben bräunlichen ovalen oder länglichen Stercomen (*Stk*, Fig. 7), auch hellere stark lichtbrechende Körnchen und rötliche Xanthosomen auf. Der Durchmesser der Stercome erreicht bis 0,1 mm. Wie dies bei allen Protozoen der Fall ist, sind die Stercome auch den stärksten chemischen Reagentien gegenüber äußerst resistent.

Alle übrigen Plasmaeinschlüsse der Gamonten von *Haliphysema* können in 3 Gruppen eingeteilt werden: Fettröpfchen, Excretionskrystalle, die in schwachen Säuren unlöslich sind, und sonstige kleinere Einschlüsse, die in Säuren löslich sind.

Die Fettröpfchen sind durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen charakterisiert und haben das Aussehen von kleinern (bis 5  $\mu$  breite) Glanzkügelchen, die sich gewöhnlich entweder neben dem Kern oder neben den Nahrungsresten ansammeln. Nach Omiumsäure nehmen sie sehr schnell eine schwarze Färbung an. In tropischen Exemplaren wurden sie nicht beobachtet. Die Excretionskrystalle sind überall im Plasma zerstreut und wegen ihres Glanzes und ihrer Form leicht erkennbar. Ihre Zahl und Größe (von 3–60  $\mu$ ) ist sehr mannigfaltig und hängt von der Nahrungsquantität ab; bei hungernden Exemplaren fehlen sie vollständig.

Man kann folgende Typen von Excretionskrystallen unterscheiden:

- a) große polygonale Plättchen (*Exc*, Fig. 8);
- b) große hexagonale Prismen und Polyeder (Fig. 10 u. 15);
- c) größere Ansammlungen kleiner pyramidaler oder dreieckiger Körnchen oder Kryställchen, die zu besondern Drusen zusammengeklebt sind (Fig. 11);
- d) Aggregate radial angeordneter Krystallnadeln (Fig. 24).

Alle diese Excretionskrystalle lassen sich durch folgende allgemeine Merkmale charakterisieren: Doppellichtbrechung, Farblosigkeit und Durchsichtigkeit. Löslichkeit nur in starken Mineralsäuren, in

schwachen nach Erwärmen. Außerdem sind sie schwer löslich in Alkalien und Essigsäure und vollständig unlöslich in Wasser und Alkohol.

Die Excretionskrystalle von *Haliphysema* sind ziemlich ausführlich von AWERINZEW (1903) untersucht worden und zwar bei einer verzweigten Form („*H. ramulosum*“). Er fand hier Krystalle von Oxalsäurecalcium und Phosphorsäuresalzen und kleinere Gypsnadeln. Die länglichen weißlichen oder farblosen Stäbchen, wie sie in Fig. 12 und *Lsl*, Fig. 8 dargestellt sind, stellen aller Wahrscheinlichkeit nach solche Gypsnadeln dar.

Alle übrigen Plasmaeinschlüsse des Gamonts sind größtenteils farbig und sind durch ihre leichte Löslichkeit in schwachen Säuren charakterisiert. Die Unterschiede zwischen ihnen kann man nur auf dünnen Schnitten erkennen. Keine derselben sind doppellichtbrechend. Zu solchen Einschlüssen gehören:

1. Weißliche Körner (Fig. 13) von kugliger (*a*), lappiger (*b*), solider oder hohler (*c*) Gestalt, deren Breite bis  $5 \mu$  erreicht. Dieselben sind sehr zahlreich und werden nach MILLON'S Reagenz dunkelrot.

2. Eiweißkrystalloide, von dem Aussehen lappiger Drusen oder von Aggregaten aus ovalen Krystalloiden (Fig. 23). Sie erreichen bis  $25 \mu$  im Durchmesser und färben sich nach MILLON'S Reagenz ebenfalls rot.

3. Braungrünliche Körner (bis zu  $5 \mu$  im Durchmesser), sind sehr zahlreich (*Tr*, Fig. 8 u. 17). Bei schwachen Vergrößerungen erinnern sie sehr an Fettröpfchen, unterscheiden sich aber von diesen durch ihre Farbe, durch das Fehlen der Lichtbrechung und erleiden keine Farbenveränderung nach Osmiumsäure. Nach MILLON'S Reagenz erscheinen sie schwach rötlich.

4. Kleine gelbbraune Körnchen (Fig. 20), kuglig (*a*) oder oval (*b*), einzeln oder paarig (*d*), einfach oder doppelt (*c*). Ihr Durchmesser variiert von  $2-3 \mu$ . Nach MILLON'S Reagenz sehen sie rötlich aus.

5. Große grüne Körnchen mit innern Einschlüssen (Fig. 19) bis ca.  $10 \mu$  breit; sie treten in ältern Exemplaren auf, bleiben nach MILLON'S Reagenz unverändert und stellen vielleicht die Cysten gewisser Parasiten dar.

6. Gelbliche oder bräunliche längliche (bis  $5 \mu$ ) Kryställchen (Fig. 14) mit eigentümlichen Enderweiterungen; sie treten größtenteils im Stiel auf und werden nach MILLON'S Reagenz nicht rot. Sie

lösen sich sehr leicht in schwachen Mineralsäuren, in 2 % Essigsäure und in 5 % Kalilauge.

7. Längliche Kryställchen mit besondern Längsleisten (Fig. 16) treten ebenfalls im Stiel auf, aber selten. Sie sind weißlich, erreichen bis  $5\mu$  in der Länge und lösen sich in Säuren und KOH langsamer als die vorigen Einschlüsse. Nach MILLON's Reagenz färben sie sich nicht.

8. Kleinere (bis  $2\mu$ ) graue Körnchen, die entweder isoliert oder in kleinen Häufchen liegen (Fig. 21 u. *Kp.* Fig. 8), erinnern an die gelbbraunen Körnchen, werden aber nicht rötlich nach MILLON's Reagenz. Sie kommen nicht selten vor.

9. Die Reihen kleinster Körnchen oder länglicher Stäbchen (Fig. 22 u. *Fd.* Fig. 8) stellen wahrscheinlich Bacterioide oder irgendwelche ihnen ähnliche Organismen dar.

Alle diese kleinern Einschlüsse kann man als Eiweißkörpermodifikationen (die sich nach MILLON's Reagenz rot färben), als Pigmente, als Parasiten und als Mineraleinschlüsse betrachten.

Abgesehen von allen hier erwähnten zahlreichen Gebilden, kann man im Protoplasma der tropischen Exemplare noch eigentümliche bläschenförmige Einschlüsse erkennen, die an der Peripherie des eigentlichen Körpers liegen und mit einer besondern Membran versehen sind (*Cms.* Fig. 30 u. 31). Solche Einschlüsse erreichen bis ca.  $15-30\mu$  im Durchmesser und enthalten je ein Paar länglicher gebogener Körperchen, die sehr stark färbbar sind (Chromatophoren?; *Chph.* Fig. 32); in dem übrigen Körper dieser Einschlüsse befinden sich zahlreiche kleinere Glanzkörperchen (*E*) und ein größeres bläschenförmiges Körperchen (Kern?; *K*). Diese Gebilde sind wahrscheinlich Zoochlorellen oder aber irgendwelche symbiotische Algen oder deren Cysten.

**4. Kern.** Die Gamonten von *Haliphysema* sind stets ein-kernig (*K*, Fig. 9, 25 u. 29, Taf. 4). Der Kern ist ziemlich groß (bis  $100\mu$ ) und liegt in der Mitte des eigentlichen Körpers. In den lebenden Exemplaren ist er selbstverständlich nicht sichtbar. Vor Anfang der Gamogonie treten innerhalb des Kernes verschiedene Veränderungen auf, die zur Bildung der Chromidialsubstanz führen, oder es beginnt die Vermehrung der Kernzahl. Man kann also inmitten äußerlich einander sehr ähnlicher erwachsener Gamonten ganz verschiedene Kernbilder finden. Abgesehen von Kernteilungsfiguren, sind folgende 4 Kerntypen des Gamonts von *Haliphysema* zu unterscheiden:

a) Erster Typus: Die Chromatinkörnchen sind in der Kernmitte konzentriert; Kernmembran ist deutlich; die achromatische Grundsubstanz läßt eine Alveolarstruktur mit gut entwickeltem peripherem Alveolarraum erkennen (Fig. 25).

b) Zweiter Typus: Die Chromatinkörnchen liegen an der Peripherie des Kernes. Man kann demnach deutlich eine periphere Chromatinzone (*Chr*, Fig. 26) von der zentralen homogenen oder feinkörnigen Kernpartie (*Zz*) unterscheiden, wo die Chromatinkörner entweder ganz fehlen oder nur spärlich vertreten und dabei klein sind.

c) Dritter Typus: Beginn des Austrittes des Chromatins in das Protoplasma (Bildung der Chromidialsubstanz; Fig. 27). An der Peripherie des Kernes längs der sehr deutlichen Kernmembran (*Km*) liegen einzelne, sehr große Chromatinkörner (*Chr*), durch eine breite achromatische Zwischenzone voneinander getrennt. Die übrige Kernpartie ist mit einer feinkörnigen Masse erfüllt.

d) Vierter Typus: Kerne ohne Chromatin (*K*, Fig. 33). Bei ältern erwachsenen Gamonten kann man blasse degenerierende Kerne erkennen, deren Chromatin schon vollständig in die Chromidialsubstanz (*Chrn*) aufgegangen ist. Man kann nur die Kernmembran und eine hellere feinwabige Grundsubstanz erkennen, die stärker lichtbrechend als dieses Protoplasma ist. Die Chromidialsubstanz ist leicht von den übrigen Plasmaeinschlüssen zu unterscheiden, wegen ihrer sehr intensiven Färbbarkeit mit Kernfarbstoffen. Sie tritt in Gestalt einzelner Kügelchen, unregelmäßiger Massen von grobwabiger Substanz oder eines feinmaschigen Netzes auf.

### Bau der verzweigten Exemplare.

Die früher als *H. ramulosum* beschriebenen verzweigten Exemplare stellen nur einen besondern Fall der Vermehrung des einkernigen Gamonts dar. Beide Formen — der normale Gamont und verzweigte Exemplare — treten stets zusammen auf. Im tropischen Material war ca.  $\frac{1}{2}$ , in Neapel ca.  $\frac{1}{4}$  aller beobachteten Gamonten verzweigt.

In jedem verzweigten Exemplare kann man einen sich verzweigenden Stiel (*St*, Fig. 35) und die an dessen Zweigen sitzenden Enderweiterungen unterscheiden, welche dem eigentlichen Körper der nicht verzweigten Exemplare entsprechen. An den Vorderenden solcher Erweiterungen befinden sich die Schalenöffnungen und die für *Haliphysema* charakteristischen Spongiennadeln. Die verzweigten Exemplare sind also als Aggregate oder Kolonien von einzelnen

Tieren zu bezeichnen, die sich vermittels ihrer Stiele miteinander verbinden.

Die allgemeine Form der Verzweigungen hängt von der Unterlage ab. Im ganzen kann man 2 Arten von Verzweigungen unterscheiden: Kolonien, die auf einem sich frei erhebenden Stiele sitzen (*St*, Fig. 35), und Kolonien, deren Stiele größtenteils auf der Unterlage kriechen und bei denen sich nur die distalen Partien der Stielverzweigungen mit den entsprechenden Enderweiterungen frei erheben. Im letztern Falle bilden sich entweder unregelmäßig verzweigte Sträucher bis 20 mm im Durchmesser aus (Fig. 38) oder Kolonien auf einem kriechenden Hauptstiel, mit zahlreichen seitlichen, sich frei erhebenden Ästchen (Fig. 37), von denen ein jedes eine Enderweiterung besitzt (ein solches Aussehen hat z. B. *H. ramulosum* nach MÖBIUS 1880).

Die Verzweigungen beginnen mit der Bildung besonderer seitlicher Ausstülpungen (*Vzw*, Fig. 34) auf dem eigentlichen Körper des Gamonts, die später in längliche Stiele auswachsen, welche sich sukzessive dichotomisch teilen; so bilden sich die Kolonien mit einem gemeinsamen, sich frei erhebenden Hauptstiel. Die größte Zahl der beobachteten eigentlichen Körper (Enderweiterungen) bei derartigen Kolonien war 16. Die Regelmäßigkeit der Verzweigungen ist sehr oft durch stärkere Entwicklung einiger Äste auf Kosten der andern gestört. Auch die Breite der einzelnen Stiele kann eine sehr verschiedene sein; einige Stiele sind manchmal doppelt so breit wie der eigentliche Körper.

Abgesehen von der allgemeinen Körperform unterscheiden sich die verzweigten Kolonien von den einzelnen Gamonten noch durch ihre Vielkernigkeit. In jeder Enderweiterung liegt je ein Kern. Die Kerne befinden sich entweder in der hintern Partie derselben oder in der distalen Hälfte des entsprechenden Seitenzweiges. Jeder Kern zeigt einen deutlichen Alveolarbau mit gleichmäßig zerstreuten Chromatinkörnchen.

Die Verzweigungen des einkernigen Gamonts beginnen mit der Teilung seines Kernes. Dieser teilt sich caryokinetisch. Die mitotischen Kernteilungsfiguren in einem unverzweigten Gamont kann man als Vorbereitungen zur Verzweigung bezeichnen, ebenso wie die Bildung der Chromidien eine Vorbereitung zur Gamogonie darstellt.

Der Bau der Schale, die Plasmaeinschlüsse usw. der verzweigten Exemplare sind denen der unverzweigten Gamonten vollständig gleich.

Im ganzen kann man die Bildung der verzweigten Exemplare und Kolonie als eine unvollkommene Knospung bezeichnen.

### Gamogonie.

1. **Die Encystierung** beginnt bald nach der Bildung der Chromidien in dem Plasma des Gamonts und entspricht derjenigen bei den übrigen Protozoen. Der protoplasmatische Inhalt der Schale kontrahiert sich allmählich zu einer ovalen Masse, die sich in der vordern Schalenpartie ansammelt. Alle Plasmaeinschlüsse, abgesehen von den Chromidien, werden sukzessive ausgestoßen und füllen die frei gewordenen Schalenpartien. Nach Austritt der Einschlüsse encystiert sich die kontrahierte Plasmamasse (*C*, Fig. 42, Taf. 4). Die dünne Cystenhülle (*Hl*, Fig. 43) ist äußerlich von den ausgestoßenen Einschlüssen und der Schalenwand bedeckt. Bald wird die letztere (*Ks*) sehr brüchig, besonders in ihrer Stielpartie. Die ältern Cysten bleiben gewöhnlich von den äußern Umhüllungen ganz frei. Ihre Form ist kuglig oder oval; der Durchmesser der Cyste ist ca.  $\frac{1}{3}$  kleiner als der des eigentlichen Körpers des Gamonts. Äußerlich sind alle Cysten ganz gleich.

2. **Cystenbau.** Auf Querschnitten hat der Inhalt der jungen Cysten das Aussehen einer kontinuierlichen feinwabigen Protoplasmamasse mit kleinen Chromidialmassen. Die Chromidien sammeln sich gewöhnlich an der Peripherie der Cyste an, in Gestalt von netzartigen Massen von sehr verschiedener Größe und Form.

Der Rest des Kernes des Gamonts in den jungen Cysten hat das Aussehen einer hellern Vacuole (*K*, Fig. 48, Taf. 4). In den ältern Cysten verschwindet der Gamontenkern vollständig. Auf den Schnitten durch solche Cysten ist ihr Inneres mit feinwabigen Protoplasma erfüllt (*Pl*, Fig. 44); näher der Peripherie liegen Ansammlungen der Chromidialsubstanz (*Chrm*) und in der Peripherie selbst, bei der Cystenhülle, eigentümliche dunklere Körper (*Kp*). Diese Körper erinnern an die von ZÜLZER (1904) in den Cysten von *Diffflugia* beobachteten Gebilde. Vor dem Zerfall des Cysteninhaltes in die Anlagen der Gameten verschwinden solche Körper („Plasmakörper“) vollständig.

Die Chromidien stellen bald nach ihrem Austritt aus dem Kern entweder solide Chromatinkörnchen oder hohle Massen (Globuliten) dar, bei denen die Peripherie stärker färbbar ist als das Innere. Solche Körnchen und Globuliten in ältern Cysten verbinden sich zu unregelmäßigen Massen, die auf Schnitten ein netzartiges Aussehen

haben. Die Regelmäßigkeit der Maschenanordnung solcher Chromatinnetze ist oft durch die Bildung besonderer Einschlüsse beeinträchtigt; auch innerhalb der Maschenknoten treten nicht selten dunklere Körnchen auf.

Mit der weitem Reifung zerfallen die Chromidialnetze in einzelne Fragmente bis zu ganz kleinen Chromatinkörnchen (*Chm*, Fig. 48), deren Anhäufungen die Anlagen der kleinern sekundären Kerne bilden. Die Bildung der letztern geht von der Peripherie der Cyste nach ihrer Mitte hin vor sich.

Bis zur Bildung der sekundären Kerne bleiben alle Cysten einander gleich. Ihre Hüllen, die zuerst gelblich und halbdurchsichtig sind, werden später dunkel und undurchsichtig. Weiterhin tritt ein Unterschied zwischen den Cysten ein, da sich in den einen Microgameten bilden, in den andern dagegen Macrogameten.

**3. Bildung und Bau der Microgameten.** Die Anlagen der Microgameten bilden sich schon sehr früh. Der Zerfall des Cysteninhalts in einzelne Massen — die Anlage der Microgameten — beginnt bald nach dem Zerfall der Chromidialnetze (*Mi*, Fig. 45, Taf. 4). Nach ihrer Bildung platzt die Cystenhülle, und alle Microgameten treten gleichzeitig aus.

Die Microgameten (Fig. 46 u. 47, Taf. 4) sind kuglig oder oval und besitzen zwei kurze, feine Geißeln ( $Gs^1$ ,  $Gs^2$ , Fig. 46); die eine dieser letztern ist nach hinten gebogen. Der Durchmesser der Microgameten variiert von 3—5  $\mu$ . Innerhalb des Körpers bemerkt man einen kleinen ovalen Kern (*K*), in der hintern Körperpartie eine Vacuole (*V*) und beiderseits vom Kern einige dunklere Körnchen (*Kr*, Fig. 47).

**4. Bildung und Bau der Macrogameten.** Die Macrogameten bilden sich später, wenn alle Chromidialmassen zerfallen sind und die Bildung der sekundären Kerne schon abgeschlossen ist. Eigentümlich erscheint dabei, daß nicht der gesamte Cysteninhalt in die Microgametenanlagen zerfällt, sondern nur einige besondere Partien desselben ( $Ma^1$ — $Ma^4$ , Fig. 1, Taf. 5). Nach dem Austritt der Macrogameten (*Ma*, Fig. 2, Taf. 5) bleibt die übrige Partie des Plasma-inhaltes in Gestalt des Restkörpers (*Rk*) in der Cyste zurück.

Der Durchmesser der Macrogameten (Fig. 3 u. 4, Taf. 5) erreicht 10—15  $\mu$ . Ihr Körper ist eiförmig mit abgerundetem Hinter- und schwach verlängertem Vorderende. An letzterm sitzen 2 kurze Geißeln (*Gs*, Fig. 4).

Der Kern (*K*) des Microgameten ist ziemlich groß und an

lebenden Exemplaren leicht erkennbar, mit deutlicher Membran. Innerhalb des Kernes liegen kleine Chromatinkörnchen und größere Caryosome.

In der hintern Partie des Macrogameten liegt eine sehr große Vacuole (*V*) mit undeutlichen Umrissen. Die Peripherie des Körpers ist ganz homogen; zwischen dem Kern und der Vacuole erscheint das Protoplasma grob alveolär. In den Knoten der Alveolen liegen kleine, stark lichtbrechende Körnchen (*Kr*). Beiderseits vom Kern liegt je ein länglicher dunkler Körper mit undeutlichen Umrissen (vielleicht Chromatophoren; *Chph*). An der Basis der Geißeln auf der Vorderspitze des Körpers befindet sich ein ovales Kügelchen, Blepharoplast (*Bl*), das aber schwächer färbbar als der Kern und an lebenden Exemplaren nicht erkennbar ist. Vom Blepharoplast bis zu den Ausgangsstellen der Geißeln verlaufen breite Stränge — eine Art von Verbindungskörpern (*Vbst*).

Die Copulation der Anisogameten wurde nicht unter dem Mikroskop beobachtet. In Uhrgläsern mit Anisogameten treten bald amöboide Körper auf — allem Anschein nach die Copulationsprodukte derselben.

**5. Einkernige Amöben erster Generation.** Die schon erwähnten amöboiden Körper haben das Aussehen von kleinen, 35—50  $\mu$  breiten, einkernigen Amöben, mit zahlreichen sehr feinen Pseudopodien (Fig. 5, Taf. 5). In Uhrgläsern mit Diatomeen (von denen sie sich ernähren) nehmen solche Amöben sehr schnell an Größe zu (bis 100  $\mu$  im Durchmesser); sie bekommen dann das Aussehen von flachen ovalen oder kreisförmigen Plasmamassen, von deren Rändern feine, fadenförmige, miteinander nicht kommunizierende und sehr kurze Pseudopodien (*Pp*) ausgehen. Das Protoplasma solcher Amöben ist homogen, mit zahlreichen Einschlüssen (*E*, Fig. 6, Taf. 5) an ihrer Peripherie; in der Mitte des Körpers liegt ein ziemlich großer Kern (*K*). Wegen der zahlreichen Nahrungseinschlüsse sehen diese Amöben dunkelbraun aus und sind fast undurchsichtig. Solche Stadien wurden 1878<sup>2</sup> von KENT beobachtet, worauf man leicht aus seinen Zeichnungen schließen kann.

Der Kern (Fig. 8) dieses Stadiums besitzt eine feine Membran und eine leicht erkennbare wabige Struktur. In seinem Zentrum liegt ein großes Caryosom (*Cm*), in den Knoten der Alveolen kleine Chromatinkörnchen (*Chr*), die gleichmäßig über den ganzen Kern zerstreut sind.

Die Umwandlung der einkernigen Amöbe in den Agamont beginnt mit der Bildung einer Schale bei derselben.

### Bau des Agamonts.

Der Agamont oder die kurzstielige Generation von *Haliphysema* besitzt eine becherförmige, gerade oder schwach gebogene Schale mit breitem Stiel (Fig. 7, Taf. 5). Die Trennung der Schale in einen Stiel (*St*) und einen eigentlichen Körper ist hier viel schwächer ausgesprochen als bei dem Gamont. Die Schalenöffnung liegt hier ebenfalls an dem Vorderende; auch der feinere Bau der Schale des Agamonts ist dem des Gamonts vollständig gleich (innere feine Hülle *Hl*, Fig. 13; äußere breite Schicht aus Fremdkörpern und Kittsubstanz). Der Hauptunterschied besteht darin, daß die Zahl der frei starrenden monaxonen Spongiennadeln hier viel geringer ist als bei dem Gamonten: es fehlt hier nämlich der charakteristische Nadelkranz des Gamonts (s. Fig. 7, Taf. 5 und Fig. 1, Taf. 4). Die Fremdkörper liegen im ganzen viel dichter, so daß die Schale des Agamonts viel brüchiger ist als die Schale des Gamonts.

Der Agamont ist ca. halb so lang wie der Gamont; seine mittlere Länge erreicht bis 1 mm, der Durchmesser bis  $\frac{3}{4}$ . Austritt, Verzweigungen und Bau der Pseudopodien sind denen des Gamonts gleich (*Pp*, Fig. 7, Taf. 5).

Der innere Bau des Agamonts ist durch die geringere Zahl von Plasmaeinschlüssen charakterisiert. Die feinwabige Protoplasmastruktur ist deshalb viel leichter erkennbar als bei dem Gamont. Auch sind für den Agamont zahlreiche Nahrungsvacuolen eigentümlich. Die Stercome und Stercomare dagegen fehlen. Die Nahrungsreste sammeln sich in diesen kleinern Vacuolen, deren Zahl sich in der Nähe der Schalenöffnung vergrößert.

Die Excretionskörnchen (*Exk*, Fig. 13) und Krystalle liegen gleichmäßig im ganzen Plasma zerstreut und sind ebenso zahlreich wie bei den Gamonten. Sie haben das Aussehen von länglichen ovalen oder prismatischen Gebilden, die bis 45  $\mu$  lang sein können.

Von den übrigen kleinen Einschlüssen sind bräunliche stäbchenförmige Gebilde (Fig. 18, Taf. 4) mit kleinen schwarzen Körnchen besonders zahlreich vertreten. Vielleicht stellen sie Bacterioide oder ähnliche Organismen dar. Nicht selten sind auch in dem Plasma des Agamonts kleine dunklere Körnchen (*Kr*, Fig. 13, Taf. 5) und größere braune oder gelbbraune Körner oder

Aggregate von Körnern, die sich hauptsächlich in dem Stiele vorfinden.

Junge Agamonten sind einkernig, die ältern dagegen vielkernig; neue Kerne bilden sich durch Zerfall des Hauptkernes unmittelbar in die sekundären Kerne.

Die Kerne des einkernigen Agamonts (Fig. 9, Taf. 5) besitzen eine sehr stark entwickelte dicke Membran und ziemlich große Chromatinkörner. Die Grundsubstanz des Kernes ist entweder feinswabig oder körnig. Die Chromatinkörner (deren Zahl bis 25–30 beträgt) sind gleichmäßig im ganzen Kerne zerstreut (Fig. 10).

Der Kernzerfall beginnt mit der Auflösung der Kernmembran; die Chromatinkörner, die mit einer hellern Schicht von Achromatin umgeben sind, werden dann frei und wandern in das Protoplasma aus (*Chr*, Fig. 14, Taf. 5); hier umhüllen sie sich mit einer besonders dünnen Membran und erscheinen nach dem Zerfall des primären Chromatinkorns in zahlreiche kleinere Körner als sekundäre Kerne ( $K^2$ ). Ihre Zahl entspricht demnach der Zahl der Chromatinkörner im primären Kern. Der Rest des primären Kernes bleibt nur kurze Zeit in Gestalt einer hellern Vacuole erkennbar ( $K$ ,  $K^1$ ,  $K^2$ , Fig. 15–17, Taf. 5).

Einen sehr ähnlichen Fall des Kernzerfalles hat SCHAUDINN (1895) bei *Calcutuba polymorpha* beobachtet und bezeichnet denselben als eine „multiple Kerntheilung“. Wie bei *Calcutuba* so auch bei den Agamonten von *Haliphysema* kann man den Zerfall des primären Kernes und die Bildung der sekundären Kerne mit der Bildung der Chromidien vergleichen; wie dort so haben wir auch hier einen Austritt des Chromatins in das Protoplasma vor uns. Es fehlen nur der weitere Zerfall der Chromatinkörnchen und die Bildung des netzartigen Komplexes. Die bei den Agamonten von *Haliphysema* beobachtete Bildungsweise von sekundären Kernen kann man also als eine etwas verkürzte Art der Chromatinbildung bezeichnen.

### Agamogonie.

1. **Bildung der Agameten.** Das Resultat der Agamogonie ist die Bildung der einkernigen Amöben „zweiter Generation“ (Agameten). Ihre Bildung geht auf verschiedenen Wegen vor sich. Wegen der relativen Seltenheit der Agamonten werde ich mich auf die einfache Beschreibung aller beobachteten Fälle beschränken, ohne dieselben miteinander zu vergleichen.

Bildung der Agameten in Cysten (*C*, Fig. 18, Taf. 5).

In diesem Falle encystiert sich der protoplasmatische Inhalt der Schale des Agamonts; während der Encystierung, wie dies auch bei der Encystierung des Gamonts der Fall ist, werden alle Plasmaeinschlüsse ausgestoßen, und das Protoplasma kontrahiert sich stark. Der Cysteninhalt besteht auch hier aus hellerem feinkörnigem homogenem Protoplasma. Die Kerne des Agamonts teilen sich intensiv caryokinetisch (*Kth*, *K*, Fig. 19). Nach einer Periode der Kernteilung zerfällt der Cysteninhalt in einkernige Fragmente (Anlage der Agameten).

Bildung der Agameten durch Zerfall des Agamonts ohne Encystierungsstadium. In diesem Falle differenziert sich der Protoplasmahalt der Schale in 2 Zonen: eine vordere, wo die Kerne liegen, und eine hintere, wo die Plasmaeinschlüsse sich ansammeln (*Rk*, Fig. 21, Taf. 5). Die vordere Zone zerfällt dann in einkernige Fragmente (*A*, Fig. 21), welche durch die Schalenöffnung heraustreten und zu Agameten werden (*A* u. *Oef*, Fig. 20). Die hintere Zone bleibt in der Schale als Restkörper zurück.

Bildung der Agameten aus vielkernigen Plasmodien. In diesem Falle zerfällt die vordere Partie des Plasmas des Agamonts zuerst in vielkernige, nicht aber in einkernige Fragmente (*Plm*<sup>1</sup>, *Plm*<sup>2</sup>, Fig. 22, Taf. 5). Solche durch Schalenöffnung austretende vielkernige Plasmodien leben einige Tage selbständig, und erst später zerfallen sie in einkernige Amöben (Agameten; *A* u. *Plm*, Fig. 25). Die Plasmodien erreichen bis 500  $\mu$  in der Breite und besitzen kurze lappige Pseudopodien und 15–25 Kerne (Fig. 24). Das Protoplasma der Plasmodien ist ziemlich undurchsichtig, stark lichtbrechend, ohne erkennbare Einschlüsse.

**2. Bau der Agameten.** Nach allen erwähnten 3 Fällen der Agamogonie bilden sich einkernige Amöben (*A*, Fig. 23) mit sehr kurzen lappigen Pseudopodien (Typus von *A. limax*). Ihr Protoplasma ist frei von Einschlüssen, vollständig homogen, ohne Differenzierung in Ecto- und Endoplasma. Die Kerne der Agameten, welche durch den unmittelbaren Zerfall des Agamonts entstanden sind (*K*, Fig. 26), sind etwas größer als die der übrigen Fälle.

Die Agameten können sich vermehren durch Teilung, selten unmittelbar, öfters in Cysten (Fig. 27). Die Hüllen dieser Cysten sind sehr dünn und durchsichtig. Die Kerne teilen sich dabei caryokinetisch (*Aep*).

**3. Die Umwandlung des Agameten in den Gamont** hatte ich nur einmal beobachtet, als in einem kleinen Aquarium mit zahl-

reichen Agameten an dessen Wänden kleine festsitzende Organismen gefunden wurden, die sehr an junge Gamonten erinnerten (Fig. 29 u. 30, Taf. 5). Auch der auf Fig. 28 dargestellte Organismus kann als ein jüngster Gamont bezeichnet werden. Er besteht aus einer einkernigen (*K*) Plasmamasse und einer halbkugligen sehr dünnen durchsichtigen Hülle (*Hl*). Bei dem jungen Gamont, der auf Fig. 29 dargestellt ist, besteht die vordere Hälfte der Schale nur aus einer innern dünnen Schicht; die hintere Hälfte (Stielanlage) besitzt schon eine äußere Schicht aus organischer Kittsubstanz (*St*) mit einigen kleinen Sandkörnchen (*Sdk* u. *Ks*, Fig. 31). Ein anderes Exemplar (Fig. 30) hat schon eine Schale, die überall aus 2 Schichten besteht und einige Spongiennadeln (*Spn*) besitzt. Alle jungen Gamonten haben sehr breite Schalenöffnungen (*Oef*).

### III. Zur Organisation von *Gastrophysema* sp.

In Neapel fand ich nur einige zweikammerige Exemplare (s. Fig. 22, Taf. 5) mit langem Stiel (*St*) und kurzen gewölbten Kammern. In den Tropen finden sich neben solchen langgestielten auch zweikammerige Exemplare mit kurzem Stiel und größern Kammern (Fig. 33). Manchmal fand ich auch dreikammerige Exemplare (Fig. 50).

Die Gliederung in einzelne Kammern ist rein äußerlich. Die Verengungen der Schale setzen sich nicht in das Schaleninnere hinein fort, die gleichmäßig mit dem protoplasmatischen Inhalt erfüllt ist (Fig. 46). Die Schalenöffnung liegt an der Spitze der Vorderkammer (*Oef*, Fig. 41 u. 46). Die Schalenwand von *Gastrophysema* besteht, wie auch die Schalenwand von *Haliphysema*, aus 2 Schichten: aus einer innern dünnen Hülle (*Hl*, Fig. 36 u. 41, Taf. 5) und einer äußern dicken Schicht (*Ks*). Die innere Hülle bildet um die Ränder der Schalenöffnung eine kreisförmige Verdickung (*Oef*, Fig. 41); an allen andern Stellen des Körpers behält sie eine und dieselbe Dicke bei. In der vordern Partie des Stieles fängt sie allmählich an dünner zu werden und verschwindet dann ganz (*Hl*, Fig. 37); die Stielwände bestehen daher nur aus einer äußern Schicht (*Hl*, Fig. 38). Diese besteht aus einer organischen mehrschichtigen Kittsubstanz (*Ks*, Fig. 36) und Fremdkörpern. Die Fremdkörper liegen ziemlich weit voneinander und bestehen hauptsächlich aus kleinen Sandkörnchen (*Sdk*). Die für *Haliphysema* charakteristischen sich frei erhebenden monaxonen Spongiennadeln

(*Spn*) kommen auch bei *Gastrophysema* vor, aber nur auf der vordern Kammer (*Spn*, Fig. 32 u. 41).

Die Länge der meisten Exemplare von *Gastrophysema* erreicht bis  $2\frac{1}{2}$  mm bei  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  mm Breite. Es ergibt sich aus dem Studium der innern Organisation, daß Exemplare mit langem Stiel einkernig sind (*K*, Fig. 42; hierher gehören alle Exemplare aus Neapel), solche mit kurzem Stiel dagegen vielkernig (Fig. 49; sowohl zwei- als auch vielkammerig) oder mit encystiertem Inhalt. In letzterm Falle tritt in jeder Kammer je eine Cyste auf ( $C^1$ — $C^3$ , Fig. 50).

Da die Zwischenstadien unbekannt bleiben, so gebe ich hier nur eine kurze Beschreibung aller von mir beobachteten Formen.

1. Einkernige Exemplare (aller Wahrscheinlichkeit nach Gamonten). Der protoplasmatische Inhalt von solchen Exemplaren zerfällt in 3 Zonen: eine vordere ( $P^1$ , Fig. 46), hyaline oder feinkörnige Zone mit wenigen Einschlüssen, eine mittlere Zone ( $P^2$ ) mit zahlreichen Einschlüssen und eine hintere Zone, wo der Kern liegt (oder Chromidien, wie dies auf Fig. 46 der Fall ist).

Die vordere Zone erfüllt fast die ganze vordere Kammer. Das Protoplasma ist hier vollständig gleichmäßig ohne Sonderung in Ecto- oder Endoplasma ( $P^1$ , Fig. 41).

In der mittlern Zone finden sich besonders zahlreich große Nahrungsvacuolen (*Nv*, Fig. 35, 42, 43 u. 46) und kleinere bläschenförmige Vacuolen (*V*, Fig. 42 u. 43) mit hellerm homogenem Inhalt. Die Einschlüsse bestehen aus pyramidalen, hexagonalen oder unregelmäßigen Kryställchen (Excretionskryställchen; Fig. 40e und *Exk*, Fig. 35, 42 u. 43), aus Reihen kleinerer Kügelchen (wahrscheinlich Bacterien; *Fä*, Fig. 43) und aus kleinen dunklern oder gefärbten Körnchen (*Kr*). Die Hauptformen derselben sind auf Fig. 40a—d dargestellt. In tropischen Exemplaren kommen nicht selten große Stercomare (*Stk*, Fig. 35) mit dunklern Stercomen und rötlichen Xanthosomen vor. Sie besitzen gut entwickelte und stark färbbare Hüllen.

Da wo die innere Schalenhülle auftritt, erfüllt der protoplasmatische Inhalt den ganzen Schalenraum vollständig. In dem Stiel aber setzt sich nur ein feiner Protoplasmastrang (*Pl*, Fig. 38) fort mit kurzen seitlichen Ästchen (*Pp*, Fig. 39) zwischen welchen man leicht freie Zwischenräume (*Zw*) erkennen kann.

Der Kern liegt in der hintern Plasmazone und hat, wie dies bei den Gamonten von *Haliphysema* der Fall ist, einen verschiedenen

Bau. Größtenteils besitzt der Kern keine gut erkennbare Membran (Fig. 45); er besteht aus einer peripheren Chromatinzone (*Chr*), einer mittlern homogenen Zone (*Zz*) und einem zentralen großen Caryosom (*Cm*). Vor der Gamogonie beginnt die Bildung der Chromidialsubstanz. Fast alle neapolitanischen *Gastrophysemen* besitzen Chromidialnetze. Der allgemeine Bau solcher Exemplare ist auf Fig. 46, Taf. 5 dargestellt, wo in der hintern Plasmazone sich Haufen von Chromidien (*Chm*) befinden, die sich längs der Schalenwand in die vordere Kammer fortsetzen.

2. Die vielkernigen Exemplare (Fig. 49) sind durch gleichmäßiges homogenes Protoplasma ohne Sonderung in einzelne Zonen charakterisiert. Die Kernzahl beträgt bis 100 (Fig. 34). Die Kerne sind gleichmäßig durch das ganze Protoplasma zerstreut, haben eine dünne Membran und besitzen eine grobalveoläre Struktur. In den Knoten der Alveolen liegen kleine Chromatinkörnchen.

3. Schalen von *Gastrophysema* mit Cysten. Die Cysten sind einkernig (Fig. 48) oder vielkernig (Fig. 47 und  $C^1$ — $C^3$ , Fig. 50). In letzterm Falle kann die Zahl der Kerne bis 25 betragen. Der Cysteninhalte besteht aus homogenem feinkörnigem Protoplasma. Die Kerne (Fig. 44) haben eine feine Membran und große Chromatinkörnchen, die gleichmäßig in der homogenen Grundsubstanz zerstreut liegen.

Auf Grund dieser Angaben kann man mit großer Wahrscheinlichkeit die Vermutung von der Existenz eines Generationswechsels bei den *Gastrophysemen* aussprechen. Diese Angaben sprechen überdies gegen die Identität von *Gastrophysema* mit *Haliphysema tumanowiczii*.

---

Die hier beschriebenen Entwicklungsstadien von *Haliphysema* und *Gastrophysema*, als Vertretern der Sandforaminiferen, bieten ein neues Beispiel zur Entwicklungsgeschichte der Foraminiferen, die von SCHAUDINN (1894, 1895 etc.) und WINTER (1907) zuerst untersucht wurden. Wie bei den Milioliden *Calcituba*, *Polystomella*, *Peneroplis* und andern Schalenforaminiferen so auch bei den Sandforaminiferen stellt der Generationswechsel den allgemeinen Entwicklungsmodus dar. Dieser Modus ist höchstwahrscheinlich viel weiter verbreitet, als man bis jetzt annahm, und es wird kaum überraschen können, wenn später der Generationswechsel bei den Vertretern aller Foraminiferenfamilien gefunden werden wird. Solange die

Untersuchungen in dieser Richtung noch nicht abgeschlossen sind, wird man zu der jetzigen Systematik der Foraminiferen nur mit großer Vorsicht Stellung nehmen müssen, da viele Arten oder Gattungen derselben sich nur als verschiedene Entwicklungsstadien anderer Arten erweisen dürften. Besonders „verdächtig“ in dieser Beziehung sind die vielkernigen Arten.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1903. AWERINZEW, S., Beiträge zur Kenntnis der marinen Rhizopoden, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, Vol. 16.
1884. BRADY, H., Report on the Foraminifera, in: Rep. sc. Res. Challenger Zool., Vol. 9.
1862. BOWERBANK, J., On the anatomy and physiology of the Spongiadae, part. III, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London (non vidi).
1864. —, A monograph of the British Spongiadae, Vol. 1, London.
1866. —, *ibid.*, Vol. 2, London.
1873. —, Report on a collection of Sponges found at Ceylon by E. MOLDSWORTH, in: Proc. zool. Soc. London.
- 1880—82. BÜTSCHLI, O., Protozoa. Abt. I, in: BRONN, Klass. Ordn. Thierr., Leipzig u. Heidelberg.
1903. CARAZZI, D., Vi sono Gastreadi? in: Monit. zool. Ital., Vol. 14.
- 1870<sup>1</sup>. CARTER, H., On two new species of the Foraminiferous genus Squamulina etc., in: Ann. Mag. nat. Hist. (4), Vol. 5.
- 1870<sup>2</sup>. —, On Haliphysema ramulosa (BOWERBANK) and the Spongospicules of Polytrema, *ibid.* (4), Vol. 5.
- 1870<sup>3</sup>. —, Note on the branched variety of Squamulina scopula, *ibid.* (4), Vol. 6.
1877. —, Remarks on Prof. E. HAECKELS observations on Wyvillethomsonia etc., *ibid.* (4), Vol. 20.
1878. —, Position of the Sponge spicula in the Spongida; and postscript on the identity of Squamulina scopula with the Sponges, *ibid.* (5), Vol. 1.
1879. —, Notes on Foraminifera, *ibid.* (5), Vol. 3.
1895. CHAPMAN, F., On some Foraminifera obtained by the R. Indian Marine Surveys S. S. Investigator etc., in: Proc. zool. Soc. London.
1899. EIMER, G. und C. FICKERT, Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Foraminiferen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 65.

1894. GOËS, A., A synopsis of the arctic and Scandinavian recent marine Foraminifera, in: Svensk. Vet. Akad. Handl. (2), Vol. 25.
1877. HAECKEL, E., Biologische Studien. II. Die Physemarien (Haliphysema und Gastrophysema), Gastraeaden der Gegenwart, Jena (auch in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 11).
- 1878<sup>1</sup>. KENT, S., Observations upon Prof. HAECKEL'S group of the Physemaria and on the affinities of the Sponges, in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 2.
- 1878<sup>2</sup>. —, The Foraminiferal nature of Haliphysema tumanowiczii Bow. (Squamulina scopula CARTER) demonstrated, *ibid.* (5), Vol. 2.
1879. LANKESTER, E. RAY, The structure of Haliphysema tumanowiczii, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 9.
1903. LEON, N., Prophysema Haeckelii, in: Zool. Anz., Vol. 26.
1878. MERESCHKOWSKY, M., On Wagnerella, a new genus of Sponge etc., in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 1.
1899. MILLET, F., Report on the recent Foraminifera of the Malay Archipelago etc., in: Proc. Roy. microsc. Soc. London.
1876. MÖBIUS, K., Neue Rhizopoden (Haliphysema capitulatum), in: Ber. 49. Vers. Naturf. Aerzte (Hamburg).
1880. —, Foraminifera von Mauritius, in: Beitr. Meeresf. Ins. Maurit., Berlin.
1878. NORMAN, On the genus Haliphysema etc., in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 1.
1882. —, Appendix to BOWERBANK'S, „Monograph of Brit. Sponges“, Vol. 4, London.
1869. PARFITT, Devon Assoc. Sc., Vol. 3 (non vidi).
1878. —, On the structure of Haliphysema tumanowiczii, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 1.
1903. RHUMBLER, L., Systematische Zusammenstellung der recenten Reticulosa, in: Arch. Protistenk., Vol. 3.
1894. SCHAUDINN, F., Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernteilung, in: Biol. Ctrbl., Vol. 15.
1895. —, Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha Roboz, in: Z. wiss. Zool., Vol. 59.
1866. SCHMIDT, O., Die Spongien des Adriatischen Meeres, Suppl. 2, Leipzig.
1907. WINTER, F., Zur Kenntnis der Thalamophoren, I. Untersuchungen über Peneroplis pertusus, in: Arch. Protistenk., Vol. 10.
1870. WRIGHT, PERCEVAL, On a new genus and species of Sponge from the deep-sea, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 10.
1904. ZUELZER, M., Beiträge zur Kenntnis von Diffugia urceolata CARTER, in: Arch. Protistenk., Vol. 4.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>A</i> Amöbe	<i>Kr</i> Körnchen
<i>Aeq</i> Äquatorialplatte	<i>Ks</i> Kittsubstanz
<i>Alv</i> Alveolen	<i>Lsb</i> Längsstäbchen
<i>Bk</i> Binnenkörper	<i>Ma</i> Macrogamet
<i>Bl</i> Blepharoplast	<i>Mi</i> Microgamet
<i>C</i> Cyste	<i>Nv</i> Nahrungsvacuolen
<i>Chm</i> Chromidien	<i>Nl</i> Nucleolus
<i>Chph</i> Chromatophor	<i>Oef</i> Öffnung
<i>Chr</i> Chromatinkörnchen	<i>P</i> Plasmapartie
<i>Chrn</i> Chromidialnetz	<i>Pl</i> Protoplasma
<i>Chrs</i> Chromidialsubstanz	<i>Plsm</i> Plasmodien
<i>Cm</i> Caryosom	<i>Pp</i> Pseudopodien
<i>Cms</i> Commensale Algen	<i>Rk</i> Restkörper
<i>Cw</i> Cystenwand	<i>Spn</i> Spongiennadeln
<i>E</i> Einschlüsse	<i>St</i> Stiel
<i>Exk</i> Excretionskörnchen	<i>Sdk</i> Sandkörnchen
<i>Fd</i> Fädchen	<i>Std</i> Stercomare
<i>Gs</i> Geißeln	<i>Tr</i> Tröpfchen
<i>Hl</i> Hülle	<i>V</i> Vacuole
<i>K</i> Kern	<i>Vbst</i> Verbindungsstück
<i>Km</i> Kernmembran	<i>Vzw</i> Verzweigung
<i>Kn</i> Körnchen	<i>Xen</i> Xenophyen
<i>Kp</i> Körper	<i>Zz</i> Zwischenzone

#### Tafel 4.

(*Haliphysema tumanowiczii* BOWERB.)

Fig. 1. Allgemeines Aussehen des Gamonts mit ausgestreckten Pseudopodien. 26 : 1.

Fig. 2—4. Umriss verschiedener Gamonten, bei welchen die äußere Schalenschicht entfernt wurde. Halbschematisch.

Fig. 5. Partie eines Längsschnittes durch die Schalenwand der vordern Körperpartie des Gamonts. 545 : 1.

Fig. 6. Schnitt durch die Schalenöffnung mit den proximalen Partien der Pseudopodien. 365 : 1.

Fig. 7. Partie eines Querschnittes durch einen Gamont mit zahlreichen Stercomen in seinem Protoplasma. 560 : 1.

Fig. 8. Partie eines Schnittes durch den protoplasmatischen Inhalt des Gamonts bei 1090 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch den eigentlichen Körper des Gamonts in der Höhe des Kernes. Die äußere Schalenschicht ist nicht mit gezeichnet. 360 : 1.

Fig. 10—17. Die protoplasmatischen Einschlüsse des Gamonts. 776 : 1.

Fig. 10. Die Polyeder.

Fig. 11. Ein Aggregat kleiner Kryställchen.

Fig. 12. Längsstäbchen.

Fig. 13. Weißliche Körner.

Fig. 14. Längliche Kryställchen mit Endverdickungen.

Fig. 15. Ein Prisma.

Fig. 16. Ein Kryställchen mit Längsleisten.

Fig. 17. Braungrünliche Körnchen.

Fig. 18. Bacteroide des Agamonts. 776 : 1.

Fig. 19—24. Die protoplasmatischen Einschlüsse des Gamonts. 776 : 1.

Fig. 19. Große grüne Körner mit Einschlüssen.

Fig. 20. Kleine gelbbraune Körnchen.

Fig. 21. Graue Körnchen.

Fig. 22. Bacteroide.

Fig. 23. Eiweißkrystalloide.

Fig. 24. Strahlenartig angeordnete Kryställchen.

Fig. 25—27. Verschiedene Kerntypen des Gamonts. 545 : 1.

Fig. 28. Partie eines Längsschnittes durch den Stiel. 545 : 1.

Fig. 29. Schema der Gesamtorganisation des Gamonts.

Fig. 30. Querschnitt durch die vordere Partie eines tropischen Exemplars eines Gamonts mit vielen Stercomaren. 360 : 1.

Fig. 31. Teil eines Längsschnittes durch die vordere Partie eines tropischen Exemplars. Schema des Stercomarenverlaufs und der Lage der symbiotischen Algen.

Fig. 32. Eine von den symbiotischen Algen eines tropischen Gamonts. 610 : 1.

Fig. 33. Partie eines Querschnittes durch den Gamont in der Höhe des Kernes vor der Gamogonie. 610 : 1.

Fig. 34—41. Verzweigte Exemplare von *Haliphysema tumanowiczii* (syn. *H. ramulosum*).

Fig. 34. Beginn der Verzweigung des einkernigen Gamonts.

Fig. 35. Stark verzweigte Kolonie, die auf einem sich frei erhebenden Stiel sitzt. 10 : 1.

Fig. 36. Querschnitt durch die proximale Partie eines verzweigten Exemplars. Halbschematisch.

Fig. 37. Proximale Partie eines verzweigten Exemplars mit kriechenden Stielen. 35 : 1.

Fig. 38. Eine stark verzweigte strauchförmige Kolonie. 30 : 1.

Fig. 39—41. Verschiedene Kernbilder aus verzweigten Exemplaren. 500 : 1.

Fig. 42. Schema der Cystenlage innerhalb der Gamontenschale.

Fig. 43. Partie eines Schnittes durch den Rand der Cyste, die innerhalb der Gamontenschale liegt. 214 : 1.

Fig. 44. Querschnitt durch eine Cyste mit Chromidialnetzen. 230 : 1.

Fig. 45. Partie eines Querschnittes durch eine Cyste mit Anlagen der Microgameten. 305 : 1.

Fig. 46 u. 47. Microgameten. 545 : 1.

Fig. 48. Querschnitt durch eine Cyste während der Bildung der sekundären Kerne. 230 : 1.

### Tafel 5.

Fig. 1—31. *Haliphysema tumanowiczii*, BOWERB.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Cyste mit den Anlagen der Macrogameten. 230 : 1.

Fig. 2. Austritt der Macrogameten. Schema.

Fig. 3 u. 4. Macrogameten. (Fig. 4. 545 : 1.)

Fig. 5. Copula oder einkernige Amöbe erster Generation. Gesamtansicht. 214 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Amöbe erster Generation. Halbschematisch.

Fig. 7. Agamont. 26 : 1.

Fig. 8. Kern einer Amöbe erster Generation. 545 : 1.

Fig. 9 u. 10. Kerne der Agamonten 545 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch einen vielkernigen Agamont. Halbschematisch.

Fig. 12. Querschnitt durch einen einkernigen Agamont oberhalb des Kernes. Halbschematisch.

Fig. 13. Partie eines Querschnittes durch den Rand eines vielkernigen Agamonts. 285 : 1.

Fig. 14. Zerfall des Kernes eines einkernigen Agamonts in sekundäre Kerne. 545 : 1.

Fig. 15—17. Kernveränderungen des Agamonts vor der Agamogonie. Schema.

Fig. 18. Vielkernige Cyste in der Schale des Agamonts. Schema.

Fig. 19. Querschnitt durch die Cyste, die in der Schale des Agamonts liegt. 214 : 1.

Fig. 20. Austritt der Agameten aus der Cyste. Halbschematisch.

Fig. 21 u. 22. Etwas schief verlaufende Längsschnitte durch den Agamont, während der Bildung der einkernigen Amöben (Fig. 21) oder der vielkernigen Plasmodien (Fig. 22). Halbschematisch.

Fig. 23. Agameten (zweite Amöbengeneration) mit kleinen Kernen. 214 : 1.

Fig. 24. Vielkerniges Plasmodium. 171 : 1.

Fig. 25. Zerfall des vielkernigen Plasmodiums in einkernige Amöben. 171 : 1.

Fig. 26. Agamet mit großem Kern. 285 : 1.

Fig. 27. Kernteilung in einem encystierten Agamet. 305 : 1.

Fig. 28. Das mutmaßliche jüngste Gamontenstadium. 171 : 1.

Fig. 29 u. 30. Junge Gamonten. 70 : 1.

Fig. 31. Längsschnitt durch die Schalenwand eines jungen Gamonts. 214 : 1.

Fig. 32—50. *Gastrophysema* sp.

Fig. 32. Gastrophysema mit einem langen Stiel. 10 : 1.

Fig. 33. Gastrophysema mit einem kurzen Stiel. 10 : 1.

Fig. 34. Kern eines vielkernigen Exemplars. 171 : 1.

Fig. 35. Partie eines Querschnittes durch den protoplasmatischen Inhalt eines einkernigen Exemplares. 545 : 1.

Fig. 36. Partie eines Längsschnittes durch die Schalenwand der vordern Kammer. 214 : 1.

Fig. 37. Partie eines Längsschnittes durch die Übergangsstelle des Stieles in die hintere Kammer. 171 : 1.

Fig. 38. Längsschnitt durch die mittlere Stielpartie. 107 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch den Stiel. 107 : 1.

Fig. 40. Verschiedene Plasmaeinschlüsse eines einkernigen Exemplars.

Fig. 41. Längsschnitt durch die vordere Kammer eines einkernigen Exemplars. Schema.

Fig. 42. Längsschnitt durch einkernige Exemplare in der Höhe des Kernes. Schema.

Fig. 43. Partie eines Querschnittes durch ein einkerniges Exemplar. Halbschematisch. 274 : 1.

Fig. 44. Kern aus der Cyste. 365 : 1.

Fig. 45. Kern eines einkernigen Exemplars. 365 : 1.

Fig. 46. Schema der Organisation eines einkernigen Exemplars. Vorbereitung zur Gamogonie.

Fig. 47. Vielkernige Cyste. 107 : 1.

Fig. 48. Einkernige Cyste. 107 : 1.

Fig. 49. Längsschnitt durch den protoplasmatischen Inhalt eines vielkernigen Exemplars. 214 : 1.

Fig. 50. Schema der Lage der vielkernigen Cysten innerhalb der Schale.

---

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*.

III.

Von

**Erik Nordenskiöld** (Helsingfors).

Mit Tafel 6—7 und 3 Abbildungen im Text.

Im Anschluß an zwei frühere in dieser Zeitschrift veröffentlichte Abhandlungen <sup>1)</sup> über die Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius* (Vol. 25, Heft 4 und Vol. 27, Heft 3) werden hiermit meine Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Tieres und über einige damit in näherer oder fernerer Beziehung stehende Organe sowie die histolytischen und histogenetischen Erscheinungen, welche die Häutungen begleiten, mitgeteilt.

Seit dem Erscheinen meiner obenerwähnten Abhandlungen ist dasselbe Objekt von SAMSON <sup>2)</sup> aus zum Teil histologischem, zum Teil entwicklungsgeschichtlichem Gesichtspunkte behandelt worden. In ihrer Abhandlung werden besonders behandelt Verdauungssystem, Respirations- und Circulationssystem, Genitalorgane und Sinnesorgane; dagegen sind andere Organsysteme, z. B. die Haut und Muskulatur, nicht berücksichtigt. Die in meinen vorigen Abhandlungen niedergelegten Tatsachen werden von der Verf. kritisiert und mehrfach in Abrede gestellt. Im Folgenden werde ich Gelegenheit

---

1) Werden im Folgenden als Abh. I u. II zitiert.

2) KATHARINA SAMSON, Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 93, p. 185—236.

finden, ihre Ansichten im einzelnen zu besprechen; zu ihrer allgemeinen Behauptung, daß ich „nur einen Entwicklungszustand untersucht habe, ohne zu wissen, daß die einzelnen Gewebe in den verschiedenen Zuständen des Tieres sehr verschieden aussehen können“, will ich jedoch hier sofort bemerken, daß ich mir dessen sehr wohl bewußt gewesen bin; die Stadien, die ich bis jetzt dargestellt habe, sind diejenigen, bei welchen ich die Gewebelemente in intensivster Tätigkeit gefunden, was ich auch gebührend hervorgehoben habe (z. B. Abh. I, p. 657 für die Haut). Dieses Stadium findet man, wie wir sehen werden, in betreff der meisten Gewebe nun durchaus nicht beim eierlegenden Weibchen, welches die Verf. als maßgebendes Stadium betrachtet hat; bei diesem sind im Gegenteil eine Menge von Organen schon degeneriert, und solche degenerierte Gewebe hat die Verf. öfters als normale beschrieben.

Die Zecke hat, wie schon lange bekannt ist, drei Entwicklungsstadien: ein sechsbeiniges Larvenstadium, ein achtbeiniges Nymphenstadium und das geschlechtsreife Prosoptonstadium. Biologisch merkwürdig für die Ixodiden ist, daß jedes Stadium nur durch eine einmalige Nahrungsaufnahme ausgezeichnet ist. Jedes Entwicklungsstadium kann somit in drei Phasen eingeteilt werden: die Wartephase, während der das Tier von Reservenahrung frei lebt und ein neues Wirtstier aufsucht, die parasitische Ernährungs- und Wachstumsphase, wobei der Körper und die Gewebe an Volumen gewaltig zunehmen, und die wiederum frei lebende histolytische Phase, während welcher die Gewebe und ihre Elemente im Dienste der Metamorphose verändert werden. Beim weiblichen Prosopton wird das dritte Stadium zur Bildung und Ablage der Eier benutzt, wonach das Tier stirbt. Das entwickelte Männchen frißt, wie es bei parasitischen Tieren häufig ist, nichts und lebt gänzlich von mitgebrachter Reservenahrung: seine Lebensgeschichte paßt insofern nicht in das vorige Schema. Aber auch das erwachsene Weibchen ist nicht zum Studium der degenerativen und regenerativen Veränderungen der Gewebe geeignet, da, wie gesagt, Erscheinungen des Absterbens sich immer und zwar zu verschiedenen Zeiten an verschiedenen Geweben einstellen. Die ontogenetisch maßgebenden Veränderungen müssen also zuerst an den frühern Entwicklungsstadien beobachtet werden, und mit diesen Befunden können dann die Verhältnisse beim Prosopton verglichen werden.

Die embryonale Entwicklung der Zecke ist von J. WAGNER<sup>1)</sup>

---

1) J. WAGNER, Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus*

mit großer Genauigkeit bearbeitet worden; er hat die Entstehung und das Wachstum der Gewebe bis zum Ausschlüpfen der Larve verfolgt. BONNET<sup>1)</sup>, der später dasselbe Thema behandelt hat, fügt den Ergebnissen WAGNER's wenig oder nichts hinzu. In betreff der Embryologie habe ich keine Gelegenheit gehabt, neue Befunde zu machen; ich verweise darum besonders auf WAGNER's Arbeit. — In betreff der postembryonalen Entwicklung der Zecke liegen nur vereinzelte Beobachtungen von verschiedenen Verfassern vor. Das Kapitel ist auch an und für sich sehr schwierig; die gedrungene Körperform und die durch das Blutsaugen veränderte Lage der Organe erschwert eine Übersicht derselben, besonders in diesen Stadien; dazu kommen noch die Schwierigkeiten der Technik, besonders der Fixierung. Es entstehen übrigens bei solchen Untersuchungen immer Lücken, die durch Schlüsse über andere Entwicklungsvorgänge desselben oder nahestehender Objekte ausgefüllt werden müssen. Leider ist über histolytische und histogenetische Vorgänge auch bei andern Milbenformen so gut wie nichts bekannt. E. REUTER<sup>2)</sup>, der die bis 1909 bekannte Literatur über diese Verhältnisse zusammengestellt und referiert hat, sagt mit Recht: „Unsere gegenwärtige Kenntnis der mit den Häutungen der Acariden verbundenen inneren Vorgänge ist noch sehr beschränkt — namentlich gilt dies für die histologischen Einzelheiten.“ Die Zustände und Veränderungen der Gewebe zur Zeit der Häutungen werden tatsächlich mit einigen mehr oder weniger allgemeinen Worten abgefertigt: daß gewisse Organsysteme, und zwar die meisten, intakt bleiben, andere eine „vorübergehende Erweichung“ erfahren, andere wiederum regeneriert werden, ohne daß das „wie“ näher präzisiert wird.

Mit größerer Genauigkeit sind die Häutungen selbst studiert worden, und zwar besonders die während der Häutungen ausgeschiedenen Apodermalhäute, nach gegenwärtiger Anschauung Überreste eingezogener Häutungsstadien. Solche überzählige Häutungen kommen

---

BIR., in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Sect. Zool. Physiol., Vol. 24, 1894.

1) A. BONNET, Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés, in: Ann. Univ. Lyon (Nouv. sér.), Vol. 1, Fasc. 20, 1907.

2) E. REUTER, Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden, in: Acta Soc. Sc. Fenn., Vol. 36, No. 4.

bei den Zecken nicht vor, auch sind die Entwicklungsstadien selbst im Verhältnis zu denen anderer Milben beschränkt.<sup>1)</sup>

Betrachten wir jetzt die sich bei der Häutung abspielenden Veränderungen, so können wir bei verschiedenen Geweben verschiedene tief eingreifende stoffliche und strukturelle Umwandlungen beobachten. Verhältnismäßig am unverändertsten bleibt das Nervenzentrum, und auch hier sind die erhaltenen Strukturbilder während der verschiedenen Lebensstadien des Tieres nicht ganz gleich. Im allgemeinen spielen sich die gleichartigen Veränderungen an verschiedenen Gewebsarten gleichzeitig ab. Unmittelbar nach dem Abfallen der Larve oder Nymphe vom Wirtstiere fängt eine Ruheperiode an, während welcher die Gewebsveränderungen langsam vorbereitet werden; diese Ruheperiode nimmt den größten Teil der zwischen den Häutungen verfließenden Zeit ein; dann folgt eine Periode von kurzer, aber intensiver histolytischer Arbeit, mit welcher Hand in Hand die Histogenese einsetzt, die aber die Häutung überdauert und, streng genommen, erst mit dem nächsten Abfall vom Wirtstiere endet. Am Anfang der histogenetischen Periode tritt eine intensive mitotische Vermehrung der Zellenelemente sämtlicher Gewebe ein. Diese scheint aber von sehr kurzer Dauer oder vielleicht periodischer Natur zu sein, denn derartige Vorgänge sind nur an sehr wenigen Präparaten zu beobachten. Außer dieser Zeit beobachtet man Mitosen nur im Genitaltractus, in der Cardia und unter den Leucocyten; bei letztgenannten findet man sie an geeigneten Objekten in allen Stadien.

In betreff der strukturellen Veränderungen der Zellen und Gewebe zeigen übrigens die beiden Häutungsperioden eine auffallende Übereinstimmung: was während der Häutung der Larve sich ereignet, rekapituliert sich während der Häutung der Nymphe, natürlich mit Ausnahme von Organen, die erst später entstehen. Die hier gegebenen Beobachtungen sind zumeist an der zweiten Histolyseperiode gemacht und an der ersten verifiziert; bei den Figuren ist stets das Alter des betreffenden Tieres angegeben.

### Die Haut und ihre Drüsen.

Betrachten wir jetzt die Veränderungen, welchen die Haut während der Histolyse unterliegt. Bei der halbgesättigten Larve

1) cfr. REUTER, l. c., p. 171 ff., bei welchem die verschiedene Entwicklungsmodi der Milben zusammengestellt sind.

oder Nymphe ist die Epidermis in intensiver Tätigkeit, wie es beim Prosopeon unter denselben Umständen der Fall ist (siehe Abh. I, p. 657, fig. 9 und 15), und die Epidermiszellen geben dasselbe Bild. Von diesen Stadien an flachen sich die Epidermiszellen unter dem Drucke des eingesogenen Blutes ab und bilden beim Stadium des Abfallens einen ganz dünnen Streifen, mit gleichmäßig körnigem Plasma, ohne bemerkenswertere Strukturen, alles ein Zeichen abnehmender Tätigkeit. Die Cuticula hat während dieser Zeit die typische Form und Struktur beibehalten (Abh. I, fig. 8, 16—17. Text wie oben). Beim folgenden Ruhestadium setzt die Epidermis zunächst die schon eingetretene regressive Entwicklung fort: die Kerne schrumpfen zu strukturlosen Klümpchen zusammen, das Plasma ebenso. Hierbei wird zunächst der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cuticula gelöst. Die untere Schicht der Cuticula wird poröser und schwillt an, die äußere stärker chitinisierte Schicht trocknet dagegen ein; schließlich wird die untere Lage resorbiert, die obere aber löst sich von der Epidermis ab und bildet nun einen Sack um den Körper, um schließlich als eine recht dünne, trockene Schale abgeworfen zu werden.

Schon ehe die Cuticula sich losgelöst hat, fängt die Regeneration der Epidermis an. Die abgeflachten Zellen erhöhen sich; die Kerne runden sich ab, und ihr zusammengeballtes Chromatin verteilt sich in feineren Körnern, das Plasma nimmt ebenfalls ein feingekörneltes Aussehen an, und eine mehr oder weniger intensive mitotische Kernvermehrung setzt ein. Diese Vermehrungsperiode fällt mit der Vermehrung der Elemente verschiedener anderer Organe zusammen. Unmittelbar nach dieser Vermehrungsperiode lassen sich die ersten Spuren der neuen Cuticula beobachten. Ihre Bildung ist sehr schwierig zu beobachten, da sie zum Teil von der Auflösung der alten Cuticula verdeckt wird und außerdem an verschiedenen Teilen des Körpers etwas verschiedenartig verläuft.

Die Auflösung der alten Cuticula geschieht ohne Zweifel durch eine Art von Secretion von seiten der Epidermiszellen, welche die Auflockerung der Cuticula selbst und Ablösung ihrer Verbindung mit dem Zellplasma bewirkt. In der Tat ist zu dieser Zeit die Außenzone der Epidermis voll Tropfenbildungen (Fig. 4), und der Zwischenraum zwischen Epidermis und abgelöster Cuticula erscheint immer von einer, nach der Färbung zu urteilen, eiweißartigen Substanz eingenommen. Nach der Ablösung der alten Cuticula erscheint die Epidermis, wenigstens an gewissen Präparaten, ganz nackt, aber

sehr bald bildet sich ein dünner, stark färbbarer Saum, die erste Anlage der neuen Cuticula. Diese verdickt sich allmählich, und gleichzeitig wachsen die bis jetzt kubischen Epidermiszellen in die Höhe und werden cylindrisch. Dieser Höhenzuwachs geht später durch einen von jeder Zelle auswachsenden Plasmafortsatz weiter (Fig. 1); diese Fortsätze heben die Cuticalaanlage in die Höhe und geben derselben einen mehr und mehr ausgesprochen wellenförmigen Charakter. In dieser Weise wird, wie ich schon einmal dargestellt habe (Abh. I, p. 663, fig. 21), die obere Lage der Zeckencuticula gebildet. Diese später so feste und zähe Bildung ist recht lange Zeit hindurch verhältnismäßig weich, so daß man an ihr ab und zu blasenähnliche Ausstülpungen, vielleicht zufälliger Art, beobachten kann (Fig. 2). Unter derselben setzt sich die weichere untere Lage der Cuticula ab, und zwar zuerst (Fig. 2) als ein schmaler Streifen mit schwacher Querfibrillierung, später erhöht sich dieser und bildet eine schwammig poröse, später allmählich erhärtende Masse. Durch ihre Poren steht die obere Cuticularschicht mit den Zellen in Verbindung und wird von diesen ernährt. Somit nimmt die ganze Cuticula an Dicke und Festigkeit zu; doch ist die Cuticulamasse vorläufig noch recht weich, nur die äußerste fortwährend wellige Lage bildet eine stärker chitinisierte Kruste (siehe auch Abh. I fig. 19 u. 20).

In diesem Zustande bleibt die Cuticula bis zum Ausschlüpfen der Zecke und sogar noch bis zum Anfang der neuen Nahrungsaufnahme. Während dieser Zeit tritt die Epidermis in ein ausgeprägtes Ruhestadium ein; die Zellen flachen sich ab, die Kerne werden klein, ihr Chromatin ballt sich zusammen. Erst durch die durch das Saugen gestellten neuen Anforderungen an die Haut wird die Epidermis wieder belebt: die Zellen erweitern und erhöhen sich, und es tritt eine neue Phase der Tätigkeit ein, die ich in Abh. I, p. 656 u. ff. geschildert habe.

Das Rückenschild (siehe Abh. I, p. 661, fig. 18), welches als Schutz und Muskelbefestigung dient, zeigt eine andersartige Entwicklung als die allgemeine Haut. Es quillt wie diese bei der Häutung auf und löst sich von seiner Epidermis los, welche danach zu regenerieren beginnt und anfangs ein mit der allgemeinen Epidermis ganz übereinstimmendes Vermehrungs- und Differenzierungsstadium durchmacht. Dann legt sich die neue Cuticula als eine anfangs poröse, später chitinisierte Differenzierung der Epidermis an, welche im frühen Stadium am meisten der Anlage der unteren Cuticularschicht ähnelt. Nach vollzogener Cuticularisierung flachen sich

die Epidermiszellen ab und zeigen von da an keine weiteren Veränderungen — das Schild erfährt ja keinen Zuwachs während der Nahrungsperiode des Tieres.

In etwas andersartiger Weise verläuft die Häutung der Mundteile und Gliedmassen. Betrachten wir zuerst etwas näher den Vorgang bei den Mandibeln, soweit es sich um das Epithel handelt; die Veränderungen der Muskulatur werden später berücksichtigt. „Die Mandibeln bilden sich, wie die andern Körperanhänge, aus Ausstülpungen des Ektoderms; bei der weiteren Entwicklung „ver-

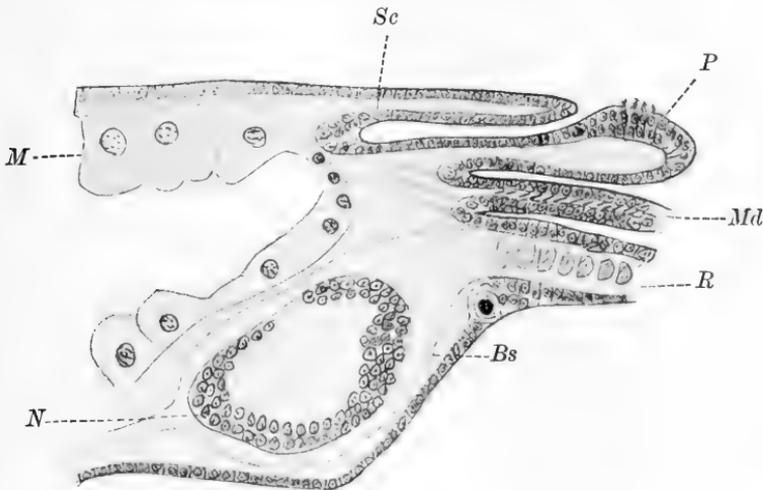


Fig. A.

Schematische Übersicht der Lage der Organe im Vorderende einer Zecke im zweiten Häutungsstadium. (Dasselbe Präparat wie Fig. 6; von der Mandibel und dem Rostrum nur der Basalteil mitgenommen.) Schnitt seitlich vom Osophagus. *Bs* Blutsinus. *M* Magen. *Md* Mandibel. *N* Nervenzentrum. *P* Porenplattenanlage. *R* Rostrum. *Sc* Anlage der Subcutaldrüse.

tieft sich ihre Basis, um welche eine Ringfalte sich bildet, die in die Länge wächst und die Anlage der äußern Wände der Chitinscheide der Chelicere gibt“ (J. WAGNER). Das Grundglied der Mandibel läßt somit zwei Abteilungen unterscheiden: die basale, welche eine dünnwandige, etwas flachgedrückte Röhre bildet, in der erwähnten Scheide eingeschlossen ist und selbst die Muskulatur des Endgliedes einschließt, und der vordere frei in der Rüsselrinne liegende, stark chitinisierte Teil, welcher in einen schmalen Kanal die Sehne der Endgliedmuskulatur birgt. Die Scheide des Mandibels ist entgegen WAGNER'S Angabe gar nicht chitinisiert, sondern von einem dünnen

flachen Epithel gebildet; vorn ist sie von einer dünnen Membran geschlossen, hinten geht sie am Basalteil der Mandibel in deren gleichfalls flaches Epithel über. Bei der Häutung wird zuerst die kontraktile Substanz des Mandibularrohrs resorbiert, wovon weiter unten die Rede sein wird, dann lößt sich das Epithel der Mandibel von der Chitinwand, und diese löst sich wie ein Fingerhut vom Finger ab. Die Neubildung des Organs geht von der Mandibularscheide aus. Schon ehe das alte Chitin abgefallen ist, fängt das flache Epithel der Scheide an sich zu erhöhen und zu proliferieren, dann geht diese Aktivität nach dem Abfallen des Chitins auch auf das Mandibularepithel selbst über. Dieses Epithel fängt nunmehr an das Chitin neu zu bilden. Die Zellen senden erst lange, fadenförmige Plasmaausläufer aus (Fig. 3), später lagert sich zwischen diesen eine stark färbare Substanz ab, welche schließlich durch Chitineinlagerung erhärtet. Während dieses Prozesses flachen sich die Epithelzellen wieder ab und nehmen nach dessen Beendigung ihren früheren Charakter an. Das Chitin des Rostrums wird in derselben Weise wie dasjenige der Mandibeln ausgelöst und erneuert. Auch hier senden die Zellen der langen Epidermisfalte, welche das Zentrum des Rostrums einnimmt, lange Plasmafäden aus, zwischen denen das Chitin als ein Metaplasma abgelagert wird; die Zähne des Rostrums werden von höckerförmigen Vorsprüngen der Epidermis gebildet. Dagegen verläuft die Chitinisierung der Palpen und Gliedmaßen gleich dem Vorgange beim Rückenschilde (Fig. 4 u. 5).

Besondere Berücksichtigung verdient die Entwicklungsgeschichte der verschiedenartigen Drüsensysteme, welche von der Epidermis stammen und mit ihr in mehr oder weniger inniger Verbindung stehen. Die einzelligen, in Verbindung mit Haaren stehenden Hautdrüsen kommen in derselben Form wie beim erwachsenen Individuum (Abh. 1, p. 664) auch bei Larven und Nymphen vor.<sup>1)</sup> Bei der Häutung wird das Haar neugebildet, die Drüsenzelle aber macht nur ein Ruhestadium durch, während welcher Protoplasma und Kern zusammengeschrumpft erscheinen, wogegen die umgebende Zellmembran stark gequollen einen flüssigkeiterfüllten Raum einschließt. Bei erneuerter Tätigkeit nehmen Plasma und Kern ihr normales Aussehen wieder an, folgen aber sonst in betreff ihrer Vitalität den

---

1) BONNET's Angabe (l. c., p. 148), sie fehlten bei den Larven, ist unrichtig.

Epidermiszellen: wenn jene ruhen, ruhen auch diese und umgekehrt. Daß während der Häutung solche Drüsen ganz neugebildet werden können, erscheint mir nicht zweifelhaft, ist aber von mir nicht beobachtet worden.

Am Ende der Palpen findet man ein Bündel von Tasthaaren, die ohne Secretionseinrichtung sind, also ausschließlich Sinneszwecken dienen. Dieser Tastapparat, denn als solcher muß er gedeutet werden, ist schon von PAGENSTECHER<sup>1)</sup> beobachtet und später von SAMSON<sup>2)</sup> kurz beschrieben worden. Jedes Haar (Fig. 5) ist durchbohrt und ruht auf einer großen flaschenförmigen Zelle, welche einen Plasmafaden ins Haar sendet und andererseits durch einen Fortsatz mit einem im Innern des Palpengliedes gelegenen, aus bipolaren Neuroepithelzellen gebildeten großen Ganglion in Verbindung steht (Fig. 4), von welcher ein Nervenstamm nach dem Nervenzentrum ausgeht. Das Sinnesepithel regeneriert während der Häutung in der Weise, daß sich zuerst ein gewöhnliches einfaches Körperepithel bildet, welches sich durch horizontale Teilung verdickt; daraus differenzieren sich große, Tasthaare bildende Zellen, zwischen denen die gewöhnlichen Epithelzellen unter der Cuticula als Stützzellen persistieren; das Ganglion scheint unverändert durch das Ruhestadium hindurchzugehen.

Ein Sinnesorgan mit eigenartiger Entwicklung ist die an der Basis des Kopfschildes beim Weibchen vorkommende sogenannte Porenplatte. Von den Systematikern schon früher als Trennungsmerkmal unter den Ixodiden benutzt, ist dieses Organ zuerst von BONNET<sup>3)</sup> anatomisch beschrieben und später von SAMSON<sup>4)</sup> kurz behandelt worden. Beide behaupten, es bestehe aus einer paarigen, von Poren durchlöcherten Chitinplatte, unter welcher Zellen gelegen sind, die einerseits receptorische Elemente in die Poren entsenden, andererseits mit Nervenfibrillen in Verbindung stehen. SAMSON behauptet, es bilde sich „während des Saugens das eigentliche Organ aus, kann also nur zu der nach dem Saugen erfolgenden Eiablage in Verbindung stehen“. — Dies ist richtig. In der Tat verhält sich aber die Sache weit komplizierter, als aus den obigen Darstellungen hervorgeht. Die Entwicklungsgeschichte des Organs wird das be-

1) PAGENSTECHER, Beiträge zur Anatomie der Milben, Heft 2, Leipzig 1861, p. 29.

2) l. c., p. 231, fig. 29.

3) l. c., p. 37, fig. 7.

4) l. c., p. 232.

stätigen. Es legt sich als eine paarige polsterförmige Erhöhung der Körperepidermis an, und zwar zu der Zeit, wenn die alte Cuticula der Nymphenhaut sich abzulösen beginnt. Die Polsterbildung (Textfig. A, P) entsteht, indem die Epidermiszellen sich vertikal teilen, und dadurch bildet sich zuerst eine Anzahl von pfeilerartigen Zellenhaufen, welche nach außen in je einem pinselähnlich gestreiften Plasmafortsatz endigen (Fig. 6). Unter dem Polster findet man einen leeren Blutraum, in dem ab und zu Leucocyten auftreten. Das Plasma der Zellenpfeiler ist feinkörnig, die Kerne haben einen sozusagen jugendlichen Charakter. Mit dem Fortschreiten der neuen Cuticulabildung treten eine Reihe von Veränderungen in der Organanlage auf. Es trennen sich aus der Zellenmasse dreierlei verschiedene Zellarten, erstens Cuticularzellen, welche klein und kubisch bleiben und die weitere Entwicklung der Cuticula besorgen, zweitens unter diesen eine Art von Zellen, welche sich in die Länge ziehen, Fortsätze nach unten aussenden und einen ganglienartigen Charakter annehmen, drittens noch tiefer einige große Zellen mit stark basophilen Kernen. Die anfangs pfeilerförmige Zellenmasse hat sich jetzt zu einem birnförmigen Zellenhaufen umgewandelt (Fig. 7), welcher nach unten in den Blutraum hineinragt, nach oben seine Fortsätze nach der Außenseite sendet. Hier hat sich inzwischen die Cuticula verdickt, die Plasmafortsätze kommen nicht mehr bis zur Körperoberfläche, sondern sitzen in Poren der Cuticula eingesenkt. Das Ende der Fortsätze selbst hat eine auffallende Ähnlichkeit mit dem von mir beschriebenen Endigungsapparat der Sinneszellen des Stigmalsinnesorgans (Abh. II, p. 459, fig. 6). Bemerkenswert ist hier wie dort die Vereinigung mehrerer Sinnesepithelzellen um einen Endigungsapparat. Diese Form des Sinnesepithels ist übrigens bei andern Arthropoden<sup>1)</sup> weit verbreitet, bei den Zecken aber auf jene beiden Organe beschränkt. In diesem Zustande findet man das Organ beim hungernden Tiere. Wenn das Saugen angefangen hat, geht die Entwicklung weiter. Die großen Zellen mit basophilen Kernen sinken in die Tiefe und gehen in secernierende Elemente über, die mit je einen außerordentlich schmalen Ausführungsgang in die Poren münden. Die Neuroepithelzellen haben sich noch mehr in die Länge gestreckt, nach unten je einen zentralen Fortsatz nach dem Nervenzentrum ausgesandt und nach oben den Endigungsapparat zur völligen Aus-

---

1) Über mehrzellige Sinnesapparate bei Arthropoden siehe RETZIUS, Biol. Unters., Neue Folge, VII, p. 12 ff. nebst da zitierter Literatur.

bildung gebracht (Fig. 8). Während der nach dem Abfallen des Weibchens vom Wirtstiere eintretenden neuen Entwicklungsphase behält der Sinnesapparat seine obenerwähnte Gestalt, das Drüsen-system aber erfährt vor und während des Eierlegens eine gewaltige Größenzunahme; von seinem ursprünglichen Platze beiderseits von den Mundteilen wuchert seine Zellenmasse nach hinten in die Körperhöhle hinein, wo sie zum Teil den Raum des früher degenerierten Speicheldrüsen-systems einnimmt. Mit ihren im Verhältnis zur Größe der secernierenden Elemente sehr winzigen Ausführungsgängen hängen die Zellen aber fortwährend mit der Porenplatte zusammen. Sie erreichen eine riesige Größe, ihre Kerne nehmen eine unregelmäßige, verzweigte Form an, das Secret sammelt sich in einem reich verzweigten intracellularen Capillarsystem, welches zu den Ausführungsgängen hinführt und dessen Wände von einem deutlichen Stäbchensaume ausgekleidet wird. Das secernierende Protoplasma (Fig. 9), zeigt sich sehr feinkörnig, besonders rings um die Secretcapillaren, wo die Grundsubstanz ganz homogen mit kaum sichtbarer Körnelung und eingesprengten kleinen Tropfen hervortritt; nach außen von dieser Zone ist das Plasma weniger homogen, grobkörniger und zeigt eine Menge äußerst feiner stäbchenförmiger wohl zunächst als Ergastoplasma zu bezeichnender Bildungen, welche radiär gegen die Kanälchen gerichtet sind. Das Secret tritt als blasenförmige Tröpfchen durch den Stäbchensaum in die Capillaren aus: die Secretion zeigt also den Charakter einer Excretion. Der Kern zeigt eine unregelmäßige Verteilung der Chromatinkörnchen und eine klare Kernflüssigkeit, gegen die Secretcapillaren hin sendet er Fortsätze von fein zackiger Form, mit sehr feinen Chromatinkörnchen gefüllt, aus, welche vielleicht einen Substanz-austausch zwischen Kern und Plasma vermitteln, ähnlich wie es von manchen andern Zellen mit intensiver Wirksamkeit bekannt ist. Die Porenplattenzellen, wie sie genannt werden können, bilden also ein System secernierender Einzelzellen mit je einen Ausführungsgang, nicht aber eine vielzellige Drüse.

Das obengeschilderte vollausgebildete System von Drüsenzellen beschrieb ich vor einigen Jahren in einer vorläufigen Mitteilung,<sup>1)</sup> ohne damals ihren Zusammenhang mit der Porenplatte konstatiert zu haben. Ich beschrieb es als einzellig und ließ die Ausmündungsweise vorläufig unaufgeklärt. Später hat SAMSON das Organ mit besonderer Berück-

---

1) Ein eigenartiges Drüsen-system bei *Ixodes*, in: Zool. Anz., Vol. 30, p. 484.

sichtigung seiner Verbreitung studiert. Ausführungsgänge sah sie, aber die Ausmündungsweise konnte sie nicht klarlegen, wollte aber einen Lappen der Drüse in die Coxa des ersten Beinpaars eintreten gesehen haben und deutete es als eine Coxaldrüse. Diese Deutung kann nach der obigen Darstellung der Entwicklung des Organs nicht zutreffend sein: an und für sich wäre es wenig plausibel, daß ein phyletisch so altes Organ wie die Coxaldrüse nur auf dem allerspätsten Alter des Tieres und dazu noch auf eines der Geschlechter beschränkt wäre: sie stände in so auffallendem Widerspruch zum biogenetischen Grundgesetze, daß sie wenigstens besonders begründet werden müßte. Bei *Ornithodoros* gibt CHRISTOPHERS Coxaldrüsen an; sie sind nach seiner Darstellung ganz anders gestaltet als die oben beschriebene Sammlung einzelliger Drüsen und können meiner Meinung nach damit gar nicht in Vergleich gebracht werden.

Was nun die Funktion des Porenplattenapparats anbelangt, so liegt sie noch gänzlich im Dunkeln. Daß es sich um ein sensitiv-secretorisches Organ handelt, geht aus seinem Bau hervor, solche Apparate sind ja auch die gewöhnlichen Hautdrüsen. Und da das Organ dazu nur beim Weibchen auftritt und in dessen spätestem Alter zu völliger Ausbildung gelangt, so läßt es sich, wie oben gesagt, annehmen, daß seine Funktion mit dem Geschlechtsleben und speziell mit dem Eierlegen in irgendwelcher Verbindung steht. Sein Secretionsbild hat eine auffallende Übereinstimmung mit gewissen Drüsenbildungen bei Insecten, z. B. gewissen Hautdrüsen bei Schmetterlingen<sup>1)</sup>, obwohl die Funktion natürlich eine andere sein muß.

Eine weit einfachere Entwicklungsgeschichte hat die ebenfalls nur beim weiblichen Prosopon vorkommende Subscutaldrüse. Angelegt wird sie als eine Faltung der Epidermis hinter der Porenplattenanlage. Diese entwickelt sich zu einem paarigen Sack, welcher sich schon frühe, zur Zeit der Entstehung der neuen Cuticula, weit nach hinten erstreckt (Textfig. A, *Sc.*). Schon zu dieser Zeit sondert auch das Epithel die eigentümliche, stark gefaltete Cuticula ab, welche später den Ausführungsgang des Organs charakterisiert. In diesem Zustande bleibt das Organ bis zum Ausschlüpfen des Tieres; erst dann fängt der secernierende Teil an sich als vier sackförmige Aus-

---

1) HOLMGREN, Studier öfver hudens etc. morfologi hos makrolepidopter-larver, in: Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 27, No. 4, Stockholm 1896.

stülpungen der hintern Partie desselben abzusetzen. Schon bei Beginn des Saugens findet man die secernierenden Tubuli völlig ausgebildet, am Ende der Nahrungsaufnahme enthalten die Röhren schon Secret. Näheres über den Bau des Organs zu dieser Zeit siehe Abh. I, p. 667, fig. 22 und 23; fig. 23 ist nach einem eine Woche nach dem Abfall vom Wirtstiere fixierten Exemplare gezeichnet und stellt, wie die überall sichtbaren Secrettropfen beweisen, das aktive Organ dar; damit fällt SAMSON'S Behauptung, daß ich nur die unreife Drüse abgebildet habe; nach ihrer ganzen Darstellung und Figuren zu urteilen, hat sie selbst das erschöpfte Organ dargestellt, welches, von Secret prall gefüllt, aber mit ganz degenerierten Zellelementen beim eierlegenden Weibchen gefunden wird.

### Das Verdauungssystem.

Am allerschwierigsten von allen Organen des Zeckenkörpers ist in betreff der Entwicklungsgeschichte der Verdauungskanal klarzulegen. Seine großen, unregelmäßig geformten Zellelemente, seine Überfüllung mit Blut, welche das Schneiden in gewissen Stadien in höchstem Grade erschwert, die verschiedenartigen sehr stark sich färbenden Verdauungsprodukte tragen alle dazu bei, das zu lösende Problem zu erschweren. Kein Wunder, daß alle diejenigen, welche über diese Frage gearbeitet haben, zu abweichenden Ergebnissen ihrer Untersuchungen gelangt sind. Hierzu kommt noch, daß das Magenepithel einem doppelten Zwecke dient, erstens der gelegentlichen, dem Wachstum dienenden Verdauung und zweitens dem zukünftigen Häutungsprozesse, zu dessen Nutzen seine Zellen Reservenernährung in ihrem Plasma aufspeichern. Diese Nahrungsvorräte haben die meisten Beobachter als Produkte des Verdauungsprozesses betrachtet und beschrieben und dadurch diesen Prozeß verwickelter gemacht, als er ist. Diese Ansicht findet man sowohl bei den älteren Verfassern, BATELLI,<sup>1)</sup> BERLESE<sup>2)</sup> wie zum Teil auch bei SAMSON. Die letztgenannte Verf. behauptet, ich habe mich in meiner Darstellung des Verdauungsprozesses auf „die Wiedergabe eines Stadiums beschränkt und aus diesem einen hypothetischen Verdauungsvorgang konstruiert“. Hierzu ist zu bemerken, daß meine Darstellung (Abh. I, p. 641 u. ff.)

1) BATELLI, Note sugli Ixodini, in: *Monit. zool. Ital.*, Anno 2, No. 4—5, 1891, auch in: *Bull. Soc. entomol. Ital.*

2) BERLESE, La digestione negli Acari, in: *Rivista patol. veget.*, Vol. 5, 1897.

sich auf die Aufnahme der Nahrungsstoffe durch das Magenepithel aus dem Blute und die Abgabe der Verdauungsprodukte an die Körperflüssigkeit bezieht, und dies heißt ja der „Verdauungs“vorgang; die Präparate und Abbildungen sind nach Individuen gemacht, welche vor der Sättigung konserviert sind; bei solchen ist der Verdauungsprozeß, wie jedermann einsehen muß, im vollen Gange, denn zu jener Zeit findet ja der intensivste Körperzuwachs statt, welcher natürlich nur durch Nahrungsaufnahme aus dem Blute ermöglicht wird. Wie es sich mit SAMSON'S Darstellung des Verdauungsvorganges verhält, werden wir unten erfahren; betont muß aber wiederum die Vorliebe der Verf. für das eierlegende Weibchen, als Quelle mancher Irrtümer, werden. Um Irrtümern dieser Art vorzubeugen, habe ich meine Untersuchung der Entwicklungsgeschichte des Verdauungsorgans ausschließlich auf die Verhältnisse bei den Jugendstadien beschränkt; die Verhältnisse beim Prosopon werden nur insofern mit herangezogen, als sie nach Vergleich mit denen von Larve und Nymphe als normal gelten können.

Am intensivsten ist, wie gesagt, die Tätigkeit der Epithelzellen des Magens während der das Blutsaugen vom Wirtstiere begleitenden Verdauung. Beim hungernden Individuum zeigen die Zellen eine kubische Form und eine für „ruhende“ Epithelzellen typische Struktur: netzförmig geordnetes Protoplasma und chromatinreichen Kern mit Nucleolen. — Wenn beim Saugen Blut in den Lebermagen einzuströmen beginnt, erhöhen sich die Zellen und werden cylindrisch;<sup>1)</sup> dann fangen einzelne Zellen an, pseudopodienartig in die Blutmasse einzudringen. — Die Vorgänge, welche sich hierbei abspielen, habe ich früher beim Prosopon beschrieben (Abh. I, p. 644); die Darstellung gilt auch für die früheren Entwicklungsstadien. Nach dem Abfallen vom Wirtstiere fängt eine neue Phase der Entwicklung für das Verdauungsorgan wie für alle anderen Organe des Zeckenkörpers an.

Schon während des Saugens fanden wir, daß die Epithelzellen verschiedenartig entwickelt waren, indem einige mehr, andere weniger am Verdauungsgeschäft beteiligt waren. Dieser Umstand deutet auf eine Anpassungsfähigkeit des Verdauungsorgans, welche gewiß

---

1) Daß das Blut mit solcher Intensität einströmen sollte, daß das Epithel flach würde, wie SAMSON behauptet, ist sicher falsch. Möglicherweise findet es bei den schnell sich sättigenden Arten statt, aber jedenfalls nicht bei *Ixodes*.

ihre Bedeutung hat, indem dadurch die Zecke sich nach den äußeren Umständen einrichten kann; nicht alle Individuen werden gleich vollständig gesättigt, für einige stirbt der Wirt während des Saugens, andere werden gewaltsam abgerissen, und auch solche können unter geeigneten Umständen ihre Entwicklung fortsetzen, von geringeren, aber sicher doch fühlbaren Variationen der Lebensumstände nicht zu sprechen. Tatsächlich zeigt das Gesamtbild des Magenepithels eine größere individuelle Variabilität sowohl in betreff der rein histologischen Einzelheiten als des Ganges der Entwicklung als die meisten andern Organe des Zeckenkörpers. SAMSON'S Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Magenellen mit den regelrechten Übergängen verschiedenartiger Körner- und Tropfenbildungen in-einander kann unter solchen Umständen nur als eine schematische, vielleicht für die untersuchten Exemplare, nicht aber für die meisten Fälle gültige Schilderung gelten.

Nachdem der Körperzuwachs beendet ist, beginnt in den Epithelzellen des Darmes die Aufspeicherung von Reservahrung für die weiteren Entwicklungsprozesse und zugleich eine Umwandlung des Epithels für die Metamorphose. Zu diesem Zwecke wird die ganze Blutmasse im Darne verdaut, so daß nur eine schwach färbbare Flüssigkeit zurückbleibt. Die aufgenommenen Nahrungsstoffe werden in Form von Tropfen oder Kügelchen eiweißartiger Natur im Darmepithel deponiert; diese zeigen verschiedenartige Farbreaktionen, schwärzen sich aber nicht mit Osmium, sind also nicht Fett; solches wird dagegen als Reservestoff von den Fettzellen ausgeschieden. Zugleich mit diesen Nährstoffen sondern sich aber auch andere Stoffe in den Zellen ab, Stoffe excretartiger Natur. Diese, welche als kleine, bräunliche, stark lichtbrechende Körner auftreten, findet man überall zwischen den Nährkugeln, aber überwiegend zahlreich sind sie in gewissen Zellen, wo sie beinahe den ganzen Zellkörper einnehmen. Diese Zellen sind diejenigen, welche während des Saugens Pseudopodien ins Blut gesandt und also den Hauptanteil am Verdauungsgeschäfte geleistet haben; das massenhafte Auftreten der Excretkörner in diesen Zellen darf wohl als ein Degerationszeichen betrachtet werden.

Wenn das Blut verdaut ist, ziehen sich die Epithelzellen zurück und flachen sich beträchtlich ab, so daß das Epithel wiederum einen kubischen Charakter bekommt; dieses betrifft ebensowohl die pseudopodientragenden Zellen wie die gewöhnlichen; jene unterscheiden sich von diesen durch den erwähnten Reichtum an Excretstoffen,

ragen aber in dieser Phase nur wenig über ihre Nachbarn hinaus. In diesem Zustande verbringen die Epithelzellen ihre Ruheperiode; während dieser Zeit ziehen sich die Kerne zusammen, zeigen sich oft, wenn von den Nahrungstropfen verdrängt, von eckiger Form, immer mit stark konzentriertem Chromatin. Das Protoplasma ist auf ein Netzwerk zwischen der Masse von Nahrungskugeln und Excretkörnern beschränkt. — Zu dieser Zeit fängt die Regeneration des Epithels an (Fig. 11). Die Kerne runden sich ab und vergrößern sich, die Nährkugelchen nehmen an Zahl ab, indem sie bei der Regenerationsarbeit verbraucht werden. Zu dieser Zeit fangen auch die alten, mit Excretkörnern beladenen Verdauungszellen an sich weiter zu verändern. Sie strecken sich in die Länge, ihre Kerne zeigen deutliche Degenerations Symptome, und schließlich schnüren sie sich los und fallen in das Darmlumen hinein, aus dem sie nach erfolgter Häutung per anum entleert werden. Mit ihnen folgt als dünnes Häutchen die Intima des Epithels, welches am Anfang der Ruheperiode abgestoßen worden ist und sich beim Zurückziehen des Epithels zu einem Klumpen im Mitteldarme zusammengeballt hat. Die übrigen Zellen des Epithels behalten ihre jetzt angenommene Form und ernähren das ausgeschlüpfte Individuum durch Verbrauchen ihrer Reservestoffe, bis ein neues Wirtstier gefunden worden ist. In betreff des Schicksals der Darmepithelzellen während der Metamorphose gibt SAMSON eine Darstellung, die mit dem obigen, wenigstens in ihren großen Zügen, übereinstimmt.<sup>1)</sup> Da sie aber behauptet, daß die Epithelzellen während des Saugens sich durch direkte Kernteilung vermehren, und fortfährt: „jedenfalls kommen die neugebildeten Zellen nicht, wie bei den Insecten, von einem Imaginalring her; die um die Einmündung des Ösophagus gelegenen Zellen beteiligen sich nicht bei den Teilungsvorgängen“,<sup>2)</sup> so ist gerade das umgekehrte der Fall, denn bei den jungen Nymphen findet man im Anfang des Saugens die Cardiazellen in lebhafter Teilung, und zwar durch Mitose (Textfig. B); wenn die direkte Kernteilung bei den Zellen eierlegender Weibchen wirklich vorkommt, wie die Verf. behauptet, nicht aber beobachtet hat, so sind sie, wie so oft amitotische Kern-

1) Schon BATELLI und BERLESE haben das Abfallen abgenutzter Magen zellen beobachtet. Ich habe dies früher in Abrede gestellt, gebe aber jetzt die Richtigkeit ihrer Angaben zu, wenn es sich auch um Erscheinungen der Metamorphose und nicht, wie sie meinen, der Verdauung handelt.

2) l. c., p. 199.

teilungen, als ein Zeichen abnehmender Vitalität aufzufassen. Beim Prosopon findet man von der Cardia ausgehende mitotische Vermehrung des Magenepithels nicht; es ist ja auch schon von Anfang an überreich an Zellen, denn eine Menge von ihnen senden gar keine Pseudopodien aus, werden also nicht bei der letzten Verdauung ausgenutzt.

Von der Entwicklungsgeschichte der übrigen Teile des Verdauungskanals ist nicht viel zu sagen. Die chitinenen Teile des Pharynx werden zusammen mit den Mundteilen und in derselben

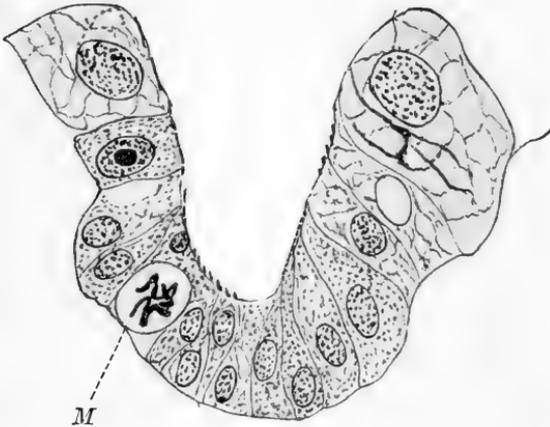


Fig. B.

Übersichtsbild der Cardiagegend einer jungen Nymphe. Horizontalschnitt. S. 2, O. 6. Alkohol-Chloroform-Eisessig; Eisenalaunhämatoxylin. *M* Mitose.

Weise erneuert. Sonst hat das Ösophagusepithel eine Ruhe- und eine Zuwachsperiode: während der ersteren wird die Intima abgestoßen, während der letzteren regeneriert das Epithel und zeigt während dieser Zeit eine kubische Form, welche erst später in die gewöhnliche flache umgewandelt wird. Das Epithel der Cloake ist während der Metamorphose flach und sendet erst, wenn das Saugen angefangen hat, seine kleinen Pseudopodien aus. Die Zellen der MALPIGHI'schen Röhren vermehren sich während der histogenetischen Periode mitotisch und zeigen auch sonst dieselben Erscheinungen von Ruhe und erneuerter Vitalität wie andere Epithelzellen. Die Cloake wird während der Nahrungsaufnahme mit Guaninkörnern (siehe, Abh. I, p. 655) gefüllt, welche nach dem Abfallen des Tieres per anum entleert werden; während der Häutung sammelt sich eine neue Excretmasse, welche nach derselben abgeht. — Das eierlegende

Weibchen entleert seine Excrete nicht; sie sammeln sich daher in der Cloake als eine große, weiße, an der Bauchseite durchschimmernde Masse.

Gänzlich erneuert während der Häutung werden dagegen die Speicheldrüsen. Schon unmittelbar beim Abfall vom Wirtstiere beginnt die Degeneration des Drüsenepithels. Das Protoplasma mit seinen Einschlüssen schwillt hierbei an und löst sich in eine Menge unregelmäßiger Klumpen auf, die wiederum in feinere Körnchen zerfallen. Der Kern fällt auch dem Zerfall anheim: zuerst konzentriert sich das Chromatin, so daß die Struktur verwischt wird, dann wird die Form aufgelöst, und es bleibt ein unregelmäßiger, stark färbbarer Klumpen übrig. So ist die ganze Drüsenalveole in eine mit desorganisierter Materie gefüllte Blase verwandelt (Fig. 10).

Die Regeneration der Speicheldrüse geht von den kleinen Zellen am Halse des Drüsenalveolus aus. Diese Zellen haben ihre Ruheperiode mit geschrumpftem Kerne und konzentriertem Plasma, aber wenn die Histogenese beginnt, fangen sie an sich zu vergrößern und zu teilen. Die jungen Zellen dringen in die alte Drüsenblase ein, erfüllen sie bald und wachsen zu einer oder mehreren neuen Drüsenalveolen aus, indem sie sich fortwährend mitotisch vermehren (Fig. 12). Eigentümlich für diese jungen Drüsenalveolen ist die wechselnde Größe der Zellkerne (Fig. 13). Besonders eine oder einige der Funduszellen zeichnen sich nämlich zur Zeit des Ausschlüpfens durch ihre großen Kerne aus; später wird dieser Unterschied ausgeglichen. Zu jener Zeit sind die jungen Drüsenzellen durch feinkörniges, an ergastoplasmatischen Bildungen reiches Protoplasma, zuweilen mit feinen Tropfeneinschlüssen, charakterisiert (Fig. 13). Das Plasma tritt im Verhältnis zum Kern zurück, nimmt aber wiederum den größten Teil des Alveolenraumes ein. Der Kern ist bläschenförmig, mit hellem Kernsaft, und besitzt feine, längs den Fäden des Lininnetzes angeordnete Chromatinkörnchen und einen großen Nucleolus. In diesem Zustande verweilen die Zellen bis zum Eintritt ihrer Secretion, dann erweitert sich der ganze Alveolus, ein weiterer Secretraum entsteht, und der Unterschied der beiden Zellarten der Drüse, schon früher durch ihre Größe ausgezeichnet, tritt durch die Ungleichartigkeit des Secrets schärfer hervor. Über die Secretion siehe näheres Abh. I, p. 647 u. ff., fig. 5—7 und 12. SAMSON'S Behauptung, ich hätte die Drüsen nach vollgesogenen Exemplaren und in beginnender Degeneration dargestellt, ist unrichtig; sämtliche Zeichnungen sind nach

Präparaten von halbgesättigten Individuen gemacht und zeigen die Secretion in voller Tätigkeit. SAMSON's fig. 9 sagt zu wenig, um das Stadium feststellen zu können.

In diesem Zusammenhange müssen auch die von BONNET und SAMSON dargestellten angeblich einzelligen Speicheldrüsen, von SAMSON „Pyramidenzellen“ genannt, berücksichtigt werden. Es existieren tatsächlich, wie die genannten Verfasser hervorheben, einige Drüsenalveolen besonderer Art, die im Hauptausführungsgange der Larve und Nymphe, in Haupt- und größeren Nebenästen desselben beim Prosopon unmittelbar einmünden, deren Unterschied von den gewöhnlichen Alveolen ich früher nicht genügend beobachtet hatte. Sie zeichnen sich schon bei jüngst ausgeschlüpften Individuen durch chromatinärmere Kerne und schwächer färbbares, netzförmig verteiltes Plasma mit großen flüssigkeitsgefüllten Vacuolen, aber wenig färbbare Einschlüsse aus, also Eigenschaften, die bei einer Drüse auf Erschöpfung deuten könnten (Fig. 14 a u. b). Sie sind jedoch nicht, wie die beiden Verff. angeben, einzellig, denn Zellgrenzen sind vorhanden, obschon nicht immer deutlich hervortretend. Auch sonst sind sie nicht so grundverschieden von den andern Drüsenalveolen, wie angegeben wurde, denn auf den jüngsten Entwicklungsstadien des Drüsensystems sind sie gar nicht von den andern zu unterscheiden, ja noch kurz vor der Häutung sind sie nur durch wenig hervortretende Eigenschaften erkennbar (Fig. 13a). Während des Saugens verändern sie sich nur wenig (siehe Abh. I, fig. 12, links), nach demselben quellen sie auf und nehmen eine Form an, die an SAMSON's fig. 8 erinnert. Daß sie einen funktionellen Unterschied gegenüber den andern Drüsenalveolen besitzen, ist jedenfalls einleuchtend, welcher aber, muß wohl bis jetzt dahingestellt bleiben.

An den Ausführungsgängen der Speicheldrüsen werden während der Häutung die dicke innere Cuticula und der Spiralfaden neugebildet. Die Cuticula wird abgestoßen und dann vom Epithel des Ganges neugebildet; ob der Spiralfaden abgestoßen oder während der Histolyse resorbiert wird, muß vorläufig dahingestellt bleiben; letzteres erscheint wahrscheinlicher. Die Veränderungen der Epithelzellen selbst scheinen nicht besonders bemerkenswert zu sein. Neue Zweige werden durch Hervorsprossen neuer Alveolen und Verlängerung ihres Drüsenhalses gebildet.

Über die Metamorphose der Speicheldrüsen findet man in der Literatur keine Angaben. BONNET faßt diese Gebilde unter diejenigen Organe zusammen, welche „se constituent graduellement“,

ohne zu erklären, wie dies stattfindet. Auch SAMSON begnügt sich mit den Worten: „Bei Larve und Nymphe treten sie nach dem Abfallen vom Wirtstier in ein Ruhestadium ein, d. h. sie collabieren, ihre Struktur wird unkenntlich.“ Wie sie neugebildet werden, wird nicht angegeben. Ebensowenig Angaben findet man über entsprechende Organe bei andern Milben, ja bei den Spinnentieren überhaupt. Auch bei den Insecten scheint sehr wenig über die Metamorphose der Drüsensysteme bekannt zu sein.

### Atmungsorgane.

Als sechsfüßige Larven atmen die Zecken bekanntlich durch die Haut. Das Tracheensystem entsteht erst während der ersten Häutung, und zwar in der Zeit, wenn die allgemeine Erneuerung der Gewebe stattfindet. Den ersten Anfang habe ich nicht beobachtet; es läßt sich aber erschließen, daß an der Stelle, wo später das Stigma gelegen ist, zuerst eine Verdickung, dann eine Einstülpung des Epithels entsteht; diese letztere bildet sich zum Luftraum unter dem Stigma um und sendet die Tracheenstämme als weitere Ausstülpungen aus. Die Bildung der Stigmen selbst findet in folgender Weise statt (Fig. 15). Das Epithel, welches sich an diesem Orte durch eine Ringfurche von der Körperepidermis abgesetzt hat und durch Teilung mehrschichtig geworden ist, bildet sich zu den verschiedenen Kategorien des Stigmalepithels um (vgl. Abh. II, p. 456, fig. 6): einige verbleiben oval und wandeln sich später zu Sinneszellen um, andere strecken sich in die Länge und werden hoch cylindrisch, indem die Kerne basal verbleiben und eine lange, äußere Plasmazone frei lassen. In der Mitte dieses Plasmagebietes entsteht eine Reihe von bläschenförmigen Aushöhlungen im Plasma, welche zusammenfließen und nur schmale Plasmabrücken zwischen sich zurücklassen. Dieses Bläschensystem ist der Anfang des Zwischenraumes zwischen der obern und untern Chitinschicht des fertigen Stigmas; jene beiden entstehen durch Chitinisierung des Plasmas zu beiden Seiten von diesem.

In der Mitte der Stigmaplatte bemerkt man eine Einbiegung der Bläschenschicht, welche sich mehr und mehr vertieft: das ist die Anlage der Stigmaöffnung, welche sich bei der Nymphe als ein direkter Fortsatz der doppelten Stigmaplatte in die unterliegende Luftkammer hineinschiebt. In dieser Hinsicht unterscheidet sich das nymphale Stigma (Fig. 16) von demjenigen des Prosopons, sonst

ist die Gestaltung des Epithels und seiner Derivate beiderseits dieselbe.

SAMSON'S Darstellung<sup>1)</sup> von der Entstehung des Stigmas ist unklar und in betreff der Chitinisierung nicht zutreffend, dagegen ist ihre Darstellung des fertigen Stigmas und seines Verschlußapparats richtiger als diejenige der Vorgänger.

Bei der zweiten Häutung wird, wie es auch bei den Insecten der Fall ist, die Chitinintima der Tracheen ausgestoßen und erneuert und im Zusammenhang damit die chitinigen Teile des Stigmas und Luftraumes abgeworfen. Der Hautwechsel der letztgenannten Partien findet im Zusammenhang mit der allgemeinen Körperhäutung und unter denselben allgemeinen, nur durch die besonderen Strukturverhältnisse modifizierten Vorgängen statt, die alte Haut der Tracheen wird dagegen sehr langsam abgeworfen, und noch nach dem Ausschlüpfen des Prosopons aus der Nymphenhaut kann man vereinzelt aus der neuen Stigmalöffnung hervorragende Reste der alten Tracheenhaut beobachten. Wie weit sich die Häutung in die feineren Tracheenstämme hinein erstreckt, ist natürlich im einzelnen schwer zu konstatieren; so weit wie die Spiralstruktur der Tracheenintima reicht sie jedenfalls hinein. Der Hautwechsel wird von einer intensiven Tätigkeit des Tracheenepithels begleitet, während welcher oft Mitosen auftreten und die neue Intima als ein feines Häutchen abgesetzt wird.

### Circulationssystem.

Das Herz und die Blutbahnen bieten in betreff ihrer post-embryonalen Entwicklungsgeschichte wenig interessantes. Sie persistieren durch die beiden Häutungen des Tieres ziemlich unverändert. Nur die Muskulatur des Herzens und der Aorta hat eine Ruheperiode, bei welcher ihre kontraktile Substanz sehr reduziert ist; seine Neubildung bietet nichts bemerkenswertes. An Objekten, die in die Periode der Gewebsregeneration eingetreten sind, läßt sich das Blutlacunensystem leichter verfolgen, als es an ausgebildeten Prosopen gelingt (siehe Abh. II, p. 452); seine Wände sind nämlich hier zuweilen besonders deutlich. Das Übergehen des Blutsinusepithels rings um die Cardia in das Peritonealepithel bestätigt sich (siehe Textfig. A, B); die Blutbahnen folgen den Nervenstämmen bis zu den äußersten Enden der Gliedmaßen; der große Blutsinus um das

1) l. c., p. 207, Textfig. 10.

Nervenzentrum faßt vorn das Schlundrohr ein, indem es sich einerseits unter den Mandibeln, andererseits unter dem Ösophagus befestigt. Das Genitalsystem ist von einem andern Sinus umgeben, der dem betreffenden Nervenstamm dorthin folgt. Die Caudalarterie endet am dorsalen Hinterende des Körpers in einem großen Blut-sinus zwischen den beiden hintern Magendivertikeln.

Die Blutkörper zeigen die gewöhnliche Leucocytenform, rund bis oval, und können wie gewöhnlich enge Räume durchdringen. Sonst zeigen sie gemäß ihren funktionellen Zuständen sehr wechselnde Charaktere sowohl in betreff des Kernes wie des Plasmas (siehe Figg. 5, 6, 7, 17 u. 19, sowie Abh. I, fig. 2, wo unter andern Elementen auch Leucocyten vorhanden sind). Im Gegensatz zu andern Gewebeelementen können sie sich zu verschiedenen Wachstumszeiten des Tieres vermehren, Mitosen unter ihnen findet man sowohl bei den Häutungsstadien wie auch während der Nahrungsaufnahme. Die Größe der Zellen wechselt aus diesen Gründen auch recht bedeutend. In betreff des allgemeinen Zustandes geben sie ein treues Bild der allgemeinen körperlichen Aktivität des Tieres: während des Hungerzustandes sowie bei alten Individuen nach der Eiablage ist ihr Plasma arm an Einlagerungen und die Kerne arm an Chromatin, während der Nahrungsaufnahme und besonders während der Häutungen ist es umgekehrt (Fig. 5). Bei einem saugenden Individuum kann man Blutkörper mit starker und solche mit schwacher Nahrungsaufspeicherung unterscheiden, mit verschiedenen Übergängen. Bei sehr alten Weibchen nach der Eiablage sind sie oft von schwarzen Pünktchen tingiert, offenbar Zerfallsprodukten. Während der Häutungsstadien fällt die Aktivität der Leucocyten sofort auf. Sowohl bei der Auflösung wie bei der Neubildung der Gewebe sind sie überall da (siehe Fig. 19), dringen in die engsten Spalten ein und sind auch zwischen den am dichtesten angehäuften Gewebeelementen vorhanden, immer reichlich mit Nahrungsstoffen beladen und mit stark chromatinhaltigem Kerne. Bei der Histolyse scheinen sie jedoch nur eine passive Rolle zu spielen, indem sie die Auflösungsprodukte aufnehmen und wegführen; eine wirkliche Phagocytose läßt sich dagegen nicht beobachten, sondern die Gewebe gehen durch Necrobiose zugrunde.

Die Zecken haben kein ausgeprägtes Fettgewebe, sondern nur vereinzelte, während gewisser Stadien kettenförmig aneinander gereihete Zellen, welche Reservenahrung, speziell Fett, aufspeichern. Sie sind zuerst von SAMSON näher beschrieben worden, doch beinahe

ausschließlich nach ihrem Verhalten beim eierlegenden Weibchen. Noch mehr als die Leucocyten variieren die Fettzellen in betreff ihrer Struktur bei verschiedenen Altersstadien. In betreff ihrer Lage bevorzugen sie in allen Altersstadien den hinteren Teil des Körpers, wo sie besonders an der Rückenseite und unter der Haut in der Leibeshöhle zwischen den Magendivertikeln angetroffen werden. An den größeren und feineren Tracheenstämmen lagern sie sich mit großer Vorliebe an. WAGNER und nach ihm SAMSON behaupten, daß die Fettzellen bei dem sechsfüßigen Larvenstadium fehlen; dies ist irrig, denn wenigstens bei halb mit Blut gefüllten Larven sind sie schon an obengenannter Stelle lokalisiert in ihrer typischen strangförmigen Anordnung da.<sup>1)</sup> An hungernden Larven habe ich sie freilich nicht finden können, ihre früheste Entwicklung muß also vorläufig dahingestellt bleiben. Der postembryonale Entwicklungszyklus ist dagegen bei den verschiedenen Häutungsstadien ziemlich derselbe. Ihre größte Aktivität entwickeln diese Zellen zur Zeit der Nahrungsaufnahme (Fig. 17). Sie zeigen dann einen ovalen Kern, feinkörniges Plasma und, wenn die Nahrungsaufnahme etwas vorgeschritten ist, zahlreiche Einschlüsse. Diese schwärzen sich durch Osmium, sind also fettartig. Als ihre Vorgänger treten im Plasma färbare Granulabildungen auf, welche sich später zu hellen Tropfen verflüssigen, um schließlich zu den genannten Fettansammlungen zusammenzuzießen. Wenn dann die Nahrungsaufnahme beendet ist und die Histolyse beginnt, wird der Inhalt der Fettzellen schnell verbraucht: zuerst schwinden die Fetttropfen, dann schrumpft der größte Teil des Plasmas dahin, und schließlich bleibt von der Zelle fast nur der Kern mit sehr konzentriertem Inhalt, ein spärliches Plasmanetz und eine farblose, von der Zellmembran eingeschlossene Flüssigkeit übrig. Diese mit Flüssigkeit gefüllten Blasen können vielleicht auch eine gewisse Rolle als ein blasenförmiges oder chordoides Stützgewebe spielen, und diese dürfte besonders während der Häutung, da sonst alles im Körper in Auflösung begriffen ist, nicht zu unterschätzen sein. Wenn dann die Häutung beendet ist und das Tier während der Hungerperiode schrumpft, fallen auch die Fettzellen mehr oder weniger zusammen, um dann wieder bei erneuerter Nahrungsaufnahme zu regenerieren.

---

1) SAMSON's Angabe, daß sie nur beim eierlegenden Weibchen strangförmig, sonst nur vereinzelt auftreten, ist nicht zutreffend.

### Muskulatur.

Die Auflösung und Neubildung der Muskulatur ist bei allen Arthropoden ein besonders schwieriges Kapitel der Metamorphose gewesen und bis jetzt geblieben; nirgends findet man eine solche Menge widersprechender Angaben wie hier. Auch bei der Zecke ist diese Frage schwierig, und manche Einzelheiten müssen vorläufig unbeantwortet bleiben. Bei den wenigen andern Milben, deren Häutungsvorgänge genauer untersucht worden sind, wird im allgemeinen angegeben, daß die Muskulatur „erweicht“ wird, sonst aber keine Auflösung erfährt; wie diese „Erweichung“ stattfindet, wird nicht näher angegeben. Bei der Zecke sind die Veränderungen an der Muskulatur jedenfalls weit eingreifender. In dieser Hinsicht wie auch rein morphologisch muß die Körpermuskulatur einerseits, die Muskulatur der Mundteile und Gliedmaßen andererseits und drittens die Muskulatur des Verdauungsapparats gesondert betrachtet werden (über ihre Morphologie vgl. Abh. I, p. 668). Die durch ihren außergewöhnlichen Reichtum an Sarcoplasma ausgezeichneten Körpermuskeln verändern sich während der Häutung am wenigsten. Am Anfang der Histolyse schwindet zuerst die Querstreifung der kontraktilen Substanz, später schrumpft diese selbst zusammen, und zugleich tritt beim Sarcoplasma und seinen Kernen eine Art Ruhezustand ein, beide schrumpfen zusammen, das Plasma verliert seine Einschlüsse, das Chromatin der Kerne konzentriert sich. — Die fädige Substanz schwindet jedoch nicht vollkommen, sondern ist noch als ein schwach längsgestreifter Strang in der Mitte des Muskelbündels sichtbar. Die Erneuerungsperiode (Fig. 18) wird durch die eintretende Vitalität der Myoblasten eingeleitet: sie nehmen wieder Substanz auf, vermehren sich durch Mitosen und nehmen einen relativ größeren Raum im Verhältnis zur kontraktilen Substanz als sonst ein. Die Erneuerung der letzteren wird durch die Erscheinung spärlicher, verhältnismäßig stark färbbarer Längsfibrillen eingeleitet; diese vermehren sich, und erst später tritt am Ende des Häutungsprozesses die Querstreifung wieder auf.

Gänzlich erneuert werden dagegen die Muskeln der Mundteile und Gliedmaßen. Hier wird während der Histolyse die kontraktile Substanz mit großer Schnelligkeit aufgelöst, erst schwindet auch hier die Querstreifung, und es bleibt eine halb hyaline, nur schwach längsgestreifte Masse zurück, welche sich oft schraubig krümmt (Fig. 4, rechts); dann schwindet die Längsfibrillierung, und schließ-

lich bleiben die stark geschrumpften Kerne mit etwas Plasma allein übrig. Diese erneuern und vermehren sich später (Fig. 19) und bilden aus ihrem Plasma neue kontraktile Substanz, wobei sie anfangs im Verhältnis zu dieser eine zentrale Lage einnehmen, welche jedoch sehr schnell in eine seitenständige umgewandelt wird. Die kontraktile Substanz tritt auch hier zuerst als eine scharf tingierte Längsstreifung auf; erst später macht sich die Querstreifung bemerkbar.

An der Muskulatur des Darmkanals findet ebenfalls eine Erneuerung der kontraktilen Substanz statt, ihre Einzelheiten scheinen wenig von den oben besprochenen abzuweichen. Die winzigen Elemente erschweren eine genauere Untersuchung bedeutend, und diese Frage muß darum vorläufig ungelöst bleiben.

---

Die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane und Geschlechtsprodukte beabsichtige ich in einem folgenden Aufsätze zu behandeln.

### **Über das Absterben der Gewebelemente beim Zeckenweibchen.**

Die mit dem Absterben des Zeckenkörpers verbundenen Veränderungen der Elemente der somatischen Gewebe verdienen zum Schuß einige Worte, da diese Erscheinungen nicht selten mit andern normal physiologischer Art verwechselt worden sind. Leider sind die in den Zellen des Tierkörpers sich abspielenden Veränderungen des natürlichen Absterbens im allgemeinen nur wenig studiert worden, so viel auch die pathologische Histologie sich mit den krankhaften Zellenveränderungen beschäftigt hat. Um so schwieriger ist es, die Gewebsveränderungen eines so eigenartig gestalteten Organismus wie des Zeckenkörpers unter allgemeine Gesichtspunkte zu bringen. Es werden darum hier auch nur einige besonders bemerkenswerte Punkte hervorgehoben, ohne Anspruch auf eine erschöpfende Behandlung dieser komplizierten Fragen.

Wie schon oben dargelegt worden ist, wird der Körper des Zeckenweibchens zugunsten der Eiablage langsam aufgebraucht. Diese Ausnützung der Gewebe fängt sofort nach dem Abfallen vom Wirtstiere an, und zwar geben beinahe alle somatischen Gewebe des Körpers ihren Beitrag zur Massenproduktion der Geschlechtsstoffe ab. Durch diese Stoffabgabe gehen sie langsam zugrunde, oft ohne irgendwelche andere sichtbare Veränderungen als eine Ab-

nahme ihrer Masse. Diese Auflösung des Zellkörpers zeigt sich zu meist als eine langsam zunehmende Vacuolisierung der Gewebs-elemente: ihre Masse wird von kleinen Tropfenbildungen durchsetzt, welche sich immer mehr vergrößern und verschmelzen, so daß er am Ende von einer Menge flüssigkeitsgefüllter Blasen eingenommen zu sein scheint. Der Inhalt dieser Tropfenbildungen bleibt den gewöhnlichen Plasmafärbungen gegenüber farblos, wasserhell. Diesen Veränderungen folgen erst später die auch sonst bekannten Absterbeerscheinungen im Kern und Plasma: die Kernstruktur wird verwischt, das Chromatin zieht sich zu einer formlosen, stark färbaren Masse zusammen, das Plasma und besonders dessen differenzierte Bestandteile zerfallen mehr oder weniger schnell vollkommen. Die oben dargestellte Vacuolisierung des Plasmas ist übrigens auch bei degenerierenden Geweben anderer Tiere beobachtet worden: so hat z. B. MERCIER bei der Degeneration der Muskulatur der Froschlarven <sup>1)</sup> eine als Einleitung der gänzlichen Zerstörung des Muskels auftretende starke Vacuolisierung des Sarcoplasmas gefunden.

Die Zellen der Haut sind schon beim Abfallen vom Wirtstiere abgeflacht und erhöhen sich nie mehr, sondern fangen an die oben erwähnten tropfenähnlichen Einschlüsse in immer höherm Grade abzusondern, so daß schließlich eine flüssigkeitsgefüllte, den geschrumpften Kern einschließende Blase zurückbleibt. Die Hautdrüsen zeigen ähnliche Veränderungen: schon im normalen Zustande sind ja in ihr Plasma Secrettropfen eingesprengt (s. Abh. I, fig. 9); diese Tropfenbildungen vermehren sich am Anfang des Eierlegens massenhaft, so daß die ganze Drüse schließlich wie ein flüssigkeitsgefüllter Sack erscheint; der Kern schrumpft parallel damit zusammen. — Dieselben Veränderungen wie die Epidermis selbst zeigen die meisten ihrer Derivate. Das Epithel des Tracheensystems zeigt diese immer mehr zunehmende Vacuolisierung des Plasmas, welche jedoch erst spät, nach der Eiablage, stärker hervortritt. Sehr lange halten ebenfalls die Zellen des Porenplattenapparats aus, besonders bleiben ihre Kerne noch nach der Eiablage unverändert, aber am Ende zeigen sich auch im Plasma dieser Zellen große Flüssigkeitsansammlungen, besonders in der Nähe der Ausführungsgänge. Sehr schnell, schon vor der Eiablage, degeneriert

---

1) MERCIER, Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens Anoures et les Insectes, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 5, p. 39, fig. 9, Paris 1906.

dagegen, wie wir schon gesehen haben, die Subscutaldrüse: die Kerne ihrer Zellen schrumpfen zusammen und werden gegen die Basalmembran zurückgedrängt, während das Plasma der Innenzone in eine einzige große Flüssigkeitsmasse umgewandelt erscheint.

Besondere Berücksichtigung verdient natürlich das Verhalten des Verdauungsapparats. Am schnellsten unter allen seinen Elementen gehen die Speicheldrüsen ein, und zwar schon unmittelbar nach dem Abfallen vom Wirtstiere. Die Degeneration zeigt zuerst dieselben Bilder wie bei den oben geschilderten früheren Entwicklungsstadien, es tritt aber keine Regeneration ein, sondern der Inhalt der Drüsenalveolen wird am Ende vollkommen aufgelöst, und nur die Basalmembran des Epithels bezeichnet die Lage des ehemaligen Alveolus. Der Ausführungsgang der Drüsen hält mit seinen Spiralfäden und seiner dicken Cuticula besser aus; seine Zellen aber gehen unter denselben Erscheinungen wie die Körperepidermis ein. An den Zellenelementen des Magenepithels treten die Degenerationserscheinungen um so schneller auf, je mehr die Zellen an der Verdauungsarbeit teilgenommen haben: diejenigen Zellen, welche die größten Pseudopodien ins Blut gesandt haben, zeigen oft schon am Ende des Saugens degenerative Veränderungen, während die niedrigeren Epithelzellen dann noch in voller Tätigkeit sind. Die Aufnahme von Reservahrung und die Ablagerung von Excretstoffen haben wir schon früher kennen gelernt: diese beiden Prozesse wiederholen sich auch hier, ersterer als Zeichen von Vitalität bei den lebenskräftigeren Elementen, letzterer als Degenerationserscheinung. Außerdem kommt aber bei den degenerierenden Zellen noch die oben erwähnte Flüssigkeitsausscheidung hinzu: besonders am Basalteil der Zellen sammeln sich um den Kern immer größere Massen heller Tropfeneinschlüsse (Textfig. C V), welche zu größeren Blasen zusammenfließen und das Plasma verdrängen. Parallel damit verdicken sich bedeutend die früher nur schwach hervorgetretenen exoplasmatischen Fibrillen (vgl. Abh. I, fig. 1 u. 3). Diese verstärkte Fibrillierung (Textfig. C F), welche auch von SAMSON beobachtet und als Verdauungserscheinung dargestellt wurde, ist um so eher als ein Degenerationszeichen zu deuten, als ähnliche Bildungen bei andern Epithelien im Zustande der Degeneration sich stark vermehren: schon vor langem ist dies in den Epidermiszellen des Schwanzes der Froschlarve beobachtet worden.<sup>1)</sup> Von diesem Anfange an

---

1) Siehe hierüber NOETZEL, Die Rückbildung der Gewebe im Schwanz

werden die Absterbezeichen immer deutlicher: die Kerne verlieren ihre Struktur, das Plasma wird mit abgelagerten Excretstoffen überfüllt und zeigt sonst die schwammige Struktur des absterbenden Epithels überhaupt. Von der eingenommenen Blutmasse ist zu dieser Zeit nur eine homogene, nach der Fixierung schwach körnige Flüssigkeitsmasse übrig (Textfig. C B).

An der Körpermuskulatur bemerkt man schon bald nach dem Abfall vom Wirtstiere Degenerationserscheinungen in Form von

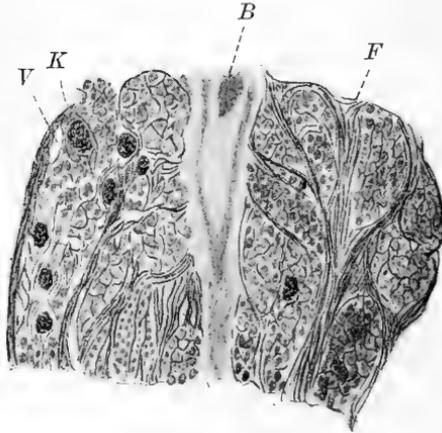


Fig. C.

Schrägschnitt durch ein Darmdivertikel in der Nähe der Cardia, von einem Zeckenweibchen 2 Wochen nach dem Abfall vom Wirtstiere. ZEISS S. 8, O. 8. CARNOY, Eisenalaunhämatoxylin. *B* Blutmasse. *F* Fibrillen. *K* Kerne. *V* Vacuolen.

Flüssigkeitsvacuolen, die in der Mitte der kontraktile Substanz auftreten und sich immer vermehrend, diese verdrängen. Die zurückbleibende kontraktile Substanz verändert sich vorläufig nur wenig und hat ja auch noch eine Funktion als Beihilfe beim Austreiben der Eier aus den Geschlechtswegen. Die Muskeln des Mundapparats werden dagegen wirklich zerstört, indem die kontraktile Fibrillen aufgelöst werden und nur eine ganz strukturlose Masse hinterlassen. Auch die Fibrillen der Darmmuskulatur werden langsam aufgelöst, so daß von ihrer Querstreifung schließlich nichts zurückbleibt.

Über die Degenerationserscheinungen der Blutkörper ist schon

---

der Froschlarve, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 45, p. 481, 1895; auch MERCIER, l. c., p. 67.

früher gesprochen worden; über die Blutbahnen ist in dieser Hinsicht nichts besonderes zu sagen. Das Nervenzentrum zeigt dieselbe Neigung zur Auflösung des Plasmas in Flüssigkeitstropfen, welche oben an andern Organen dargestellt wurde; übrigens sind dessen Absterbeerscheinungen wenig hervortretend, und dieses Organ muß ja auch so lange funktionsfähig bleiben, wie der Körper lebt.

### Erklärung der Abbildungen.

Von den Figuren sind No. 9, 15 u. 16 von dem inzwischen verstorbenen Fräulein ESTER JOHANSSON, die übrigen von Fräulein SIGNE FORSGREN, beide Präparatoren am histologischen Institut zu Stockholm, gezeichnet, und zwar mit Hilfe von ABBÉ'scher Camera und ZEISS'schen apochromatischen Linsen und Kompensationsokularen. Die Vergrößerung jeder einzelnen Figur ist angegeben. S = Objektivsystem, O = Okular. Fixierungs- und Färbungsmethoden sind ebenfalls angegeben.

### Tafel 6.

Fig. 1. Zweites Häutungsstadium. Epidermiszellen mit Plasmafortsätzen. S. 2, O. 6. Alkohol-Chloroform-Eisessig, Eisenaunhämatoxylin-Säurefuchsin-orange-G.

Fig. 2. Etwas späteres Stadium als Fig. 1. Neubildung eines Haares und der untern Cuticula. Vergr. und Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 3. Zweites Häutungsstadium (etwas jünger als Fig. 1). Chitinisierung einer Mandibel. Vergr. und Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 4. Dasselbe Präparat wie Fig. 1. Ganglion des letzten Palpengliedes, mit Nervenverbindung, und rechts unter dem Epithel degenerierte Muskulatur. Epidermis mit Tropfeneinschlüssen.

Fig. 5. Tasthaare des letzten Palpengliedes und Cuticularisierung des Epithels. Rechts zwei Leucocyten mit Nährstoffen, an der einen der Kern nicht getroffen. Vergr. und Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 6. Anlage der Porenplatte. Jünger als Fig. 1 u. 3. S. 2, O. 8. Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 7. Porenplatte eines neu ausgeschlüpften Weibchens. Nervöse

und secernierende Elemente lassen sich unterscheiden, letztere mit großen, tief gefärbten Kernen. Unten Leucocyten. Vergr. u. Fixierung wie Fig. 1, Färbung Toluidin-Erythrosin.

Fig. 8. Porenplatte eines halbgesättigten Weibchens. S. 8, O. 4. Chromosmiumessigsäure, Färbung wie Fig. 1.

Fig. 9. Porenplattenzelle eines eierlegenden Weibchens. S. 2, O. 4. Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 10. Dasselbe Präparat wie Fig. 6. Alte Speicheldrüsenalveole mit degeneriertem Kern und Neubildung des Ausführungsganges. Vergr. wie Fig. 1.

#### Tafel 7.

Fig. 11. Dasselbe Präparat wie Fig. 6. Regeneration des Magenepithels. Zwei lang ausgezogene Zellen mit Degenerationsprodukten, aber noch nicht degeneriertem Kerne, die übrigen schließen Nährstoffe ein und zwar teils in Auflösung begriffene (schwarzgefärbte Kugeln rechts), teils noch intakte (lichtgefärbte links). Vergr. wie Fig. 1.

Fig. 12. Dasselbe Präparat und Vergr. wie vorige. a alte Drüsenalveole mit Detritusprodukten und zwei neugebildeten jungen Alveolen. b etwas ältere sich durch Mitose vergrößernde Alveole.

Fig. 13. Ende der zweiten Häutung. Junge Speicheldrüsen. a „Pyramiden“alveole, b u. c andere Alveolen. Vergr. und Fixierung wie vorige, Eisenalaunhämatoxylin.

Fig. 14. Ende der zweiten Häutung. Ausführungsgang der Speicheldrüse, a u. b zwei „Pyramiden“alveolen, c eine gewöhnliche Alveole. Vergr. und Fixierung wie oben. Toluidin-Erythrosin.

Fig. 15. Anfang der ersten Häutung. Bildung des Stigmas (Längsschnitt). S. 2, O. 8. Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 16. Nymphales Stigma. Längsschnitt. Vergr. und Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 17. Halbgesättigte Nymphe. Fettzellenstrang unter der Haut mit einer angelagerten Leucocyte. Unten zwei Muskelquerschnitte ebenfalls mit angelagerten Leucocyten. Die Körperflüssigkeit war am Präparate etwas gefärbt. Vergr. und Fixierung wie Fig. 1. Eisenalaunhämatoxylin-Bordeaux R.

Fig. 18. Dasselbe Präparat und Vergr. wie Fig. 6. Neubildung eines Körpermuskels.

Fig. 19. Dasselbe Präparat und Vergr. wie voriges. Neubildung der Mandibularretractoren. Rechts unten inneres Ende der Mandibel mit eintretendem Nerven, oben darüber die angeschnittene Subscutaldrüsenanlage, unter der Epidermis links Reste degenerierter Muskulatur.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Das Rückenschild der *Ceratophrys dorsata* Wied.

Von

Martin Boldt in Königsberg i. Pr.

Mit Tafel 8 und 11 Abbildungen im Text.

---

## Einleitung.

Hautskelet tritt bei rezenten Amphibien abgesehen von den Fällen, in denen Knochen dermalen Abkunft tiefer eindringen und zur Vervollkommnung des Endoskelets dienen, recht selten auf. Es gehören hierher nur die Schuppenbildungen der Gymnophionen und die Rückenschilde einiger weniger Anuren. Die sogenannten Rückenschilde sind Knochenplatten, die z. B. bei der Froschart *Ephippifer aurantiacus* aus einer Verbreiterung der Spinalfortsätze der Wirbelsäule kombiniert mit einer Verknöcherung des darüber befindlichen Integuments resultieren oder bei den beiden *Ceratophrys*-Arten *ornata* und *dorsata* aus reinem Hautskelet bestehen, das keine Beziehungen zum Endoskelet besitzt. Da vom hiesigen Zoologischen Museum 10 Exemplare von *Ceratophrys dorsata* in konserviertem Zustande neuerdings erworben wurden, hatte ich Gelegenheit ihre Hautossification einer näheren Untersuchung zu unterziehen, eine Aufgabe, die mir um so dankbarer zu sein schien, als Beschreibungen des Rückenschildes dieser Species nur ganz vereinzelt vorliegen.

Nicht als ob die Vertreter der Gattung *Ceratophrys* wegen ihres hauptsächlich auf Südamerika beschränkten Vorkommens nur selten Berücksichtigung gefunden hätten. Infolge der kegelförmigen Er-

weiterungen der Augenlider, die den Eindruck von zwei Hörnern hervorrufen, haben diese Tiere schon bei den älteren Naturforschern lebhaftes Interesse erweckt. Daher findet man sie bereits in allen größeren systematischen Werken des 18. Jahrhunderts unter dem Namen *Bufo* oder *Rana cornuta* beschrieben und auch abgebildet. Hervorzuheben wäre hier nur SEBA (1734), welcher als erster eine Schilderung und Abbildung eines Angehörigen dieser Gattung gibt, und LINNÉ (1754, 1758, 1788), dessen Diagnose trotz ihrer Kürze am treffendsten sein dürfte. Bei vielen anderen Autoren liegen ebenfalls nur kurze Beschreibungen vor, bei denen es allerdings häufig nicht festzustellen ist, welche Species der heute zu der Gattung *Ceratophrys* zusammengefaßten Hornfrösche den Untersuchern vorgelegen hat. Meistens hat es sich nach der Ansicht BOULENGER'S (1882), dessen systematische Übersicht der Amphibien zurzeit wohl maßgebend sein dürfte, zweifellos um *Ceratophrys cornuta* gehandelt. Ein Exemplar von *Ceratophrys dorsata* liegt zum ersten Male den Untersuchungen von TILESIIUS (1809, 1813) zugrunde. Die Abbildung, die dieser Autor von dem Tiere gibt, muß man jedoch als wenig brauchbar bezeichnen, denn es ist weniger Gewicht auf Genauigkeit als auf möglichst große Farbenpracht gelegt worden. Man könnte überhaupt in Zweifel geraten, ob es sich hier um die *Ceratophrys dorsata* handelt, wenn es nicht PETERS (1872) und BOULENGER (1882), denen ja die anderen Arten zum Vergleiche vorlagen, als sicher annähmen. Eine gute Abbildung ist dagegen von dem nächsten Autor, der sich mit dieser Species beschäftigt hat, dem Prinzen MAXIMILIAN ZU WIED (1825), gegeben worden. Die dazu gehörige Beschreibung des Tieres ist eine der ausführlichsten, die vorliegt, beschränkt sich jedoch auf rein äußere Gesichtspunkte, eine Eigentümlichkeit, die sie der damaligen Zeit entsprechend mit allen vorausgehenden Charakterisierungen teilt. Die gänzliche Außerachtlassung anatomischer Verhältnisse läßt sich auch noch mehr oder weniger bei einigen späteren Autoren, die *Ceratophrys dorsata* beschreiben, wahrnehmen. Wenigstens haben weder GRAVENHORST (1829) noch CUVIER (1829) noch WAGLER (1830) das bei einer genaueren Untersuchung doch kaum zu übersehende Rückenschild wahrgenommen. Bei WAGLER (1830) nimmt dieses um so mehr wunder, als er das Rückenschild einer anderen Froschart (*Bufo ephippium* SPIX), das durch Verbreiterung der Wirbelsäule gebildet ist, nicht übersehen hat, sondern als erster einen kurzen Bericht darüber gibt.

Die Hautossification von *Ceratophrys dorsata* findet zum ersten Male Erwähnung bei COCTEAU (1834), der bei Beschreibung des Schildes

von *Ephippifer spixii* angibt, daß er auch mehrere Arten von *Ceratophrys* auf ähnliche Bildungen hin untersucht habe. Bei *Cer. varia* und *clypeata* CUVIER (beide sind identisch mit *dorsata*) habe er folgendes gefunden: „Tous présentent de petites pièces osseuses minces, en plus ou moins grand nombre, disposées symétriquement sur le rachis et sur les côtes, à une certaine distance les unes des autres.“ Einige Skizzen dieser Gebilde sind von dem Autor ebenfalls gegeben worden, doch sollen dieselben an anderer Stelle besprochen werden.

Eine ausführlichere Schilderung findet sich bei DUMÉRIL u. BIBRON (1841). Da sie die einzige bisher existierende Beschreibung der hier vorliegenden Verhältnisse ist, so gebe ich sie im folgenden wörtlich wieder: „Une des especes de ce genre (*Ceratophrys dorsata*) présente une sorte de bouclier dorsal formé de la réunion de plusieurs lames osseuses qui se développent dans l'épaisseur de la peau, lames qui sont conséquemment tout à fait indépendantes des pièces du squelette qui se trouvent au-dessous d'elles.“ . . . „La peau du dos renferme dans son épaisseur quatre plaques osseuses dont la réunion représente grossièrement ce que l'on appelle une figure en trèfle, ces plaques ayant la forme de disques coupés en ligne droite du côté où elles s'articulent ensemble: il y en a par conséquent deux médianes ou placées l'une devant l'autre, et deux latérales ou situées l'une à droite, l'autre à gauche des deux du milieu, dont la première est plus ou moins rapprochée du bord de l'occiput; le diamètre de chacune d'elles est au moins égal à la largeur de l'intervalle des yeux: tel est ce bouclier dans son état normal. Chez certains individus, les quatre pièces qui le composent, et cela arrive à ce qu'il paraît assez fréquemment, sont tantôt inégales en grandeur, tantôt non réunies entre elles ou bien encore elles se subdivisent en deux ou en plusieurs parties. Mais ce sont autant d'anomalies qu'il est aisé de reconnaître pour peu qu'on y fasse attention.“

Von späteren Autoren ist dieses Rückenschild keiner näheren Beschreibung gewürdigt worden. Auch über die von BELL (1840) entdeckte *Ceratophrys ornata*, die allein noch von allen Arten der Gattung eine dermale Ossification wie *dorsata* aufweist, existiert kein ausführlicher Bericht. Später finden sich diese Knochenbildungen bei der Besprechung von Hautskelet nur als Beispiele angeführt und höchstens durch einige Worte charakterisiert.

So erwähnt STANNIUS (1854) kurz das Vorkommen eines dorsalen

Knochenschildes bei *Ceratophrys dorsata*, wo es „in der Continuität der Rückenhaut liegt.“

LEYDIG (1857) schreibt: „Bei den Batrachiern *Ceratophrys dorsata* u. a. ist die Lederhaut des Schädels größtenteils verknöchert und mit den Schädelknochen in eins verschmolzen, *Ceratophrys* besitzt ferner in der Lederhaut des Rückens eine große, kreuzförmige Knochenplatte, deren Knochenkörperchen, da sie lang und schmal sind, an Zahnkanälchen erinnern.“

GEGENBAUR (1870) hebt hervor: „Das Hautknochenschild von *Ceratophrys (dorsata)* ist ohne Beziehung zum inneren Skelette“,

und derselbe (1874): „Nur in ganz rudimentärer Form finden wir solche Hautknochen vereinzelt bei lebenden Amphibien: *Ceratophrys*, *Brachycephalus*. Bei ersterer liegt ein Knochenschild in der Haut des Rückens.“

HOFFMANN (1873) läßt in seinem zusammenfassenden Werke über Amphibien das Rückenschild von *Ceratophrys dorsata* gänzlich unerwähnt, auch ein Zeichen für die geringe Beachtung, die diese Bildung bisher gefunden hat.

LEYDIG (1876) erwähnt nochmals diese Bildung: „Das Vorkommen von Kalkmassen in der Haut eines Batrachiern hat, worauf ich schon in meiner ersten Anzeige hinwies, Bedeutung rücksichtlich der Hautknochen überhaupt. Bei *Cer. dorsata* entsteht eine große, kreuzförmige Knochenplatte am Rücken.“

Bei BOULENGER (1882) wird in der Bestimmungstabelle und bei Charakterisierung der Arten des Genus *Ceratophrys* für *dorsata* und *ornata* die Existenz eines Rückenschildes angeführt.

BÜTSCHLI (1910): „Ganz isoliert stehende Bildungen sind plattenartige Hautverknöcherungen gewisser Anuren (*Ceratophrys* und *Brachycephalus*), die in mehrfacher Zahl und verschiedener Anordnung über der Vorderregion der Wirbelsäule in der Haut liegen usw.“

Über die mutmaßliche Herkunft des Hautskelets der Amphibien existieren ebenfalls nur einige kurze Notizen. So heißt es bei GEGENBAUR (1898): „Auch unter den lebenden Amphibien, bei manchen Anuren, finden sich mit dem Integument verbundene Knochenplatten in der Medianlinie des Rückens; ihre Herkunft ist noch unaufgeklärt.“ „Sie fanden sich bei *Cer. dorsata* in der Haut.“

BURCKHARDT (1906) behauptet: „Bei manchen Amphibien kommen zwei genetisch verschiedene Arten von Hautgebilden des Integumentes vor. Einmal breite Knochentafeln, die nach LEYDIG (1876) im sub-

kutanen Bindegewebe des Rückens oder des Kopfes liegen und dort direkt entstanden sind, so bei gewissen Anuren (*Ceratophrys*). Diese Tafeln sind nur als neuerworbene Bildungen zu betrachten, können aber keinesfalls als modifizierte Schuppen aufgefaßt werden.“

WIEDERSHEIM (1907) hält dagegen diese Rückenschilde nicht für Neuerwerbungen: „Von dem starken Hautknochenpanzer der fossilen Ganocephalen, Stegocephalen und Labyrinthodonten haben sich bei den recenten Amphibien nur geringe Spuren erhalten. Dahin gehören die Knochenplatten, welche sich in der Rückenhaut gewisser ungeschwänzter Amphibien (*Cer. dorsata* und *Ephippifer awantiacus*) entwickeln.“

### *Ceratophrys dorsata* WIED.

Die Species *Rana cornuta* LINNÉ wurde von WIED (1825) mit dem besondern Gattungsnamen *Ceratophrys* belegt. Nach der neuesten systematischen Zusammenstellung von BOULENGER (1882) gibt es von diesem Genus 10 Arten, von denen *C. dorsata* und *ornata* sich von den übrigen durch den Besitz des Rückenschildes auszeichnen. Voneinander unterscheiden sie sich, abgesehen von der verschiedenen Färbung und von den charakteristisch verlaufenden Hautkämmen, die *C. dorsata* auf ihrem Rücken aufweist, hauptsächlich durch die Form ihrer Augenlider. Bei *C. ornata* ist nämlich der hornartige Fortsatz, von welchem die Gattung den Namen führt, nur etwas durch die leicht dreieckige Form des ganzen Lides angedeutet, während er bei *C. dorsata* (Fig. 1) gut ausgebildet erscheint. Als weiteres Unterscheidungsmerkmal wird von BOULENGER (1882) noch das Verhältnis der Länge der Extremitäten zu der des Körpers angegeben. Bei *C. dorsata* reicht die Metatarsaldrüse des am Körper entlang ausgestreckten Hinterfußes bis über die Augen des Tieres hinaus, bei *ornata* dagegen nicht. Die für *C. dorsata* charakteristische Verteilung der Farben dürfte am besten aus den Abbildungen des PRINZEN ZU WIED (1825), WAGLER'S (1830) und HAACKE u. KUHNERT'S (1901) (Männchen und Weibchen verschieden gefärbt) zu ersehen sein. Die mir vorliegenden Tiere sind durch Konservieren mit Formalin und Alkohol in dieser Hinsicht stark verändert.

### Material und Untersuchungsmethoden.

Das Untersuchungsmaterial bestand, wie schon erwähnt, hauptsächlich aus 10 erwachsenen Exemplaren von *Ceratophrys dorsata*,

die aus Brasilien stammten. Außerdem waren eine Anzahl von Larven angeblich derselben Species in verschiedenen Stadien vorhanden. Um die Besprechung der bei den 10 erwachsenen Tieren gegebenen Verhältnisse zu erleichtern, habe ich sie mit den Nummern I—X versehen und gebe zur Übersicht im Folgenden die Maße der Länge (von der Schnauzenspitze bis zum After) und der Breite (Durchmesser des Bauches) an:

No.	Länge	Breite
I.	12,3 cm	10,4 cm
II.	10,4	7,1
III.	10,3	8,2
IV.	14,6	12,1
V.	12,2	8,4
VI.	10,7	8,0
VII.	15,6	14,8
VIII.	12,8	11,1
IX.	12,0	11,4
X.	11,1	8,5

Um das in der Rückenhaut befindliche Knochenschild gut sichtbar zu machen, verfährt man am besten in der Weise, daß man die Haut rings umher aufschneidet und von den tieferen Schichten löst. Dieses Abtrennen ermöglicht man, indem man mit einem Messer die Septen der Lymphräume des Unterhautbindegewebes durchschneidet, die bei der ganzen Rückenhaut eine nur lose Verbindung mit den tieferen Schichten darstellen. Etwas schwieriger gestaltet sich die Lostrennung des Schildes, da dieses mit der Rückenmuskulatur durch eine zwar dünne, aber sehr feste Bindegewebsschicht verbunden ist. Nachdem man die Knochenplatte von dem daran haftenden Bindegewebe gereinigt hat, kann man alle Einzelheiten sehr gut erkennen.

Das Anfertigen von Querschnitten des Integumentes stieß insofern etwas auf Schwierigkeiten, als das Material infolge der Konservierung mit Formalin hart geworden war. Immerhin ließen sich nach Einbetten in Paraffin brauchbare Schnitte von 5—7  $\mu$  Dicke anfertigen. Zum Färben kamen Boraxkarmin oder Hämalaun in Anwendung. Da diese Farbstoffe jedoch nur die Epidermis und Drüsen hervortreten lassen, während von den übrigen Geweben nur die Bindegewebszellen differenziert werden, so wurden zur Sichtbarmachung des Coriums kombinierte Färbungsmethoden

hinzugezogen. Für meine Zwecke genügte die von SCHUBERG (1903) empfohlene Zusammenstellung Boraxkarmin-Osmiumsäure-Holzessig. Besser bewährte sich jedoch nach vorhergegangener Behandlung mit Boraxkarmin die Differenzierung mit UNNA'scher Orceinlösung<sup>1)</sup> oder mit Resorcin-Fuchsin<sup>2)</sup> nach WEIGERT, die auch das elastische Gewebe hervortreten ließen. Was die Erkennung der Knochenstruktur betrifft, so genügen einfache Schliffe. Um jedoch die Beziehungen des Rückenschildes zur umliegenden Haut zu erkennen, war es nötig Entkalkungsmethoden anzuwenden, um alsdann Querschnitte durch Integument und Knochen zugleich anfertigen zu können. Behandlung mit 1 Teile konz. Salpetersäure auf 5 Teile 96% Alkohol, wie es von THOMA<sup>3)</sup> empfohlen ist, führt nach mehrmaligem Wechsel am besten zum Ziele.

### Form und Zusammensetzung des Schildes.

Wie schon erwähnt, läßt sich das Schild am besten in der Weise präparieren, daß man die Rückenhaut abtrennt und mit einem Messer das am Knochen haftende Unterhautbindegewebe entfernt. Fig. A—H u. 7—8 sind hiernach angefertigt und stellen die Rückenschilde von innen gesehen in natürlicher Größe dar. Wie aus diesen Figuren ersichtlich, handelt es sich um eine aus mehreren Teilen zusammengesetzte Knochenplatte, die in das Corium der Rückenhaut eingebettet ist. Die äußere Form des ganzen Gebildes vergleichen DUMÉRIL u. BIBRON (1841) mit einem Kleeblatt, andere Autoren mit

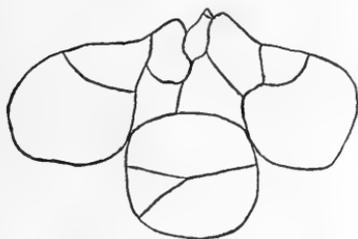


Fig. A.

Schild No. II. Länge 2,95 cm. Breite 4,5 cm. Nat. Gr.

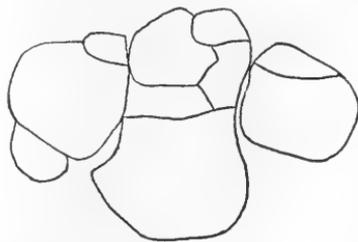


Fig. B.

Schild No. III. Länge 2,5 cm. Breite 4,5 cm. Nat. Gr.

1) LEE und MAYER, Mikrosk. Techn., 3. Aufl., p. 393.

2) ebenda, p. 394.

3) In: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 8, 1891, p. 191 (zitiert nach LEE u. MAYER).

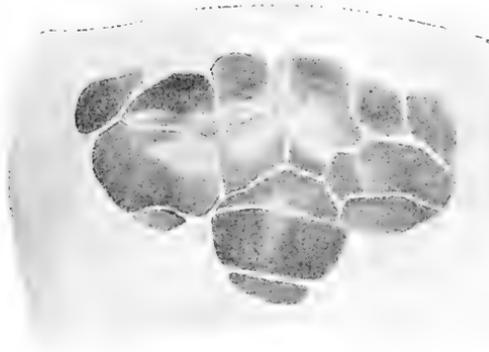


Fig. C.

Schild No. V. Länge 3,4 cm. Breite 5,3 cm. Nat. Gr.

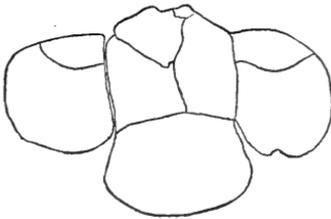


Fig. D.

Schild No. VI. Länge 2,85 cm.  
Breite 4,3 cm. Nat. Gr.

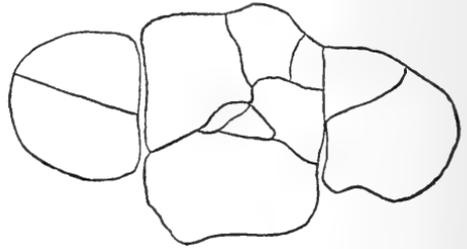


Fig. E.

Schild No. VII.  
Länge 3,1 cm. Breite 5,9 cm. Nat. Gr.



Fig. F.

Schild No. VIII. Länge 3,0 cm. Breite 4,7 cm. Nat. Gr.

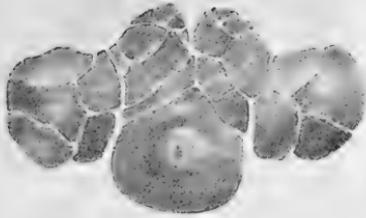


Fig. G.

Schild No. IX.

Länge 2,75 cm. Breite 4,55 cm. Nat. Gr.



Fig. H.

Schild No. X. Länge 3,25 cm. Breite 4,8 cm. Nat. Gr.

einem Kreuze. Bei näherer Betrachtung muß man jedoch zu dem Schluß kommen, daß nur einige Schilde eine derartige Ähnlichkeit aufweisen. Es herrscht bei den äußeren Umrissen dieser 10 Exemplare eine solche Mannigfaltigkeit, daß nicht zwei gleichgeformt genannt werden können. Am besten dürfte noch der Vergleich mit einem ausgebreiteten Sattel, wie er von verschiedenen Autoren für die analoge Bildung bei Fröschen der Gattung *Ephippifer* u. a. angewendet ist, auch für das Schild von *Ceratophrys* passen.

Betrachtet man das Schild No. I, Fig. 7, das am meisten Regelmäßigkeit im Bau aufweist, so sieht man deutlich, daß sich das ganze Gebilde, was auch DUMÉRIL u. BIBRON in ihrer Beschreibung schildern, zunächst aus vier größeren Knochenplatten zusammensetzt, die ich als die großen Teilstücke des Schildes bezeichnen will. Zwei derartige Teilstücke liegen hintereinander in der Mitte und je eins links und rechts davon. Diese Anordnung läßt sich, wenngleich oft schwierig, auch bei den andern Schilden immer wahrnehmen. Die zahlreichen Variationen, denen diese vier Teilstücke in ihrer äußeren Gestalt unterworfen sind, bedingen die vorhin erwähnten unregelmäßigen Formen der ganzen Rückenschilde, die eine Symmetrie nur in geringem Maße verraten.

Die vier großen Teilstücke sind ihrerseits wieder Systeme von verschieden großen Knochenplatten, die ihnen häufig ein mosaikförmiges Aussehen (No. IX, Fig. G) verleihen und die ich die kleinen Teilstücke des Schildes nennen will. Wenn DUMÉRIL u. BIBRON es als eine große Abweichung darstellen, daß die großen Teilstücke aus kleinen gebildet werden, so geht aus meinen Funden und Abbildungen hervor, daß dies der Normalzustand ist. Denn nur

wenige der dargestellten Knochenbildungen machen von dieser Art der Zusammensetzung eine Ausnahme. Die kleinen Knochenstücke, die die Bausteine des Ganzen bilden, weisen die größte Mannigfaltigkeit in Form und Größe auf.

Die Verbindung der einzelnen zusammensetzenden Teilstücke des Schildes wird durch Bindegewebe hergestellt, das sich von der gelblich aussehenden Knochensubstanz durch seine weiße Färbung abhebt. Die Vereinigung durch nicht verknöcherte Bindesubstanz bietet die Möglichkeit, daß die einzelnen Teilstücke sich gegeneinander bewegen. Am breitesten ist diese Art der Verbindung zwischen den vier großen Teilstücken. Bei den kleinen läßt sie nicht soviel Bewegung zu, ja sie scheint teilweise sogar durch Verknöcherung des trennenden Bindegewebes ganz zu verschwinden, worauf man aus den ziemlich häufig auftretenden Spuren von Trennungslinien in größeren Platten schließen muß. Dieser Umstand ist deshalb von Bedeutung, weil die leichtere Beweglichkeit gegeneinander am besten die Grenzen zwischen den vier großen Teilstücken kennzeichnet oder überhaupt eine derartige Sonderung ermöglicht. Der Zweck, den diese Einrichtung verfolgt, dürfte der sein, daß das Schild sich jeder Bewegung anpassen kann, was um so notwendiger ist, als die Knochenbildung der stark ausgebildeten Rückenmuskulatur sehr dicht und nur durch eine dünne Schicht von Unterhautbindegewebe getrennt aufliegt. Eine starre Knochenplatte würde an dieser Stelle für die freie Bewegung der Muskeln hinderlich sein.

Diese enge Ansmiegung ist es auch, welche der äußeren Form der Verknöcherung ein besonderes Gepräge verleiht. Das Schild ist nämlich in der Längsrichtung etwas konkav nach außen gehogen, während es in der Transversalrichtung eine leichte Krümmung nach innen zu aufweist. Der Vergleich mit einem Sattel, der schon vorher zur Kennzeichnung der äußeren Umrisse angewendet wurde, dürfte auch in dieser Hinsicht am besten die Verhältnisse veranschaulichen. Außerdem weisen die einzelnen Platten, wenigstens auf den in den Abbildungen dargestellten Innenflächen, — das Aussehen der der Epidermis zugekehrten Seite wird später Berücksichtigung finden — flache Erhöhungen und Vertiefungen auf, die genau der Oberflächen-gestalt der Rückenmuskulatur entsprechen.

Bei Betrachtung der Abbildungen fällt ferner auf, daß einzelne Knochenplatten ganz oder teilweise isoliert am Rande des ganzen Gebildes vorkommen. Zweifellos hängt diese Erscheinung mit dem

Wachstum des Schildes zusammen. Soll die Verknöcherung an einer Stelle erweitert werden, so entsteht unabhängig von den anderen Knochenplatten ein neues Stück Hautskelet im Corium, das immer weiter an Ausdehnung zunimmt, mit dem Schilde allmählich verschmilzt und ein neues kleines Teilstück bildet. Die anfangs trennende Binde substanz wird immer schmaler und bleibt entweder erhalten, falls es notwendig ist, oder verknöchert gänzlich. Bei den in Fig. B, C, H u. Fig. 8 abgebildeten Schilden kann man verschiedene derartige Übergangsphasen wahrnehmen. Daß es sich hierbei um eine vorwärtsschreitende Entwicklung und nicht etwa um den umgekehrten Vorgang, d. h. eine Auflösung des Schildes im vorrückenden Alter handelt, dürfte schon daraus hervorgehen, daß meine größten, also ältesten Tiere im allgemeinen ein komplizierter zusammengesetztes Schild als die kleineren besitzen. Der Gedanke, daß es sich hierbei um einen Vorgang der Auflösung handle, der bei der Auffassung des Schildes als eines Rudimentes des Hauptpanzers fossiler Amphibien berechtigt erscheinen könnte, ist bereits von COCTEAU (1835), der als erster das Rückenschild einer *Ceratophrys dorsata* erwähnt, erwogen worden. Der Autor weist diese Möglichkeit jedoch ebenfalls zurück mit der allerdings nicht sehr stichhaltigen Begründung: „Cette supposition serait tellement en opposition avec ce que l'on a pu observer dans la marche de l'ostéogenie en général, que l'on ne peut s'y arrêter avant d'avoir une preuve positive et directe en faveur d'une telle exception.“

### Größenverhältnisse des Schildes.

Wie die äußeren Formen so weisen auch die Größenverhältnisse des Schildes große Verschiedenheiten auf. DUMÉRIL u. BIBRON geben an, daß von den vier großen Teilstücken „le diamètre est au moins égal à la largeur de l'intervalle des yeux“. Dieser vorsichtig gewählte Vergleich läßt schon darauf schließen, daß auch bei den Exemplaren, die den beiden Autoren zur Verfügung standen, die Größenverhältnisse der vier großen Teilstücke und der ganzen Schilde mit andern Körperdimensionen sich kaum vergleichen ließen, da ihre beiderseitigen Ausdehnungen in keinem festen Verhältnisse standen. Im Folgenden wird dann auch hervorgehoben, daß solche Differenzen in der Größe beobachtet worden sind. Bei den mir zur Verfügung stehenden 10 Exemplaren kann man Derartiges sehr oft bemerken. Da die Länge und Breite bei jedem Schilde in den Abbildungen angegeben ist, ergibt sich daraus, daß z. B. die Schilde No. II. u. III

(Fig. A u. B) so groß oder noch größer als No. IX (Fig. G) sind, während das Tier No. IX bedeutend stärker entwickelt ist. Ähnliches gilt auch für No. V (Fig. C) und VII (Fig. E), wo auch das größere Tier (VII) eine relativ kleine Knochenplatte hat. Für diese Verhältnisse dürfte auch ein geschlechtlicher Dimorphismus keinen Aufschluß bieten. No. III (Fig. B) und IV (Fig. 8) sind Weibchen. Bei No. IV wäre zu bemerken, daß es die am weitesten ausgedehnte Verknöcherung besitzt, obwohl das Tier nicht das größte ist. No. III zeichnet sich in keiner Weise vor den anderen aus. Überhaupt läßt sich an Hand von nur 10 Exemplaren, unter denen sich 2 Weibchen befinden, etwas Bestimmtes über das Verhältnis der Größe des Schildes zur Ausdehnung des Körpers kaum aussagen, und es ist mir daher nur möglich zu konstatieren, daß die Knochenbildungen hinsichtlich ihrer Ausbreitung verhältnismäßig große Schwankungen aufweisen und daß die Bedingungen, welche diese Verschiedenheiten hervorrufen, sicher nicht allein in der verschiedenen Größe, wahrscheinlich auch nicht in dem verschiedenen Geschlecht der Tiere zu suchen sind.

Angaben über die Dicke des Knochens sollen später bei der Beschreibung der Strukturverhältnisse gegeben werden.

### Anordnung des Schildes in der Rückenhaut.

Vor einer Besprechung der Lage des Schildes in der Haut des Rückens ist es notwendig, die äußere dorsale Zeichnung dieser *Ceratophrys*-Art zu betrachten. Da sich bei TILESIIUS (1809), WIED (1825), GRAVENHORST (1829), WAGLER (1830) und DUMÉRIL u. BIBRON (1841) nur kurze Angaben über die Verhältnisse, die hier vorliegen, finden, so möchte ich im Folgenden eine eingehendere Schilderung geben.

Fig. 1 stellt ein Tier dar, bei dem mir die Anordnung der einzelnen, die besondere Oberflächengestalt bedingenden Teile am besten ausgeprägt erschien. Der hintere Teil und die beiden Seiten des Rückens weisen, wie man aus der Figur ersieht, ein ziemlich gleichförmiges Aussehen auf. Von dem helleren Untergrunde setzen sich verschieden große, dunkle Flecken ab, in denen sich bei den einzelnen Tieren in Gestalt und Größe abändernde Warzen und Höcker erheben. Die im vorderen Teile in der Mitte befindliche und bis zu den Augen sich fortsetzende, charakteristische Zeichnung des Rückens setzt sich folgendermaßen zusammen: Ein Haupt- oder Mittelstreifen verläuft median von den Augen über den Rücken

und verliert sich nach hinten. Da er größtenteils frei von warzenartigen Erhebungen ist, erscheint er im Verhältnis zu seiner Umgebung glatt. Von gleicher Beschaffenheit sind die beiden an den Augen vom Mittelstreifen im Winkel von etwa  $45^{\circ}$  abzweigenden Nebenstreifen, die zusammen mit dem Hauptstreifen in ihrem Verlaufe etwa die Form einer Lanzenspitze wiedergeben. Seitwärts gehen sie ebenfalls allmählich in die übrige Haut über. Zu beiden Seiten des Mittelstreifens liegen zwei Seitenfelder, die oft dieselben Eigenschaften wie Mittel- und Nebenstreifen zeigen, nämlich eine glatte Oberfläche und keine scharfe Abgrenzung gegen das übrige Integument, wenigstens nach den beiden Flanken des Tieres zu. Oft sind sie jedoch mit Warzen und Höckern dicht besetzt, oder sie grenzen sich nach allen Seiten scharf ab, oder sie hängen mit den Neben- oder Hauptstreifen zusammen, kurz: diese Seitenfelder weisen in ihrer Form, Anordnung und Oberflächenbeschaffenheit eine Fülle von Variationen auf. Derartige Verschiedenheiten ergeben sich jedoch nicht nur bei einem Vergleiche mehrerer Tiere untereinander, sondern lassen sich auch schon bei den beiden Feldern eines Exemplars (s. Fig.) erkennen, so daß eine Symmetrie der ganzen Zeichnung augenscheinlich nie vorkommt. Zu erwähnen wäre an dieser Stelle allerdings TILESIIUS (1809), der in seiner Beschreibung der Rückenzeichnung ausdrücklich das Gegenteil betont: „Die Zeichnung der Flecke oder eingefassten Felder ist so regelmäßig, daß die eine Seite so genau mit der anderen übereinstimmt, als wären die Felder mit dem Zirkel abgemessen.“ Die erwiesene Ungenauigkeit der Abbildung seiner *Rana cornuta* (= *Cer. dorsata*) läßt jedoch vermuten, daß auch auf seine übrigen Angaben nicht allzusehr Gewicht zu legen sein dürfte. Abhängig von derartigen Abweichungen der Seitenfelder zeigt sich der Verlauf der durch tiefdunkle Färbung sich auszeichnenden Hauptkämme, die, wie oben erwähnt, charakteristisch für *Cer. dorsata* sind. An jeder Seite des Mittelstreifens zieht stets je ein Hauptkamm hin, der sich meistens kontinuierlich nach hinten zu fortsetzt. Sein Verlauf wird jedoch unterbrochen, sobald ein Seitenfeld mit dem Mittelstreifen zusammenhängt. Stets bilden die beiden Hauptkämme an 2 Stellen Verzweigungen, nämlich einmal vor und einmal hinter den Seitenfeldern. Oberhalb füllen die sich abspaltenden Nebenkämme zusammen mit den Hauptkämmen zunächst die beiden stets vorhandenen, charakteristischen, in ihrer Grundform etwa dreieckigen Abteilungen an den Seiten des Mittelstreifens aus. Alsdann ziehen sie zusammenhängend oder unter-

brochen seitwärts an der Innenseite der Nebenstreifen entlang und enden an den Flanken des Tieres durch ihre dunkle Färbung scharf gegen die Umgebung abgesetzt. Die hinteren Verzweigungen der Hauptkämme gehen meist allmählich in die übrige Rückenhaut über. Diese Hautkämme bilden infolge ihres verschieden weit sich hinziehenden und öfters unterbrochenen Verlaufs ein zweites Moment, durch das starke Asymmetrien und Variationen der Rückenzeichnung bedingt werden.

Keinen Einfluß haben jedoch auf diese Verschiedenheiten der Oberflächengestalt die ziemlich bedeutenden Abänderungen in Form und Größe, die das darunter befindliche Rückenschild aufzuweisen hat. Bei äußerlicher Betrachtung erweckt nämlich die Rückenzeichnung den Anschein, als ob der Mittelstreifen und die beiden Seitenfelder den darunter befindlichen Knochenplatten entsprächen, also aus einer Transformation der über den Knochen befindlichen Haut resultierten. Eine genauere Untersuchung bestätigt diese Vermutung jedoch nicht. Zwar liegen die beiden Seitenfelder auf den beiden seitwärts angeordneten Knochenplatten, und der Mittelstreifen läuft über die beiden in der Mitte gelegenen großen Teilstücke des Schildes hinweg, aber die Ausdehnung der Verknöcherung geht viel weiter, und es existiert fast keine Stelle, an der die beiderseitigen Begrenzungen eine Übereinstimmung aufweisen.

Auf die irrtümliche Auffassung, daß diese Grenzen gleich verlaufen, dürften die beiden Abbildungen zurückzuführen sein, die über diese Art der Hautverknöcherung bisher überhaupt existieren. Es sind dies die figg. 2 u. 4, welche COCTEAU (1835) bei Besprechung des Rückenschildes von *Ephippifer spixii* zum Vergleich gibt. In Fig. J habe ich diese Skizzen wiedergegeben, durch welche die Umrisse des Hinterkopfes und des dahinter befindlichen Schildes dargestellt werden. Zweifellos haben hier zwei Exemplare von *Cer. dorsata* vorgelegen. COCTEAU bezeichnet zwar fig. 2 (Fig. J a) als zu *Cer. varia* CUVIER gehörig, während fig. 4 (Fig. J b) von *Cer. clypeata* CUVIER stammen soll. Von der ersten Art gibt der Verfasser jedoch selbst an, daß sie mit *Cer. dorsata* WIED identisch sei, und von fig. 4 wird von DUMÉRIL u. BIBRON (1841) ausdrücklich hervorgehoben, daß es sich lediglich um eine „anomalie“ des Schildes derselben Froschart handle. Ein Vergleich mit dem mir vorliegenden Untersuchungsmaterial läßt jedoch erkennen, daß die fig. 4 überhaupt sehr wenig an die Umrisse der Verknöcherung erinnert, wohl aber deutlich das Bild wiedergibt, das man bei Betrachtung

der äußeren Rückenzeichnung erhält in den Fällen, in welchen die beiden Seitenfelder mit dem Mittelstreifen nicht in Verbindung stehen (Fig. 1). Vorausgesetzt, daß es sich hierbei nicht um ein junges Entwicklungsstadium des Schildes handelt, — was ich infolge



Fig. J.

Hautverknöcherungen von *Ceratophrys dorsata* nach COCTEAU (1835). a tab. 8 fig. 2 (*Ceratophrys varia* CUVIER) bei COCTEAU. b tab. 8 fig. 4 (*Ceratophrys clypeata* CUVIER) bei COCTEAU.

Fehlens des nötigen Materials nicht entscheiden kann — wäre daher die ungewöhnliche Form dieser Abbildung leicht mit einer falschen Identifizierung der Umriss des Rückenschildes mit den Umrissen der äußeren Zeichnung zu erklären. Fig. 2 entspricht zwar ungefähr den Umrissen eines Schildes, da jedoch zusammensetzende Teilstücke in keiner Weise angedeutet sind, ähnliche Bilder sich aber bei der Rückenzeichnung vorfinden, so wäre auch bei dieser Skizze ein derartiger Irrtum nicht ausgeschlossen.

Da also auf der Oberfläche weder Kämme noch Streifen noch Felder in ihrer Anordnung von der darunter befindlichen Verknöcherung sich abhängig zeigen, so ist von dem ganzen Schilde äußerlich fast nichts wahrzunehmen. Nur auf dem Mittelstreifen heben sich die vorderen und hinteren Grenzen der Knochen etwas ab, und dazwischen ist in Gestalt flacher Rinnen der Verlauf der Trennungslinien der kleinen Teilstücke erkennbar. Ausdrücklich ist aber hervorzuheben, daß man nur bei äußerlicher Betrachtung zu diesem Resultate gelangt. Die Haut über dem Schilde ist sehr wohl durch die darunter befindliche Knochenbildung in Mitleidenschaft gezogen worden, was äußerlich nicht hervortritt, was jedoch bei einer Untersuchung der feineren Strukturverhältnisse, wie sie im Folgenden gegeben werden soll, nicht übersehen werden kann.

### Struktur der das Schild umgebenden Rückenhaut.

Das Amphibienintegument ist Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen, die von mir nicht erwähnt zu werden brauchen, da GAUPP (1904) und SCHUBERG (1908) einen genauen Überblick über die Forschungen auf diesem Gebiete geben. Zugleich findet man bei diesen beiden Autoren eine umfassende Beschreibung des Integuments, bzw. des Coriums der Amphibien. Für die Strukturverhältnisse speziell der Anuren ergibt sich danach folgendes Bild. Das Integument kann man in drei Hauptschichten einteilen, 1. in das Unterhautbindegewebe (Tela subcutanea), das, wie SCHUBERG nachgewiesen hat, seiner Entwicklungsgeschichte nach nicht mehr zum Integument gerechnet werden kann, das jedoch infolge seiner engen Beziehungen zum Corium stets als unterste Hautschicht betrachtet wird, 2. das Corium, das sich aus der inneren (Stratum compactum), mittleren und äußeren (Stratum spongiosum) Lage zusammensetzt, 3. die Epidermis, die aus Keimschicht (Stratum germinativum), Hornschicht (Stratum corneum) und Cuticula besteht.

Das Unterhautbindegewebe ist an den meisten Körperstellen durch große Lymphräume charakterisiert, durch welche es in eine äußere und innere Lage geteilt wird, die nur durch dünne Septen miteinander in Verbindung stehen. Hinsichtlich ihrer Struktur wird die Schicht aus lockeren, ziemlich feinfasrigen Bindegewebsbündeln gebildet, die wirr durcheinander laufen. Erst weiter nach außen zu in der Nähe des Coriums zeigen sie einen geschichteten Verlauf, weshalb die Grenze gegen die Innenlage der Cutis nicht sehr scharf hervortritt. Eine zahllose Menge elastischer Fasern durchsetzt das Gewebe nach allen Richtungen. Außerdem tritt noch ein weitverzweigtes Blutgefäß- und Nervennetz auf.

Die von SCHUBERG als Innenlage bezeichnete innerste Schicht des Coriums läßt auf Querschnitten einen regelmäßig geschichteten Bau erkennen. Die einzelnen Lagen setzen sich aus Bindegewebsbündeln zusammen, die parallel zueinander hinziehen. Mit den Bündeln der nächsthöheren Lage kreuzen sie sich in einem ungefähr rechten Winkel. Der Zusammenhang der einzelnen Lagen untereinander wird am besten von SCHUBERG charakterisiert, der für den Bau des Coriums beim Axolotl, wie für alle Amphibien, angibt, daß „die einzelnen Schichten nicht größeren, aus gleichgerichteten Bündeln bestehenden Lamellen entsprechen, sondern daß schon nach relativ

kurzem Verlaufe sich die Bündel, wie in der der Hautoberfläche parallelen Richtung, so auch in anderen Richtungen zerteilen, so daß die Bündel aufeinanderfolgender Schichten, also auch von innen nach außen sich miteinander maschenartig verbinden.“ „Das Corium hat einen netzartigen oder schwammartigen Bau, wobei jedoch die Maschenräume zum Teil durch in anderer Richtung verlaufende Netzbalken durchzogen werden, die aber alle untereinander in Verbindung stehen, und wozu auch die das Corium senkrecht zu dessen Oberfläche durchsetzenden Bündel beitragen.“ Bei diesen senkrechten Bündeln unterscheidet SCHUBERG zwei Arten, die aufsteigenden, welche einfache Bindegewebsbündel darstellen, die denen der Innenlage des Coriums gleichen und nur in senkrechter Richtung zu den übrigen Bündeln verlaufen, und die perforierenden Stränge, deren Zusammensetzung später berücksichtigt werden soll. Gegen die Mittellage wölbt sich die Innenlage bogenförmig vor und ist scharf abgegrenzt durch die Siebschicht oder Grenzzone, die eine feinkörnige Struktur zeigt und nicht geschichtet erscheint. Durch die trichterförmigen Öffnungen, die sie besitzt, treten die perforierenden Stränge hindurch, um sich in der Mittellage auszubreiten. Der Verlauf der Bindegewebsbündel in der Mittellage ist ein ziemlich regelloser. Bedingt ist diese Eigenschaft hauptsächlich durch die bei Anuren in dieser Schicht zahlreich auftretenden Drüsen von alveolärer Gestalt und die große Anzahl von Lymph- und Blutgefäßen. Charakteristisch ist ferner für diese Lage die dicke Pigmentschicht, die sich in ihr ausbreitet.

Die Außenlage ist regelmäßig geschichtet und stellt infolge gänzlichen Fehlens von Pigment einen hellen Grenzsaum dar.

Das Stratum germinativum der Epidermis besteht aus 3—5 Zellenlagen, deren tiefere Elemente cylinderförmig sind, während die äußeren abgeplattet erscheinen. Untereinander und mit der Außenlage des Coriums sind sie durch fransenartige Fortsätze verbunden. Die oberste Zellschicht, das Stratum corneum, besteht aus verhornten Zellen und hebt sich durch helle Färbung deutlich ab. Die Cuticula bildet auf Querschnitten einen schmalen Saum, der gleichmäßig die ganze Hautoberfläche überzieht, ohne eine Zusammensetzung aus Zellen erkennen zu lassen.

Über Bestandteile des Integuments, die mehreren Schichten zugleich angehören, wäre noch folgendes hervorzuheben. Die perforierenden Stränge entspringen im Unterhautbindegewebe, durchziehen die Innenlage und breiten sich in der Mittellage aus,

wobei sie sich allmählich verlieren oder die Drüsen allseitig umfassen. Sie bestehen aus Bindegewebsbündeln, Muskelzellen, Nerven, Blut- und Lymphgefäßen und, was besonders kennzeichnend für sie ist, aus elastischen Fasern, die im Gegensatze zu andern Amphibien bei den Anuren nicht einzeln das ganze Corium durchsetzen, sondern nur in diesen Strängen in ziemlich großer Menge wellenförmig verlaufen.

Die bei Anuren nur in der Mittellage vorkommenden Drüsen durchsetzen mit ihren Ausführungsgängen die ganze Epidermis. Man kann sie in Gift- und Schleimdrüsen einteilen. Die ersten heben sich, abgesehen von Unterschieden in der feineren Struktur (GAUPP), die hier nicht interessieren, schon äußerlich durch ihre Größe und die körnige Form ihres Secrets von den andern ab.

Die ebenfalls für die Mittellage typische Pigmentschicht besteht aus den sternförmig verästelten, schwarzen, Melanin enthaltenden Pigmentzellen, den Melanophoren (GAUPP), die zusammen mit den rote und gelbe Farbstoffe einschließenden Xantholeucophoren (GAUPP) die verschiedenen Farbentöne der Haut bedingen. An besonders dunklen Stellen der Oberfläche lassen sich die Melanophoren auch im Stratum germinativum beobachten. Ebenso kann das Stratum corneum an diesen Stellen feinverteiltes Pigment aufweisen. Außerdem kann man schwarze Pigmentzellen nur noch in den perforierenden Strängen wahrnehmen, nie jedoch in der Innen- und Außenlage des Coriums und dem Unterhautbindegewebe.

Wie schon erwähnt, bilden Nerven, Blut- und Lymphgefäße zahlreiche Verästelungen im Unterhautbindegewebe und mittleren Corium, die untereinander durch die zum Teil die perforierenden Stränge bildenden Abzweigungen in Verbindung stehen.

Diese für Anuren geltenden Strukturverhältnisse der Haut lassen sich natürlich im wesentlichen auch auf das Integument des Rückens von *Ceratophrys dorsata* übertragen. Einige Eigentümlichkeiten und Abänderungen sind jedoch vorhanden. Vor allem ist die Ausbildung der inneren Coriumlage bemerkenswert. Während diese Schicht z. B. bei Arten der Gattung *Rana* etwa denselben Durchmesser wie die Mittellage besitzt, ja an Stellen mit großen Drüsen sogar ganz schmal erscheint, bildet sie bei *Ceratophrys dorsata* den größten Teil der Haut und umgibt den ganzen Körper in einer Dicke von etwa 250 bis 350  $\mu$ . Sämtliche andern Schichten treten ihr gegenüber in den Hintergrund und erscheinen relativ dünn. Auch die Mittellage, ob-

wohl sie die Drüsen enthält, macht hiervon keine Ausnahme und mißt gewöhnlich im Durchmesser nur 30—40  $\mu$ . Denn die schon sonst nicht großen Schleimdrüsen sind bei *Cer. dorsata* mit denen von *Rana* oder gar *Bufo* verglichen von auffallender Kleinheit und erscheinen außerdem, da ihr alveolärer Teil stets 60—80  $\mu$  dick ist, in Anpassung an das mittlere Corium an den Stellen, an denen Warzen oder Hautkämme nicht eine stärkere Ausbildung der Mittellage bedingen, stark zusammengepreßt. Dies gilt besonders für das Integument der vorhin als verhältnismäßig glatt bezeichneten Mittel- und Nebenstreifen, die, nebenbei bemerkt, im allgemeinen sich durch einen spärlichen Besatz von Drüsen auszeichnen. Reicht für die Giftdrüsen, die 200  $\mu$  im Durchmesser groß sind, die Mittellage zur Aufnahme nicht aus, so sind sie merkwürdigerweise mit ihrem alveolären Teile in die innere Coriumlage eingesenkt (Fig. 2), ein Umstand, der sonst bei Anuren nicht zu bemerken ist. Nur in den Hautkämmen und Warzen gehören sie ganz der Mittellage an, welche die Erhebungen ausfüllt und infolgedessen hier oft eine enorme Ausdehnung erreichen kann (Fig. 4). An diesen Hautkämmen sind auch noch andere Eigentümlichkeiten zu beobachten. Häufig fällt hier eine scharfe Begrenzung der Innenlage gegen die Mittellage durch die Siebschicht fort. Allmählich gehen die geschichteten Bindegewebsbündel der einen Lage in die regellosen der anderen über. Infolgedessen beschränken sich die Pigmentzellen nicht nur auf die Mittellage, wo sie außer in einer dicken Schicht auch noch verstreut angeordnet sind, sondern es kommt auch vor, daß sie in die Innenlage eindringen, was sonst nie zu beobachten ist (Fig. 3). Ausnahmsweise stark ausgebildet für die bei *Cer. dorsata* herrschenden Verhältnisse zeigt sich an den Hautkämmen stellenweise auch das Stratum germinativum, das hier oft 4—5 Schichten erkennen läßt, während es an der übrigen Hautoberfläche meist nur von 2 Zellenlagen gebildet wird. Die ganze Epidermis hat daher hier einen Durchmesser von ca. 30  $\mu$ , während sie sonst höchstens 20  $\mu$  mißt. Das Stratum corneum besitzt noch insofern eine Eigentümlichkeit, als es an der Oberfläche des ganzen Rückens stellenweise kleine, nicht sehr spitze, kegelförmige Gebilde von etwa 20  $\mu$  Höhe aufweist, die von der Cuticula ebenfalls überzogen werden. Sie sind ziemlich weit voneinander entfernt und augenscheinlich regellos angeordnet. Die perforierenden Stränge durchsetzen stellenweise sehr zahlreich das Corium und sind reich an wellenförmig verlaufenden elastischen Fasern.

### Struktur des Schildes.

Über das Verhältnis der Knochenplatten zu den Integumentschichten des Rückens geben Querschnitte, die nach vorangegangener Entkalkung durch Knochen und umgebende Haut zugleich angefertigt sind, am besten Auskunft. Aus derartigen Präparaten ist ersichtlich, daß das Schild zum größten Teil aus einer Verknöcherung der Innenlage des Coriums und des größten Teiles des Unterhautbindegewebes seinen Ursprung genommen hat. Der entkalkte Knochen gibt nämlich im wesentlichen das Bild dieser beiden Schichten wieder, die nur durch die später zu besprechenden Resorptionsräume verändert erscheinen (Fig. 6). Außerdem ist die innere und äußere Oberfläche des Schildes augenscheinlich sekundär hinzugetreten, denn ihre feinfasrige Beschaffenheit entspricht nicht den Bindegewebsbündeln des Coriums und Unterhautbindegewebes.

Die Struktur des nicht entkalkten Knochens verhält sich folgendermaßen: die Ränder und mittleren Lagen des Schildes, soweit sie nicht resorbiert sind, weisen keine oder nur schwache Lamellenbildungen auf und besitzen Knochenkörperchen, die unregelmäßig in Form und Anordnung sind. Anders gebaut zeigen sich die beiderseitigen Oberflächen. Hier sind nämlich deutliche Lamellen zu erkennen, in denen sich regelmäßig angeordnete schmale Knochenkörperchen befinden (Fig 5). Eine eigentümliche Ausbildung zeigt die äußere Oberfläche. Es ist hier zur Anlage von zahlreichen Buckeln oder Höckern gekommen, die später noch interessieren werden (Fig. K u. Fig. 6). Auf Querschnitten verleihen sie dem äußern Rande des Präparats oft ein fast regelmäßig gewelltes Aussehen. Die Knochenlamellen, die stets parallel den Oberflächen sind, verlaufen an diesen Stellen dementsprechend wellenförmig und füllen diese Erhebungen aus. Zu erwähnen ist an dieser Stelle noch die einzige histologische Beobachtung, die über dieses Rückenschild existiert und von mir in der Einleitung zitiert worden ist. LEYDIG (1857) sagt, daß „die Knochenkörperchen, da sie lang und schmal sind, an Zahnkanälchen erinnern“. Etwas derartiges ist nicht wahrzunehmen. Wahrscheinlich sind nicht die Knochenkörperchen selbst, sondern ihre zahlreichen Ausläufer damit gemeint, die vornehmlich an den Oberflächen des Schildes die regelmäßig verlaufenden Lamellen senkrecht und untereinander parallel durchsetzen und dadurch vielleicht zu dem Vergleiche mit Zahnkanälchen herausfordern. Eine

charakteristische Eigenschaft stellt diese Art der Anordnung jedoch nicht dar, sondern ist bei den meisten Knochen zu beobachten.

Vergleicht man die Struktur des entkalkten und unentkalkten Knochens miteinander, so lassen sich folgende Schlüsse auf die Ausbildung des Schildes ziehen: Die Entstehung und das Flächenwachstum vollzieht sich augenscheinlich durch direkte Umwandlung des Bindegewebes in Knochengewebe, d. h. durch Einlagerung von anorganischen Bestandteilen in die Intercellularsubstanzen. Dafür spricht der Umstand, daß sowohl die regelmäßig geschichteten Bindegewebslamellen des Coriums als auch die unregelmäßig durcheinanderlaufenden Bündel des Unterhautbindegewebes der Umgebung ununterbrochen in den entkalkten Knochen übergehen. In welcher Weise derartige Verknöcherungen vor sich gehen, ist z. B. von GEGENBAUR (1867) und anderen Autoren bei den ebenfalls bindegeweblich präformierten Deckknochen des Schädels von Wirbeltieren, mit denen das Rückenschild überhaupt eine gewisse Ähnlichkeit hat, geschildert worden. Da mir das nötige Material, nämlich junge Tiere, bei denen die Knochenbildung vor sich geht, fehlt, so kann ich hierüber nicht bestimmte Aussagen machen. Derselbe Grund verhindert auch eine genaue Beobachtung des Verhaltens der Siebschicht, die ja zu der Innenlage gehört. Es bleibt mir daher nur übrig zu erwähnen, daß beim ausgebildeten Schilde keine Spur existiert, die über ihren Verbleib Auskunft geben könnte.

Diese bindegewebliche Abkunft hat die Struktur des Knochens beeinflußt. Darauf deuten die an nicht entkalkten Knochen zu beobachtenden Eigenschaften hin: die schwache oder ganz fehlende Lamellenbildung und die unregelmäßige Form und Anordnung der direkt aus den Bindegewebszellen hervorgegangenen Knochenkörperchen. Es handelt sich hierbei um eine grobfasrige Knochen substanz im Sinne KÖLLIKER'S (1886). Die besondere Beschaffenheit der beiden Oberflächen spricht dafür, daß sich das Dickenwachstum des Schildes mit Hilfe von Osteoblasten vollzieht, die hier einen lamellosen Faserknochen (KÖLLIKER, 1886) erzeugt haben (Fig. 5).

Gleichzeitig mit dem Dickenwachstum dürfte auch die Resorption im Innern beginnen. Es sind hier recht große Markräume vorhanden, die mit rotem Marke angefüllt sind und eigne Lamellen besitzen. In diesen in der Mitte gelegenen Knochenschichten befinden sich auch in verhältnismäßig zahlreicher Menge HAVERS'SCHE Kanäle mit vollständig ausgebildeten Lamellen, die bei dem

primitiven Knochenbau der Amphibien nur in größeren Knochen (BERGENDAL, 1886) auftreten. Sie verlaufen im Schilde ohne Bevorzugung einer Richtung netzartig durcheinander. Auch VOLKMANN'sche Kanäle lassen sich hier und da wahrnehmen.

Außer diesen Kanälen, Markräumen und Knochenkörperchen sind auf Schliften noch andere lufthaltige Höhlungen von unregelmäßiger, meist langgestreckter Gestalt in der Knochensubstanz zu erkennen. Besonders in dem Teile, der aus der Innenlage hervorgegangen ist, fallen derartige Hohlräume auf, die in drei Richtungen des Raumes senkrecht zueinander gestreckt sind (Fig. 5). Zweifellos handelt es sich hierbei um unverkalkt gebliebene oder nur teilweise verkalkte Bindegewebsfasern der ja auch in drei Richtungen des Raumes angeordneten Lamellen der Innenlage. Man kann diese Gebilde daher mit den bei den meisten Knochen auftretenden SHARPEY'schen Fasern identifizieren. In dem vom Unterhautbindegewebe abstammenden Teile sind diese Höhlungen von unregelmäßiger Gestalt. Im übrigen kann man noch, besonders bei entkalkten Präparaten, zahlreiche dünne und dicke, kurze und langgestreckte SHARPEY'sche Fasern die lamellierten Oberflächen senkrecht durchsetzen sehen (besonders die äußere Oberfläche), wodurch eine feste Verbindung des Knochens mit dem umgebenden Bindegewebe hergestellt wird.

Die innere Resorption verbunden mit der von außen erfolgenden Anlagerung, die an den Seitenrändern noch nicht zu beobachten ist, sondern erst weiter nach der Mitte zu einsetzt, hat zur Folge, daß der Knochen nur am Rande etwa so dick ist wie Innenlage des Coriums und Unterhautbindegewebe zusammen, d. h. etwa 0,7—0,8 mm. Nach der Mitte zu wird sein Durchmesser (von der innern Oberfläche bis zur Basis der Höcker) meistens größer, bis zu 1,3 mm. Nur wenn die unter den Platten befindliche Muskulatur eine Aushöhlung verlangt, kann der Rand dicker sein.

### Struktur der Verbindungsstellen.

Über die Struktur der Verbindungsstellen ist ungefähr dasselbe zu sagen, was sich schon bei oberflächlicher Betrachtung ergab. Die Vereinigung wird durch einen Teil der Innenlage, bzw. des Unterhautbindegewebes bewirkt, der unverknöchert geblieben ist und dadurch eine Beweglichkeit der einzelnen Platten gegeneinander zuläßt. Häufig ist jedoch schon mehr oder weniger eine partielle Verkalkung eingetreten, was sich leicht an den Übergangsstellen zum

Knochen erkennen läßt. Diese weisen nämlich keine scharfe Abgrenzung auf, wie sie an den Rändern des Schildes existiert, sondern einen ganz allmählichen Übergang von Bindegewebe in Knochen-substanz.

### **Einfluß der Verknöcherung auf die Umgebung.**

Die über dem Schilde befindliche Haut erscheint durch den darunter sich vollziehenden Verknöcherungsprozeß bei oberflächlicher Betrachtung nicht in Mitleidenschaft gezogen, so daß sie sich in keiner Weise, wie vorher gezeigt worden ist, vor der Umgebung auszeichnet. Daß die Bildung des Schildes jedoch nicht ganz ohne Einfluß geblieben ist, wird offenbar, sobald man die ganze Rücken-haut mit dem darin eingebetteten Knochensystem abtrennt und gegen das Licht hält. Die ganze Oberhaut des Schildes erscheint alsdann mit hellen Punkten übersät, ein Bild, das an den Besatz mit Öldrüsen bei den Blättern einiger Phanerogamen (*Hypericum perforatum* u. a.) erinnert. Veranlaßt wird die Erscheinung durch die auf der Oberseite des Schildes befindlichen Höcker. Diese Gebilde ragen in die über ihnen befindlichen Hautschichten hinein und durchsetzen, da sie bis zu 0,2 mm hoch werden, nicht nur Mittel- und Außenlage des Coriums, sondern auch teilweise die Epidermis. In jedem Falle stören sie jedoch die Kontinuität der Pigmentschicht (Fig. K). Das Licht kann daher an derartigen Stellen durch die

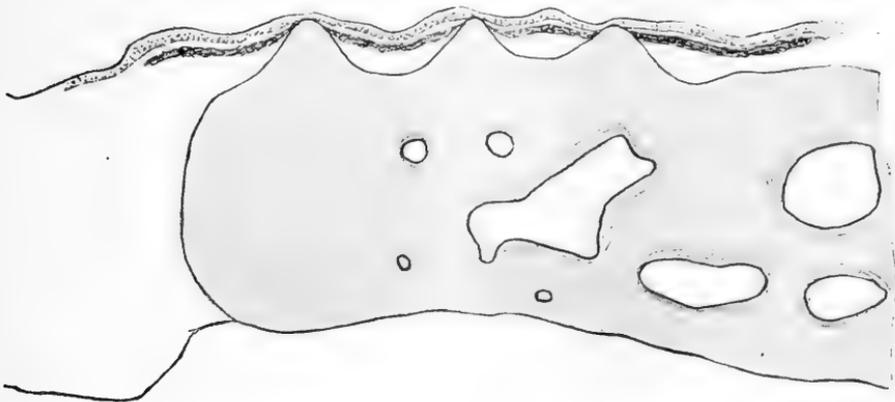


Fig. K.

Querschnitt durch drei Höcker auf der Oberfläche des Schildes, welche die Pigment-schicht durchsetzen. 50:1.

helle Knochensubstanz leichter hindurchtreten, während es im übrigen durch die Pigmentzellen zurückgehalten wird. Nur an den mit Hautkämmen besetzten Stellen sind die Höcker meist nicht hoch genug, um die hier stark ausgebildete Mittellage soweit zu durchdringen, daß die Pigmentschicht unterbrochen wird. An geeigneten Stellen fehlen jedoch auch hier die hellen Punkte nicht, so daß bei durchfallendem Lichte die ganze Ausdehnung des Schildes sich deutlich von der Umgebung abhebt.

Im übrigen weisen die Mittel- und Außenlage des Coriums und die Epidermis über dem Knochen keine großen Unterschiede im Verhältnis zu den entsprechenden Schichten der übrigen Rückenhaut auf. Hervorzuheben wäre höchstens, daß der Mittelstreifen, soweit er über dem Schilde verläuft, einen auffälligen Reichtum an Schleimdrüsen aufweist, der umso unerklärlicher ist, als Mittel- und Nebenstreifen der Rückenzeichnung im übrigen drüsenarm sind. Ferner wäre noch die Umwandlung der Bindegewebszellen der Mittellage in Osteoblasten an dieser Stelle zu nennen. Bei meinen Präparaten ist ein derartiger Besatz der Oberfläche mit knochenbildenden Zellen nur stellenweise zu bemerken, da es sich um ausgebildeten Knochen handelt. Heranwachsende Tiere würden wahrscheinlich bessere Bilder ergeben.

### Einfluß des Schildes auf das Endoskelet.

Einen weiteren, allerdings auch nur als gering zu bezeichnenden Einfluß hat das Rückenschild auf den Bau der darunter befindlichen

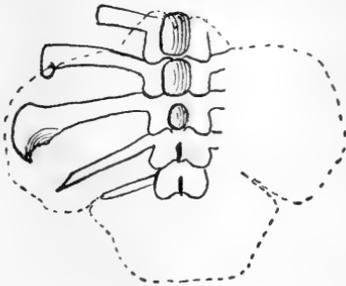


Fig. L.

Abplattung der Spinalfortsätze des 1.—3. Wirbels und besondere Form des 2. und 3. Rippenstummels von Exemplar No. I. 1:1.

Wirbelsäule ausgeübt, obwohl ein Zusammenhang infolge einer verhältnismäßig dicken, dazwischen befindlichen Muskelschicht in keiner Weise besteht. Die Spinalfortsätze des 1.—3. Wirbels, die sich unter der Verknöcherung befinden, zeigen eine deutliche Abplattung. Ob die besondere Form der Enden des 2. und 3. Rippenstummels ebenfalls durch das Auftreten des Schildes bedingt sind, vermag ich nicht zu entscheiden (Fig. L).

### Entwicklung des Schildes.

Um eine genaue Darstellung der Bildungs- und Wachstumsvorgänge des Schildes geben zu können, müßte man sämtliche Entwicklungsstadien von *Cer. dorsata* zur Hand haben. Wie ich schon im vorigen hervorgehoben habe, stehen mir jedoch außer den 10 erwachsenen Exemplaren und mehreren jungen Larvenstadien keine heranwachsenden Tiere zur Verfügung, so daß ich auf eine Darstellung des Entwicklungsganges verzichten muß. Aus diesem Grunde habe ich bereits bei der Beschreibung auf Eigenschaften des Schildes aufmerksam gemacht, die Folgerungen auf seine Bildung ziehen lassen.

Von den Larven besitzt die am weitesten entwickelte eine Länge von 6 cm. Eine Untersuchung der Rückenhaut auf besondere Eigenschaften, die mit der Anlage eines Rückenschildes in Zusammenhang gebracht werden könnten, war von negativem Resultate. Dieser Erfolg war zu erwarten, da aus dem entkalkten Knochen ja hervorgeht, daß das Corium vor seiner Verknöcherung bereits voll ausgebildet gewesen ist, d. h. daß die Bildung des Schildes erst bei Tieren einsetzen kann, die bedeutend älter sind als die mir zur Verfügung stehenden Larvenstadien, welche die Cutis erst in der Entwicklung zeigen.

---

Als Ergänzung zu dieser Arbeit behalte ich mir vor, das am Schädel der *Ceratophrys*-Arten auftretende Hautskelet, welches bei mehreren Autoren erwähnt wird, zum Gegenstand eingehenderer Untersuchungen zu machen.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geheimrat Prof. Dr. BRAUN, der mich stets in gütigster Weise unterstützt hat und der mir auch die Anregung zu dieser Arbeit gab, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ebenso schulde ich großen Dank Herrn Prof. Dr. LÜHE für das liebenswürdige Interesse, das er meinen Untersuchungen entgegengebracht hat.

Die Abbildungen sind größtenteils von Fräulein G. BURDACH mit Hilfe des WINKEL'schen Zeichenapparates angefertigt worden.

---

### Literaturverzeichnis.

1734. SEBA, ALBERT, *Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio etc.*, Amsterdami 1734—1765.
1754. LINNAEUS, CAROL., *Museum S. R. M. Adolphi Friederici Regis Svecorum, Holmiae 1754*, p. 48.
1758. —, *Systema Naturae*, Ed. 10, 1758, Vol. 1, p. 212, Spec. 10 und Ed. 12, Vol. 1, p. 356, Spec. 11.
1788. —, *Editio 13, Systema naturae, aucta, reformata; Cura JOA. FRID. GMELIN, Vol. 1, p. 1050, Spec. 11, Lipsiae 1788.*
1809. v. TIELESIUS, WILH. GOTTL., in: *Mag. Ges. naturf. Freunde Berlin*, 1809, p. 92, tab. 3.
1813. —, *Naturhistorische Früchte der ersten kais. russ., unter dem Kommando des Herrn v. KRUSENSTERN glücklich vollbrachten Erdumseglung, St. Petersburg 1813, Atlas.*
1825. WIED, MAXIMILIAN Prinz zu, *Beiträge zur Naturgesch. von Brasilien, Vol. 1, p. 569 und Abbildungen.*
1829. GRAVENHORST, JOH. LUDW. CARL, *Deliciae Musei zool. Vratislaviensis, Fasc. 1, Lipsiae 1829, p. 49.*
1829. CUVIER, GEO. LEOP. CHR. FRÉD. DAJOB., *Le règne animal, 2. édit., Vol. 2, Paris 1829—1830, p. 106.*
1830. WAGLER, JOA., *Natürl. System der Amphibien, mit vorang. Classific. der Säugetiere und Vögel, Stuttgart 1830, p. 204.*
1830. —, *Descriptiones et icones Amphibiorum, Fasc. 2, tab. 22, fig. 1—2, Stuttgart 1830.*
1834. DUGÈS, ANT., *Recherches sur l'ostéologie des Batraciens. (Ouvrage couronné par l'Institut de France.) Paris 1834, p. 114.*
1835. COCTEAU, TH., *Sur un genre peu connu et imparfaitement décrit de Batraciens, in: GUÉRIN, Mag. Zool., Vol. 5, 1835, Cl. III.*
1839. TSCHUDI, J. J., *Classification der Batrachier mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Gattung, in: Mém. Soc. Sc. nat. Neuchâtel, 1839, Vol. 2, p. 82.*
1840. BELL, THOM., *Reptiles, in: The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under the command of Capt. FITZROY, 1832—1836.*

Edited and superintended by CHARLES DARWIN, London 1840, p. 50, tab. 20, fig. 2.

1841. DUMÉRIL, A. M. C. et G. BIBRON, *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles*, Vol. 8, p. 428, Paris 1841.
1852. BRUCH, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems, in: *Denkschr. Schweiz. naturf. Ges.*, 1852.
1854. STANNIUS, H., *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere* (2. Teil des *Handb. der Zoot. von v. SIEBOLD u. STANNIUS*), 2. Aufl., Berlin 1854, Buch 2, *Zootomie der Amph.*, p. 17.
1857. LEYDIG, FR., *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*, p. 90.
1858. GÜNTHER, ALBERT, *Catalogue of the Batrachia Salientia in the British Museum*, London 1858.
1858. MÜLLER, HEINRICH, Über die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rhachitischer Knochen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 9, 1858.
1867. GEGENBAUR, CARL, Über die Bildung des Knochengewebes, in: *Jena. Ztschr. Med. Naturw.*, Vol. 3, 1867, p. 206.
1870. —, *Grundz. der vergl. Anatomie*, 2. Aufl., Leipzig 1870, p. 594.
1872. LEVSCHIN, L., Über die Entwicklung des Knochengewebes an den Röhrenknochen der Batrachier, in: *Med. Ctrbl.*, Jg. 10, 1872, p. 289.
1872. PETERS, W., Über die von SPIX in Brasilien gesammelten Batrachier des kgl. Naturalienkabinetts zu München, in: *Monatsber. Akad. Wiss. Berlin*, 1872, p. 204.
1873. HOFFMANN, C. K., Amphibien, in: *BRONN, Klass. Ordn. Thierreich.*, Leipzig 1873—1878, Vol. 6, 2. Abt., p. 363 u. 636.
1874. GEGENBAUR, C., *Grundriß der vergl. Anat.*, Leipzig 1874, p. 429.
1876. LEYDIG, FR., Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 12, 1876, p. 193.
1876. v. EBNER, V., Über den feineren Bau der Knochensubstanz, in: *SB. Akad. Wiss. Wien*, Jg. 1875, Vol. 72, 1876.
1881. KASTSCHENKO, N., Über die Genese und Architectur der Batrachierknochen, mit 2 Taf., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 19, 1881, p. 1—52.
1882. BOULENGER, G. A., *Catalogue of the Batrachia salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum*, 2 ed., London 1882, p. 156, 221, 222, 225.
1886. KÖLLIKER, A., Der feinere Bau des Knochengewebes, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 24, 1886, p. 644.
1886. BERGENDAL, DAV., *Gemförande studier och undersökningar ofver benväfnadens structur, utveckling och tillväxt med särskild hänsyn till förekomsten af Haverska kanaler*, in: *Lunds Univers. Årsskrift*, Vol. 22, Lund 1886.
1898. GEGENBAUR, C., *Vergl. Anatomie der Wirbelthiere*, Vol. 1, Leipzig 1898, p. 172.

1901. HAACKE, W. und W. KUHNERT, Das Thierleben der Erde, Berlin, Vol. 2, p. 550.
1903. SCHUBERG, AUGUST, Untersuchungen über Zellverbindungen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74, 1903, p. 155. Forts., *ibid.*, Vol. 87, 1907, p. 551.
1904. GAUPP, ERNST, A. ECKER'S und R. WIEDERSHEIM'S Anatomie des Frosches, neu bearbeitet. Das Integument, Abt. 3, 2. Hälfte, Braunschweig 1904.
1906. BURCKHARDT, R., Die Verknöcherungen des Integumentes und der Mundhöhle, in: O. HERTWIG, Handbuch der vergl. u. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Vol. 2, 1. Tl., 1906, p. 373.
1907. WIEDERSHEIM, ROBERT, Einführung in die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1907.
1908. SCHUBERG, AUGUST, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 90, 1908, p. 1.
1910. BÜTSCHLI, O., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Leipzig 1910, Lief. 1, p. 172.

---

### Erklärung der Abbildungen.

---

#### Tafel 8.

Fig. 1. Exemplar No. VIII. Rückenzeichnung. 1 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch das Integument des Rückens. Giftdrüse in die Innenlage eingesenkt (Hämalaun). 80 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch das Integument des Rückens. Hautkamm-bildung mit fehlender Siebschicht und Pigmentzellen in der Innenlage (Hämalaun). 80 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch das Integument des Rückens. Hautkamm mit stark entwickelter Mittellage und fehlender Siebschicht (Boraxkarmin). 70 : 1.

Fig. 5. Querschliß durch das Schild. 50 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch Integument und entkalkten Knochen. Der entkalkte Knochen gibt das Bild der Innenlage und des größten Teiles des Unterhautbindegewebes wieder (Resorcin-Fuchsin). 50 : 1.

Fig. 7. Schild No. I. Länge 3,3 cm, Breite 4,5 cm. 1 : 1.

Fig. 8. Schild No. IV. Länge 3,8 cm, Breite 6,0 cm. 1 : 1.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

## Zur Kenntnis der Elasmobranchier-Thymus.

Von

Prof. J. Aug. Hammar, Upsala.

Mit Tafel 9—11 und 6 Abbildungen im Text.

---

Das Hauptsächlichste dieser Untersuchung wurde schon im Jahre 1908 ausgeführt, die Veröffentlichung ist bisher infolge anderer Arbeiten verschoben worden. Die Ergebnisse haben indessen in der von mir (1910) gelieferten Übersicht der normalmorphologischen Thymusliteratur schon Berücksichtigung erfahren. Inzwischen sind einige das fragliche Thema betreffende Arbeiten erschienen. Da sie aber auf das, was das Hauptziel meiner Untersuchung war, die Altersinvolution, ihren Verlauf und ihre Relation zur Geschlechtsreife, keinen Bezug nehmen, scheinen sie mir die vorliegende Veröffentlichung nicht überflüssig zu machen.

Mein Material stammt zum größten Teil aus der zoologischen Station Kristineberg. Die Rochen (*Raja radiata* und *clavata*) und Haie (*Acanthias vulgaris*) wurden von mir auf der Station konserviert, die Seekatzen (*Chimaera monstrosa*) wurden mir vom Vorstand der Station, Herrn Dr. HJ. ÖSTERGREN, konserviert zugeschickt. Die *Spinax*-Embryonen verdanke ich der Gefälligkeit meines Kollegen Herrn Prof. Dr. E. MÜLLER in Stockholm<sup>1)</sup>. Beiden Herren sage ich meinen herzlichen Dank.

Die Konservierung geschah meistens in TELLYESNICZSKY'scher

---

1) Detaillierte Angaben über das Material finden sich auf S. 154—156, 161—164 und 167—168.

und FLEMMING'scher Flüssigkeit, die Färbung unter anderem mit Hämatoxylin-Eosin, BENDA'schem Krystallviolett, FLEMMING'schem Dreifarbverfahren, MALLORY'scher Bindegewebsfärbung (mit Anilinblau).

### I. Geschichtliches.

Der erste Entdecker der Thymus der Elasmobranchier scheint FOHMANN (1827) gewesen zu sein. Er spricht von kleinen Drüsenkörperchen, die nur ausführende Saugadern besitzen und die er bei den Rochen in den Gegenden gefunden hatte, wo sich die Kiemenbogen an die Wirbelsäule anlegen. „Diese Körperchen“, sagt er, „halte ich für Gebilde, die rücksichtlich ihrer Lage den Drüsen entsprechen, die bei den Amphibien und den Vögeln in der Nähe der grossen Gefässtämme des Herzens und der Halsgegend vorkommen und welche man der Brustdrüse (Thymus) und der Schilddrüse der Saugthiere analog hält.“

Diese Darstellung FOHMANN's scheint in den nächsten Dezennien ganz unbeachtet geblieben zu sein. Sowohl HAUGSTED (1832) wie SIMON (1845) sprechen noch den Fischen überhaupt eine Thymus ab. Auch in der Folge hat man sie meistens übersehen und die wissenschaftliche Geschichte der Fischthymus mit ROBIN bzw. ECKER beginnen lassen. Nur STANNIUS (1854, p. 256) macht hiervon eine Ausnahme.

Etwas vor der Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde das Organ von ROBIN (1845 und 1847) wiederum entdeckt. Die letztgenannte Veröffentlichung ist die vollständigere der beiden. Diese genaue Darstellung scheint mir eine wörtliche Wiedergabe zu verdienen. Er sagt (p. 201): „Il existe chez les Raies et tous les Plagiostomes, un peu en arrière de l'évent, entre la cavité branchiale en dehors, et les muscles qui séparent cet organe de la colonne vertébrale une petite glande prismatique, triangulaire. Cette glande est élargie du côté de la face supérieure du corps, et séparée de la peau, en ce point, par un faisceau musculaire aplati et par une groupe de tubes sensitifs. Du côté opposé à la face supérieure, elle s'amincit en forme de coin pour s'engager entre la cavité branchiale et les muscles déjà indiqués, jusqu'à la veine jugulaire postérieure, qu'elle touche en ce point.“

Cette glande n'a pas de conduit excréteur, elle reçoit ses artères des branches artérielles nourricières de la poche branchiale; ses veines, bien plus nombreuses et plus volumineuses que les artères se rendent à la jugulaire postérieure.

Elle est composée d'un amas de petits lobules d'un millimètre de long; ovoïdes, un peu aplatis, d'une couleur grise tirant sur le rose. Ces lobules sont creux; leur cavité est remplie de vaisseaux entrecroisés qui la traversent, et leurs intervalles sont comblés par un liquide grisâtre assez visqueux, dans lequel nagent une grande quantité des corpuscules particuliers que nous ne décrirons pas. Leurs parois sont faciles à déchirer et formées de faisceaux de tissus cellulaires peu serrées; aussi sont ils faciles à rompre.

Il ne part de ces petits lobules aucun conduit excréteur; chacun d'eux au contraire, est clos de toute part, et appendu à des ramifications vasculaires. Je n'ai pu suivre aucun nerf dans cette glande.“

In der ersten Veröffentlichung betrachtete ROBIN das Organ als ein Rudiment des bei *Torpedo* existierenden elektrischen Organs. Seitdem er sein Vorkommen bei mehreren Species von Plagiostomen — auch bei *Torpedo* — festgestellt hatte und da die Struktur und die Lage eine Ähnlichkeit mit der STENSON'schen Drüse zeigten, meinte er, das Organ als eine Gefäßdrüse ohne Ausführungsgang, analog der Schilddrüse, deuten zu können.

ECKER (1853), der das Organ 1847 selbständig entdeckt und sein Vorhandensein bei verschiedenen Plagiostomen (*Mustelus*, *Galeus*, *Squatina*, *Raja*, *Myliobatis* und *Torpedo* werden genannt) festgestellt hatte, gab eine Beschreibung seiner Lage und Struktur, welche recht wenig von der ROBIN'schen abweicht. Er deutete es mit größerer Bestimmtheit als Thymus. In seinen „Icones physiologicae“ (1851—1859) lieferte er eine Abbildung von der Lage der Thymus bei einem Fötus von *Squatina vulgaris*.

Auf die Möglichkeit noch einer Deutung des fraglichen Organs weist LEYDIG (1852) hin; er findet es nämlich „thunlicher“, es mit der weißen Masse zwischen den Wänden des Schlundes bei Rochen und Haien, ferner mit der Drüsenmasse in der Augenhöhle und unter der Gaumenhaut von *Chimaera* zu einer Gruppe zu vereinigen. Zu derselben gehöre auch das von JOHANNES MÜLLER entdeckte „epigonale Organ“.

Nachdem ihm inzwischen bekannt geworden war, daß die Amphibien außer der Gland. thyreoidea auch noch eine Thymus an analoger Stelle besitzen, tritt er (1853) der von ECKER gegebenen Deutung unbedingt bei. Dieselbe hat sich seit dieser Zeit mit der wachsenden Kenntnis von dem Organ immer mehr bestätigt.

Eine Bestätigung der Beobachtung und Deutung ECKER's bringt

schon im folgenden Jahre auch STANNIUS (1854). Er gibt an, das Organ auch bei *Trygon*, *Actobatis*, *Pristis* und *Narcine* gefunden zu haben.

AFANASSIEW (1877) beschäftigt sich unter anderem auch mit der Selachierthymus, ohne hier wesentlich Neues zu bringen. Er meint, daß die Thymus der niedrigen Vertebraten hauptsächlich aus isolierten Follikeln bestehen. Bei den Fischen sieht man selten ein Zusammenfließen der Follikel. Eine auf den Bau der Selachierthymus mehr direkt hinzielende Schilderung der Struktureinzelheiten wird nicht gegeben.

Ebenso zog WATNEY (1882) Rochen und Haie in den Bereich seiner histologischen Thymusuntersuchungen. Bei großen Rochen ist das Organ sehr umfangreich, obwohl in größerer Ausdehnung in Bindegewebe umgewandelt. Es wird hier als ein einziger Follikel angelegt, welcher sich später in zahlreiche teilt. In späteren Involutionsstadien sind diese voneinander weit getrennt; unter solchen Umständen sind auch die Gefäße stark verändert und von einer perivascularären Scheide oder deren mehreren umgeben. Die Rinde weicht nicht von derjenigen der Säuger ab. Von den lymphoiden Zellen zeichnen sich die zahlreichen innerhalb und in der Umgebung der Follikel befindlichen farblosen Blutkörperchen durch ihr granuläres Aussehen und ihre beträchtliche Größe aus; nach der Ansicht des Autors beruht ihr Vorkommen möglicherweise nur auf einer postmortalen Auswanderung aus den Gefäßen.

Das Gewebe, welches bei den Haien nach dem Durchschneiden des oberen hinteren Teils der Kiemenhöhle angetroffen wird, ist viel fester als die Thymus der Rochen. Das ganze Gewebe wird von einer Bindegewebskapsel umgeben, von welcher endothelbekleidete Bindegewebsstrabekeln ausgehen, die die lymphoiden Massen in Follikel abteilen; unter diesen sind die äußeren größer als die inneren. Das lymphoide Gewebe zeigt keine Differenzierung in Mark und Rinde und keinen zentralen Gefäßring. Der Autor fügt dieser Beschreibung die Bemerkung hinzu: "This tissue is probably a lymphoid gland."

DOERN (1884) war der Erste, welcher über die Entwicklung der Elasmobranchierthymus und zwar sowohl bei Haien (*Mustelus*, *Scyllium* und *Pristiurus*) wie bei Rochen (*Torpedo* und *Raja*) berichtete. Bei den erstgenannten werden solide knospenförmige Wucherungen am dorsalen Ende der 1.—5. Kiemenspalte mit Beginn von der 1. angelegt. Die Größe dieser Wucherungen nimmt

von vorn nach hinten ab; nur die der ersten drei Spalten erreichen bedeutendere Entwicklung, die der 4. bleibt ganz klein, die 5. verfällt gleich beim Beginn einer Rückbildung und verschwindet. Es nimmt nur die innere Schicht des Epithels an ihnen Anteil; die äußere zieht in dünner Lage darüber hin.

Bei den Rochen kommen ähnliche Wucherungen vor, die sämtlich bestehen bleiben; es wird hier auch die der 4. Spalte bedeutend, die der 5. bleibt klein. Die Wucherungen erstrecken sich hier auf beiden Seiten der Kiemenspalte etwas tiefer herab, so daß die Wucherung anfangs hohl ist.

Die Wucherungen nehmen stark zu und schnüren sich dann von den Kiemenspalten ab; bei den fraglichen Haien bleibt allerdings ein schmaler Stiel längere Zeit bestehen, besonders an der 1. Spalte, wo er sich noch erhält, wenn die Masse selbst in verschiedene Läppchen sich zu gliedern beginnt. Am Ende der Embryonalperiode ist ihre Größe so beträchtlich, daß die Zellenmassen der einen Kiemenspalte an die der folgenden anstoßen, während sie zugleich in den Raum des zugehörigen vorderen Kiemenbogens hineinwachsen. Auch am Spritzloch macht sich ein Ansatz zur Thymusbildung bemerkbar, bildet sich aber früh zurück.

„Gleich vom Anbeginn an scheinen in die Masse der wuchernden Epithelzellen Zellen des Mesoderms einzuwandern, wenigstens sieht man an Embryonen, welche mit Chromsäure oder Pikrinsäure behandelt sind, einen deutlichen Unterschied zweier Zellarten in den Wucherungen, und in den umgebenden Mesodermmassen trifft man eine Menge Zellen, welche denen der Wucherungen gleichen. Solche Zellen trifft man aber nicht zwischen den Epithelzellen der Kiemenwandungen. Blutkörperchen dagegen dringen anfänglich nicht in die Wucherungen ein; wohl aber liegen neben ihnen kleine wandungslose Bluträume mit Blutkörperchen gefüllt; sie sind aber durch Bindegewebe von den Wucherungen geschieden.“

DOHRN betont, daß im Laufe der Entwicklung der Visceralbogen ein Zeitpunkt eintritt, in dem die oberen dorsalen Partien sich nach außen, hinten und unten umbiegen. Diese Umbeugung bewirkt, daß Kiemenblättchen aus diesem dorsalen Abschnitt nicht gebildet werden, sondern daß das hier vorliegende Material statt dessen als Thymuswucherungen abgeschnürt wird. In diesen sind Mesodermelemente enthalten, „die ursprünglich dazu bestimmt, das Gerüst der Kiemenblättchen zu bilden, jetzt von dieser Aufgabe frei, zu allerhand anderer Verwendung gelangen“.

DE MEURON (1886) kommt bei seinen an *Acanthias*-Embryonen angestellten Untersuchungen in betreff der Organogenese der Thymus zu denselben Ergebnissen wie DOHRN. Die Histogenese anbelangend glaubt er aber, daß Bindegewebszellen erst sehr spät in das Organ eindringen. Die schon früher vorhandenen zwei Zellentypen sind die primitiven Epithelzellen der Anlage und die Produkte ihrer Wucherung. In der Umgebung der Thymus fand er keine ähnlichen Zellen.

Im selben Jahre veröffentlichte VAN BEMMELEN Untersuchungen über das Spritzloch, die er an Haien und Rochen angestellt hatte in der Hoffnung, dort Bildungen anzutreffen, die den Thymuswucherungen der übrigen Kiemenspalten vergleichbar wären. Dabei fand er u. a. bei sämtlichen untersuchten Formen an der inneren Wand einen „follikulären Anhang“, den von ihm sogenannten ventralen Spritzlochfollikel, in der Form eines ovalen Bläschens, dessen Wand von hohen Epithelzellen ausgekleidet, und das durch einen kurzen Stiel mit engem Lumen oder ohne solches mit der Spritzlochwand verbunden war.

Der ventrale Spritzlochfollikel wird von VAN BEMMELEN als eine rudimentäre Kiemenspalte aufgefaßt. Daß es sich um eine rudimentäre Thymuswucherung handeln sollte, erachtet er für unwahrscheinlich, weil die starke Zellenvermehrung, „welche gerade das Charakteristicum der Thymusbildung ist“, ausbleibt und weil sein Stiel nicht schwindet. Da aber die fragliche Bildung nichtsdestoweniger als Thymusanlage in der Folge eine gewisse Rolle in der Literatur spielt, verdient die Beobachtung hier aufgeführt zu werden.

Anläßlich seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Kopfnerven bei *Torpedo* glaubte FRORIEP (1891) feststellen zu können, daß die Thymus aus dem Kiemenspaltenorgan ihren Ursprung nähme und also, wenigstens teilweise, ectoblastischer Herkunft sei. Es wären demnach bei den Selachiern außer den branchialen Ganglien auch die Thymuskörper als Überbleibsel des Kiemenspaltenorgans aufzufassen.

Seine Darstellung fand schon im folgenden Jahre seitens ANTIPA'S (1892) Widerspruch. Dieser Forscher wies ein Stadium von *Torpedo* nach, wo sowohl die Verbindungen der Ganglien von Glossopharyngeus und Vagus mit dem Kiementaschenepithel als die Thymusanlagen getrennt anzutreffen waren. Er zeigte, daß jene an der dorsalen Wand der Taschen, diese aber an ihrer Spitze und sogar

etwas mehr nach vorn auf der ventralen Wand zu sehen waren. Auch in den späteren Stadien haben sie nichts miteinander zu tun.

SCHAFFER (1893) erwähnt Selachier unter seinem Untersuchungsmaterial. Wenn ich ihn recht verstanden habe, liegen dieselben seinen vorläufigen Mitteilungen nicht zugrunde.

In einer Reihe von Veröffentlichungen hat sich BEARD mit der Thymusfrage, hauptsächlich auf der Grundlage von Untersuchungen an Selachiern, beschäftigt.

Er findet 1894, daß das Organ bei *Raja batis* hypoblastischen Ursprungs ist und — contra DOHRN — daß seine Anlagen die ganze Dicke des Epithels am dorsalen Ende sämtlicher 5 funktionierenden Kiemenspalten umfassen. Die Thymusdrüsen der 4 ersten Spalten erreichen große Dimensionen, während die der 5. klein bleibt, aber scheinbar ohne zu atrophieren. Thymuselemente in Verbindung mit dem Spritzloch und dem Mund wurden nicht angetroffen. Er neigt aber der Ansicht zu, daß die von VAN BEMMELEN gefundenen Follikel als Rudimente solcher Bildungen angesehen werden können.

Die ursprünglichen Elemente der Thymusanlagen sind etwas rundlich, lymphoiden oder adenoiden Zellen ähnlicher als Epithelzellen, und er folgert, auf die von KÖLLIKER für das Kaninchen gegebene Schilderung sich beziehend, „that the lymph elements are the direct offspring of the epithelial cells of the gillcleft“.

Typische HASSALL'sche Körperchen sind ihm beim Rochen nicht begegnet, wohl aber bei älteren Embryonen einzelne Zellen mit einer großen Ähnlichkeit mit Epiblastzellen. Da die Thymus eben an dem Ort entsteht, wo Epiblast und Hypoblast sich begegnen, glaubt er annehmen zu können, daß einige Epiblastzellen in die Wucherung der Hypoblastzellen einbezogen werden und daß die HASSALL'schen Körper aus solchen Zellen hervorgehen. Sie entstehen spät und sind ohne morphologische Bedeutung.

Die Funktion der Thymus scheint der Schutz der Kiemen zu sein. Ihre „Leucocyten“ dienen zum Verzehren und Entfernen nekrotischer Kiementeile sowie zu ihrem Schutz gegen Bakterien u. ä. Ein Verschwinden des Organs stellt er in Abrede.

Im Jahre 1900 spricht sich BEARD (1900, 2) mit größerer Bestimmtheit für die Thymusnatur des von VAN BEMMELEN gefundenen Follikels aus, und zwar aus Gründen, die er folgendermaßen zusammenfaßt: „1. It arises as a placode of the gillpouch and with the rupture of this latter is come to be ‚epiblastic‘ in position. 2. In late phases it acquires a covering of ordinary epiblast. 3. Connective

tissue septa grow into it. 4. Bloodcapillaries penetrate it. 5. Its epithelium gives origine to leucocytes. 6. At a later period it becomes more or less constricted off from the branchial epithelium but apparently, unlike a thymuselement, not completely.“

Er hat nun die Thymusentwicklung auch bei *Scyllium* untersucht. Die Placoden entstehen hier wie bei *Raja*, bleiben aber längere Zeit einfach und wachsen nur an der Oberfläche; auch Lymphocyten bleiben lange aus. Später werden die Placoden zu Röhren invaginiert, die tief in das Mesoderm reichen; die oberflächliche Schicht wächst über ihre Basis hinüber, wodurch das von DOHRN geschilderte Bild von lediglich die tiefen Epithelschichten interessierenden Wucherungen entsteht.

Nach ein paar übersichtlichen Mitteilungen (1899, 1900, 1) gibt BEARD (1902) auf der Grundlage von Untersuchungen an *Raja batis*, zu der indessen auch *Scyllium*, *Raja radiata* und *Raja clavata* als Vergleichsobjekte herangezogen wurden, seine endgültige Auffassung von der Entwicklung und Bedeutung des Thymus.

In betreff der Organogenese bildet seine Darstellung hauptsächlich eine für die verschiedenen Entwicklungsstufen detaillierte Ausführung seiner schon angeführten Ansicht. Die Freimachung der Thymus vom Oberflächenepithel geht nur langsam vor sich. Während die Thymusplacoden — von der rudimentären Spritzlochplacode abgesehen — schon ehe die Kiemenspalten durchgebrochen sind, die 1. schon am 6 mm Embryo vorhanden sind, sind sie andererseits noch bei einer Körperlänge von 54 mm durch einen Stiel mit der Oberfläche verbunden; erst bei der Körperlänge von 71 mm sind sie von ihr gänzlich frei.

Bezüglich des Verhaltens der Thymusplacode und der sensorischen Placode schließt er sich ANTIPA an.

Betreffs der Histogenese findet BEARD seine schon ausgesprochenen Ansichten von einer aus den Thymusplacoden stattfindenden Auswanderung ebenda autochthon entstandener lymphoider Zellen bestätigt. Indem er in der Frage der genetischen Beziehung der verschiedenen Leucocyten-Formen eine unitarische Auffassung hegt und sich auf die von ihm gemachte Beobachtung stützt, daß bei *Raja* Leucocyten überhaupt nirgends im Organismus früher als in der Thymus erscheinen, sieht er nunmehr in der Thymus die Urquelle sämtlicher Leucocyten des Organismus. Dies ist, meint er, die wirkliche Thymusfunktion.

HASSALL'sche Körper scheinen ihm auf jeder Altersstufe der

Thymus zu fehlen. Eine Herkunft aus degenerierenden Epithelkörperchen (Gl. parathyreoidea) scheint ihm nicht unwahrscheinlich.

Bemerkenswert ist in dieser Darstellung der Histogenese das Übersehen des Vorkommens eines Thymusreticulums.

STÖHR (1906) findet, daß gewisse Bilder in BEARD's Abhandlung in hohem Grade an die bekannten Bilder von durchwandernden Leucocyten erinnern, und wirft die Frage auf, ob die gezeichneten Stellen und ähnliche überhaupt wirklich Thymusanlagen entsprechen und ob nicht Verwechslungen mit Kiemenresten vorliegen.

Nach VIALLETON (1907, 1908) wird die Thymus durch eine Wucherung des dorsalen Endes der fünf letzten Visceralspalten gebildet. Das Spritzloch beteiligt sich nicht an der Thymusbildung. Die fünf Anlagen verschmelzen an jeder Seite zu einem einheitlichen, dorsalwärts von den sekundären Kiementaschen gelegenen Organ, das vom *M. constrictor superficialis arcuum* überdeckt ist. Bei 85 mm langem Embryo von *Carcharias glaucus* findet er die Thymus sehr entwickelt und stark lobuliert. Sie nimmt hier einen dreiseitig prismatischen Raum ein, welcher medianwärts von der Aponeurose der *Mm. laterodorsales*, lateralwärts vom *M. constrictor* und ventralwärts von den Branchialtaschen begrenzt wird. Ihrem inneren Rand entlang verläuft die *V. jugularis*.

In der jüngsten Zeit hat auch FRITSCH (1910, 1 u. 2) die Entwicklung der Selachierthymus, hauptsächlich an *Spinax niger*, untersucht; *Acanthias vulgaris* und *Torpedo ocellata* wurden zum Vergleich herangezogen. Die Thymusknospen gehen bei *Spinax* sehr deutlich aus dem Entoderm hervor. Sie zeigen sich zuerst bei einem Embryo von etwa 2,8 cm Länge und werden hauptsächlich vom Epithel der inneren Wand der Kiemenspalte gebildet. An der 6. Spalte ist die Knospe kleiner als an den vorhergehenden; auch das Spritzloch zeigt eine Wucherung. Die letztgenannten beiden Anlagen bilden sich in der Folge zurück; die der 2.—5. Spalte wachsen weiter und zwar vorzugsweise in der Richtung nach hinten, nehmen zuerst eine Birnform an, schnüren sich dann vom Kiemenspaltenepithel ab und gewinnen eine lappige Gestalt. Hierbei rücken sie allmählich näher aneinander.

Die ausgebildete *Spinax*-Thymus stellt ein jederseits aus vier getrennten Abteilungen bestehendes Organ von beträchtlicher Größe und stark gelapptem Baue dar. Sie liegt oberhalb der Kiemenspalten, von ihnen ganz abgelöst, und nimmt den ganzen Raum oberhalb derselben ein.

Betreffs der Histogenese stellt sich der Autor auf den Boden der Transformationslehre: Das Thymusreticulum wird von den ursprünglichen Epithelzellen der Anlage gebildet; die direkten Beweise für das autochthone Entstehen der kleinen Thymuszellen können zwar noch nicht als zwingend bezeichnet werden, die Annahme erscheint jedoch berechtigt, daß diese Zellen gleichfalls aus den ursprünglichen Epithelzellen der Thymusanlage durch wiederholte Teilung hervorgegangen sind. Mit STÖHR bezeichnet er sie als Epithelzellen mit Rundzellencharakter.

Im histologischen Verhalten zeigt die Thymus von *Spinax* große Ähnlichkeit mit der der übrigen Wirbeltiere; Randschicht, Rinde und Mark sind auch hier zu sehen.

Die FRORIEP'sche Deutung der Thymus als Überbleibsel der Kiemenspaltenorgane muß als hinfällig bezeichnet werden.

Aus den letzten Jahren liegen auch ein paar Mitteilungen zur Frage nach den myoiden Zellen der Selachierthymus vor. WEISSENBERG (1907) glaubt „das bisher stets vergeblich gesuchte Einwachsen von Elementen der quergestreiften Muskulatur“ bei *Scyllium canicula* gefunden zu haben. Bei 6 und 7 cm langen Embryonen fanden sich Züge quergestreifter Muskelfasern, deren direkte Fortsetzung in die Muskulatur der Umgebung leicht zu beobachten war, an zahlreichen Stellen tief in die bindegewebigen Septen zwischen den Thymusläppchen eingelagert. Ein junges Postembryonalstadium von *Scyllium stellare* zeigte gleichfalls die intralobulare Einlagerung quergestreifter Muskelfasern. WEISSENBERG glaubt damit das wichtigste Indicium für die Entstehung der myoiden Zellen durch Einwachsen von außen gefunden zu haben und verspricht weitere Mitteilungen über den Gegenstand.

Offenbar sind es dieselben Muskelzüge, die BROHMER (1908) bei *Spinax* gesehen hat. Er bemerkt darüber: „Sie haben offenbar nichts mit diesem Organ zu tun. Ich konnte ihren Ursprung dorsal bis zu den Myocommata verfolgen und ihren Verlauf über die Thymus hinaus bestimmen; sie umziehen ringförmig den ganzen Körper.“

## II. Grobanatomische Verhältnisse.

*Raja radiata* und *R. clavata*. Die allermeisten der in der Literatur vorkommenden Angaben über die Lage der Elasmobranchierthymus beziehen sich — auch wenn dies nicht ausdrücklich gesagt wird — auf die Rochen und sind für diese auch recht zutreffend. Das Organ liegt hier (Textfig. A) hinter dem Spritzloch, wo es eine

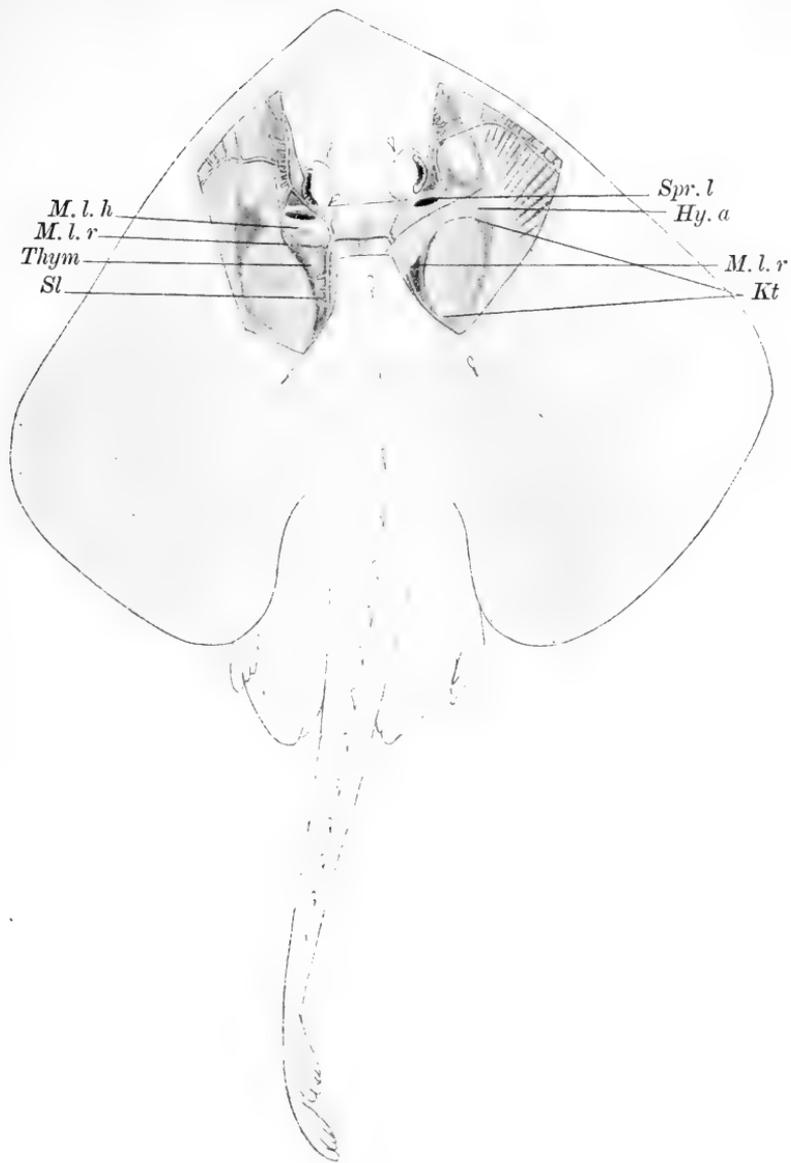


Fig. A.

*Raja radiata*. Dorsale Ansicht. Die Kiemengebiete sind durch Entfernung der Haut bloßgelegt. Rechts sind die Hyoidampullen (*Hy. a*) und *M. levator rostri* (*M. l. r*) noch erhalten; links sind sie entfernt, wodurch die Thymus (*Thym*) und der Seitenlinienkanal (*Sl*) bloßgelegt wurden. *Kt* Kiementaschen. *M. l. h* *M. levator hyomandibularis*. *Spr. l* Spritzloch. 1:2.

dreiseitig prismatische Grube einnimmt, welche medianwärts durch die *Musculi laterodorsales* und *trapezius*, (caudo-) lateralwärts durch die Schleimhaut der Kiemenhöhle und die sie überdeckenden *Musculi constrictores superfic.* und oralwärts durch den hinter dem Spritzloch gelegenen Muskel *levator hyomandibularis* begrenzt wird. Die Thymus ist in die Tiefe, d. h. ventralwärts, keilförmig zugespitzt. Dorsalwärts wird sie durch das platte Bündel der Hyoidampullen (*Hy. a*) überdeckt, das sie in schiefer latero-oraler Richtung überkreuzt. Ihrem medialen Rand entlang zieht der Seitenlinienkanal (*S. l.*), ihrem lateralen der dünne spindelige Muskelbauch des mit einer langen fadenförmigen Sehne an der Seite der Schwanzspitze sich befestigenden *Musculus levator rostri* (*M. l. r.*).

Die Teilung in ganz getrennte Läppchen, welche ältere Schilderungen häufig angeben, ist nur scheinbar, durch die starke Zerklüftung der respektiven Lappen bedingt. In der Tat handelt es sich, wie die Verfolgung an den Schnittserien oder die Plattenrekonstruktion (Textfig. B) lehrt, um vier einheitliche direkt zu-



Fig. B.

Plattenmodell der Thymus einer 9,4 cm langen *Raja radiata* von der dorsalen Seite. Vorderende links, Hinterende rechts. 16:1.

sammenliegende Lappen, wozu unter Umständen ein oder ein anderes kleines Läppchen als Überrest eines Thymusstiels kommen kann. Der hinterste dieser Lappen scheint der größte zu sein, der nächsthinterste der kleinste. An dem abgebildeten Plattenmodell einer 9,4 cm langen männlichen *Raja radiata* (Katalog No. 159, Tab. 1) verhalten sich die Gewichte ungefähr wie folgt: Thymus I 22%, Thymus II 28%, Thymus III 17%, Thymus IV 33%. Wie ersichtlich wiegen hier die zwei erstgenannten gerade soviel wie die zwei hinteren.

Nach der Geschlechtsreife ist die Thymusgrube meistens durch

ein sulziges, ödematöses Bindegewebe ausgefüllt, in dem bei hochgradiger Involution die Thymusreste erst mikroskopisch deutlich hervortreten.

*Acanthias vulgaris*. (Textfig. C). Die Thymus hat hier eine verhältnismäßig größere Flächenausdehnung bei geringerer Dicke

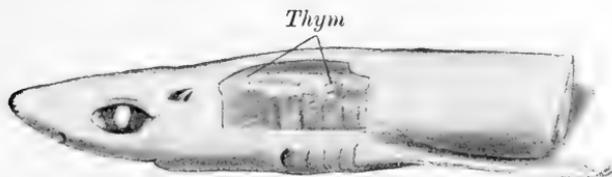


Fig. C.

*Acanthias vulgaris* von der linken Seite. Durch Entfernung der Haut und Antröpfelung von CARNOY'scher Flüssigkeit ist die Thymus (*Thym*) sichtbar gemacht.  
1:2.

und besitzt deshalb eine weniger zirkumskripte Beschaffenheit. Bei älteren Föten ist sie nach dem Abpräparieren der Haut in der Epibranchialgegend ohne weiteres sichtbar als vier mehr oder weniger scharf abgegrenzte Lappen, von denen der erste allerdings größtenteils medialwärts vom *Musc. constrictor superficialis*, zwischen ihm und dem knorpligen Labyrinth versteckt, liegt. Das hintere Ende hört oberhalb der 5. Kiemenpalte auf. Das Organ nimmt also die seichte Rinne ein, welche ventralwärts durch die vier vorderen Kiementaschen, dorsalwärts durch die *Musc. laterodorsales* und *trapezius* abgegrenzt wird.

In den Postföetalstadien (Textfig. C) läßt sich die Thymus am frischen Material meistens gar nicht wahrnehmen. Bei nicht geschlechtsreifen Individuen ist sie aber unschwer hervorzuheben durch Antröpfelung von CARNOY'scher Flüssigkeit. Die Lappchen heben sich dann mit weißlich opaker Farbe von der umgebenden gelblichen Muskulatur ab. Wegen der dichten Lagerung lassen sich meistens die Grenzen der Lappen nun nicht mehr deutlich feststellen. Während das Vorderende dieselbe Lage innehält, wie soeben für das Föetalstadium geschildert wurde, kann das Organ hinten schon oberhalb der 3. Kiemenbogen seinen Abschluß finden.

Bei geschlechtsreifen Individuen und bei stärkerer Involution ist das Organ erst mit Hilfe des Mikroskops auffindbar.

*Spinax niger*. Die Thymus zeigt hier etwa dieselbe Lage und dasselbe allgemeine Verhalten wie bei *Acanthias*. Nur sind die

Lappen etwas dicker und deshalb deutlicher sichtbar als beim letzteren. Bei älteren Föten schimmern sie als weißliche Flecke schon am intakten Körper durch die dünne Hautbedeckung hindurch. FRITSCH (1910, 1 u. 2) liefert eine gute Abbildung des bloßgelegten, vierlappigen Organs nach einem 12 cm langen Fötus. Auch ist sie postfötal ohne jegliches Zutun, wenigstens bei mit Formolspiritus konserviertem Material (frisches stand mir nicht zur Ver-

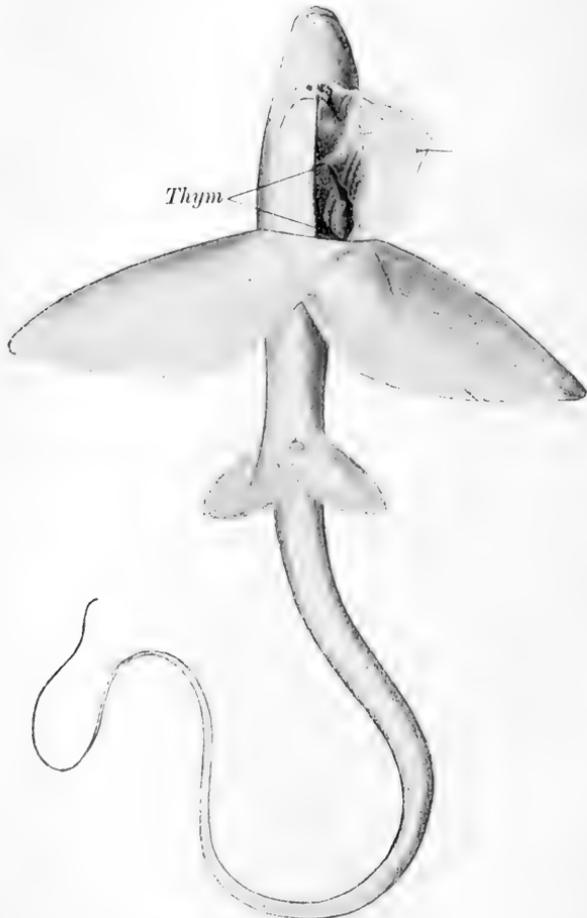


Fig. D.

*Chimaera monstrosa* von der Ventralseite. Unterkiefer und Schlundboden sind in der Mittellinie halbiert und an der linken Körperhälfte lateralwärts ausgeklappt worden. Durch Entfernung der Schleimhaut des Schlunddaches sind die 3 Thymuslappen (*Thym*) sichtbar gemacht. 1:2.

fügung), herauszupräparieren, wobei auch die Lappeneinteilung zum Vorschein kommt.

*Chimaera monstrosa* (Textfig. D). Über die Thymus bei *Chimaera* habe ich in der Literatur keine andere Angabe finden können als die oben (S. 137) angeführte Äußerung von LEYDIG (1852), wo er im Vorübergehen von einer Drüsenmasse unter der Gaumenhaut von *Chimaera* spricht. In der Tat macht man das Organ am leichtesten zugänglich, wenn man bei seiner Präparation den in dieser Äußerung angedeuteten Weg einschlägt: den Unterkiefer in der Mittellinie spaltet, die Hälften auseinanderbiegt und die Schleimhaut des Schlunddaches vorsichtig wegpräpariert. Man findet dann dorsomedialwärts von den Kiemenspalten drei Thymuslappen, welche von dieser unteren Seite gesehen einander dachziegelartig von hinten nach vorn überlagern. Ihre Grenzen sind schon makroskopisch recht deutlich festzustellen; ich habe mich überdies von der Dreilappigkeit des Organs durch Verfolgung von Schnitt zu Schnitt an zwei in Schnittserien zerlegten Organen überzeugt. Die Thymus ist in dem stark pigmentierten schwarzbraunen submukösen Bindegewebe eingebettet, liegt dorsalwärts der knorpligen Basis cranii und den Musculi laterodorsales an und wird von außen durch die Kiefermuskeln überdeckt.

### III. Struktur des ausgebildeten, nicht involvierten Organs.

Der allgemeine Bauplan der Elasmobranchierthymus bietet von dem allgemeinen Typus der Vertebratenthymus recht wenig Abweichendes.

Die Zerklüftung des einzelnen Thymuslappens durch einschneidende Bindegewebssepta — die bei *Chimaera* recht stark pigmentiert sind — ist im allgemeinen für eine und dieselbe Species etwas auffälliger bei größeren als bei kleinen Individuen. Ebenso ist sie weit eingehender bei dem großen Organ der *Raja clavata* als bei dem weit kleineren der *Raja radiata*. Auf zentralen Durchschnitten tritt immerhin ihre zusammenhängende Beschaffenheit innerhalb jedes Lappens meistens klar hervor. Schnitte, die den Lappen tangential getroffen haben, können hingegen die Vorstellung einer Zusammensetzung aus völlig getrennten Follikeln erwecken, wie sie den älteren Darstellungen zugrunde liegt.

Die radiär einschneidenden Bindegewebssepta begegnen sich bei den Rochen mitten im Mark jedes Lappens und verschmelzen hier zu einer die größeren Gefäßstämme umschließenden Bindegewebs-

insel, einer Art von Hilusbindegewebe. Vor der Involutionszeit weniger bemerkbar, tritt diese zentrale Bindegewebsinsel im Verlaufe der Involution in einer recht auffallenden Weise hervor; in dieser Hinsicht komme ich auf sie noch unten zurück (Taf. 9 Fig. 2, Taf. 11 Fig. 14, 16).<sup>1)</sup>

Das Parenchym zeigt die gewöhnliche Teilung in Rinde und Mark; es ist von einem einheitlichen zelligen Reticulum durchzogen (Taf. 9 Fig. 1), das in jener grazilere und spärlichere, in diesem protoplasmareichere und dichter zusammenliegende Zellen aufweist und in dessen Maschen Lymphocyten liegen — zahlreich in der Rinde, spärlicher im Mark.

Dieses Verhältnis tritt allerdings bloß an tadellos fixierten Objekten hervor. Es brauchen, wenigstens im Sommer, nur ein paar Stunden zwischen dem Tod des Tieres und der Konservierung des Organs verflossen zu sein, und das frische Parenchym hat, besonders bei den Rochen, schon makroskopisch ein verändertes Aussehen erhalten. Das sonst festweiche Parenchym hat dann die Beschaffenheit einer dicken rahmigen Flüssigkeit angenommen. Fixiert man unter solchen Umständen das Organ, so tritt besonders in der Rinde eine anomale Struktur hervor. Ein Reticulum läßt sie nur stellenweise oder gar nicht nachweisen. Wo es fehlt, treten lediglich freie kuglige Zellen ohne jedweden Zusammenhang hervor. Die kleinen von diesen Zellen sind offenbar Lymphocyten, die größeren sind meistens durch ihren großen lichten Kern als veränderte Reticulumzellen gekennzeichnet. Die Markzellen sind offenbar resistenter, und hier erhalten sich die normalen Zellenformen länger als in der Rinde. Solche Verhältnisse wie die hier geschilderten scheinen in den von FRITSCHÉ (1910, 1) gegebenen fig. 10 und 11 der Thymus eines *Spinax niger* von ca. 12 cm vorzuliegen.

Daß die fraglichen Verhältnisse nicht normal sind, ist sicher, denn in tadellos fixierten Objekten findet man sie nie. Ich denke, daß im Organ nach dem Tode schnell eintretende autolytische Veränderungen die Hauptschuld an ihrem Erscheinen tragen. Möglich ist, daß unter Umständen auch mechanische Faktoren, Drücken und Klemmen des frischen Organs beim Herauspräparieren, zur Lostrennung der Zellen des vielleicht schon autolytisch veränderten

---

1) Über das Vorkommen von quergestreiften Muskelfasern im interlobularen Bindegewebe von *Acanthias* und *Spinax* und über ihr Verhalten wird unten (S. 170—171) berichtet.

Organgewebes beitragen können, was ich für gewisse Fälle geglaubt habe feststellen zu können.

Die Rinde bietet sonst im fraglichen Stadium recht wenig Bemerkenswertes. Mitosen kommen hier zahlreicher als im Mark vor, und zwar sowohl in Lymphocyten als in Reticulumzellen. Unter Umständen treten die oberflächlichen der letztgenannten Zellen zu einer besonderen epithelialen Randschicht zusammengeschlossen hervor. Fast regelmäßig findet man hier und da einen Kern des Rindenreticulums von einer etwas vermehrten Protoplasmamenge umgeben und in diesem zerfallende Lymphocytenkerne, tingible Körper FLEMMING's. Diese Bilder, die ja nach der Erfahrung RUDBERG's (1907) als Ausdruck einer phagocytotischen Tätigkeit der Reticulumzellen zu deuten sind, kommen bei verschiedenen Individuen in recht verschiedener Zahl vor.

Fibrillendifferenzierung und Verschleimung der Reticulumzellen kommen in der Rinde vor, aber in weniger auffallender Weise als im Mark, weshalb sie unten behandelt werden.

Das Mark hat bei den untersuchten Species in der fraglichen Periode ein recht uniformes Aussehen. Die augenfälligsten und gewöhnlichsten Markdifferenzierungen sind unregelmäßige epitheliale Verbände — Epithelzellenhaufen. Besonders bei den Rochen ist es nichts Ungewöhnliches, größere Gruppen oder Stränge solcher Zellen mitten im Marke zu finden, die dort eine kompaktere Zentralpartie bilden. Andere Male hat das ganze Mark ein kompaktes epitheliales Aussehen.

Die Zellen dieser epithelialen Verbände haben meistens polyedrische Form. Mitunter, besonders bei *Acanthias*, trifft man auch Komplexe länglicher, dicht zusammengeflochtener Zellen an; auch typische Riesenzellen sind nicht selten zu sehen (Taf. 9 Fig. 6).

Die Gruppen der Epithelzellen sind meistens kompakt. Nur recht ausnahmsweise kommen in der fraglichen Periode Höhlungen in ihnen vor, und diese sind dann meistens ganz klein (Taf. 9 Fig. 5, Taf. 10 Fig. 12, Taf. 11 Fig. 17). Noch seltener sind diese Höhlungen durch derart regelmäßig aneinandergefügte Epithelien begrenzt, daß man von epithelbekleideten Cysten sprechen kann.

Auch eine konzentrische Anordnung der Epithelien ist selten. Nie habe ich dabei Bilder getroffen, die sich als konzentrische Körper bezeichnen lassen; meistens handelt es sich um eine oder einige Schleimzellen, in anderen Fällen um eine kleine Höhlung,

bei deren Anwachsen die umgebenden Zellen excentrisch verschoben worden sind und eine konzentrische Schichtung angenommen haben (Taf. 11 Fig. 17).

Recht selten sind auch Bilder von einzelnen, rundlichen, stärker angeschwollenen Zellen, die als einzellige HASSALL'sche Körper aufzufassen sind. Wo sie vorkommen, zeigt ihr Zelleib in der Regel dieselbe Differenzierung meistens konzentrisch angeordneter Fibrillen, welche bei anderen Tierklassen vielfach vorkommt. Quergestreift habe ich diese Fibrillen allerdings nie gefunden. Überhaupt scheinen myoide Zellen, wie sie in der Thymus der meisten niedrigen Vertebraten nachgewiesen sind, bei den hier untersuchten Species gar nicht vorzukommen. Für die Haie ist dies besonders zu betonen, weil ja die hier in den interlobulären Septen eingeschlossenen quergestreiften Muskelfasern von WEISSENBERG in Anspruch genommen worden sind, um die Entstehung myoider Zellen durch Inklusion zu erklären. Das Fehlen solcher Zellen in der Hai-Thymus entzieht der fraglichen Beweisführung den Boden.

Dagegen ist es — bei den Elasmobranchiern wie bei den Teleosteen und den Vögeln — gar nichts Ungewöhnliches, im typischen Reticulum des Markes wie der Rinde Fibrillen anzutreffen, die eine mehr oder weniger deutliche Querstreifung zeigen (Taf. 10 Fig. 10). Noch häufiger sind sie allerdings glatt, ohne Querstreifung (Taf. 10 Fig. 8 u. 9). Ganz unabhängig von dieser Strukturdifferenz verhalten sich die fraglichen Fibrillen in diesem Verlauf in derselben Weise. Im Zellenprotoplasma liegend, gehen sie innerhalb der Zellfortsätze ununterbrochen von Zelle zu Zelle über und treten hierbei als relativ dicke und spärliche Gebilde hervor; an den Kernen der Reticulumzellen angelangt, zersplittern sie sich in feinere Fibrillen, die, den Kern zwischen sich fassend, meistens jenseits dieses wiederum zu größeren Fäserchen zusammentreten. Die Fibrillen bleiben auf das Parenchym streng beschränkt; ein Zusammenhang mit den Elementen des Bindegewebes ist nie zu finden.

Die fragliche, an das Verhalten der Neuroglia in gewissen Lokalitäten des zentralen Nervensystems stark erinnernde Faserdifferenzierung ist nach Fixierung mit FLEMMING'scher Flüssigkeit durch die BENDA'sche Krystallviolett färbung leicht darzustellen. Die Fibrillen scheinen bei jeder Körpergröße vorzukommen, sind aber reichlicher vorhanden und kräftiger ausgeprägt bei größeren als bei kleineren Individuen. Weder in der Rinde noch im Mark zeigen jemals sämtliche Zellen des Reticulums eine derartige Differenzierung;

immer ist eine nicht unbeträchtliche Zahl derselben rein protoplasmatisch.

Schleimzellen kommen bei allen den untersuchten Species in der Thymus vor. Bei kleinen Individuen spärlich, wächst ihre Zahl einigermaßen parallel mit der Größe des Tieres (vgl. Taf. 11 Fig. 13 bis 16). Nirgends ist dies auffälliger als bei *Raja radiata*, wo diese „Verschleimung“ des Parenchyms einen auffallenden Charakterzug der Altersinvolution ausmacht. In dieser Beziehung komme ich hierauf noch zurück.

Die Schleimzellen sind vorzugsweise im Mark lokalisiert, spärlicher kommen sie in der Rinde vor. Sie können bedeutende Dimensionen erreichen, und solche von großen Schleimkörnchen stark ausgedehnte, mit peripher liegendem Kern ausgestattete Zellen zeigen dann in der Regel keinen Zusammenhang mit dem Reticulum. Bei kleineren unausgebildeten Formen mit kleineren und spärlicheren Körnchen tritt ein solcher Zusammenhang häufig hervor, so daß ihr Ursprung aus Reticulumzellen kaum anzuzweifeln ist.

Als Jugendformen von Schleimzellen bin ich gleichfalls geneigt Zellen aufzufassen, die ich bei *Acanthias* recht zahlreich im Marke gefunden habe. Es sind mehr oder weniger hypertrophische Zellen, meistens mit kleinen Körnchen von der Färbbarkeit des Schleimes, welche außerordentlich schöne Mikrozentraubilder darbieten; einige solche sind in Fig. 7, Taf. 9 zur Abbildung gekommen.

Nie habe ich in der Elasmobranchier-Thymus Bilder gefunden, die dartun könnten, daß die Schleimzelle ihr Secret ausstößt und dabei am Leben bleibt. Dagegen sind kleine rundliche Höhlen von dem Umfang einer Schleimzelle und mit einem dem koaguliertem Schleim ähnlichen Inhalt gar nicht selten. Zahlreiche Zwischenformen zwischen solchen Bildern und typischen Schleimzellen berechtigen dazu, jene aus diesen herzuleiten.

Bei *Raja clavata* und *Acanthias*, wo in der Involutionsperiode körnig degenerierte Zellen, „Körnchenzellen“, eine eingreifende Rolle spielen (s. unten), kommen solche Zellen auch früher recht häufig und zwar sowohl im Mark als in der Rinde vor (Taf. 10 Fig. 8 u. 9).

Mit diesen Zellen nicht zu verwechseln sind grobgekörnerte Leucocyten mit einer eosinophilen Körnelung, die meistens im perivascularären Bindegewebe, nicht selten aber mitten im Parenchym vorkommen; nicht selten ist jenes von ihnen ganz vollgepfropft.

## IV. Die Altersinvolution.

Das Studium der Altersinvolution der Elasmobranchier-Thymus bietet recht viel Interessantes dar. Die umfangreiche und zirkumskripte Beschaffenheit der Thymus der Rochen hat es mir möglich gemacht, das Organ frisch herauszupräparieren und für statistische Zwecke zu wägen. Bei *Chimaera*, wo wohl sonst ein ähnliches Ver-

Tabelle I. *Raja radiata*.

Katalog No.	Körperlänge in cm	Körpergewicht in g	Geschlecht	Thymusgewicht in g	Berechnete Menge in g von				Zustand der Geschlechtsdrüsen
					Rinde	Mark	Binde-gew.	Paren-chym	
158	9,3	5,0		0,005	0,0011	0,0002	0,0036	0,0013	unreif
159	9,4	4,0		0,005	0,0014	0,0002	0,0036	0,0016	"
160	10,0	5,0		0,005	0,0015	0,0006	0,0029	0,0021	"
161	10,5	6,0		0,01	0,0028	0,0004	0,0068	0,0032	"
116	10,5	8,0		0,02	0,0029	0,0029	0,0142	0,0058	"
25	10,7	9,0		0,01	0,0039	0,0009	0,0052	0,0048	"
149	11,5	9,0		0,01	0,0056	0,0011	0,0032	0,0067	"
24	11,7	12,5		0,01	0,0049	0,0025	0,0025	0,0074	"
162	12,0	9,0		0,01	0,0019	0,0003	0,0078	0,0022	"
23	12,4	12,0		0,01	0,0026	0,0008	0,0065	0,0034	"
26	12,7	14,0		0,02	0,0084	0,0030	0,0087	0,0114	"
19	14,5	30,0		0,03	0,0151	0,0040	0,0109	0,0191	"
163	14,5	15,0		0,01	0,0053	0,0018	0,0029	0,0071	"
8	15,0	34,0		0,01	0,0049	0,0021	0,0030	0,0070	"
<b>Mittelwerte</b>	<b>11,8</b>	<b>12,3</b>		<b>0,012</b>	<b>0,004</b>	<b>0,002</b>	<b>0,006</b>	<b>0,006</b>	
12	16,0	37,0		0,01	0,0036	0,0007	0,0057	0,0043	unreif
164	16,5	32,0		0,03	0,0104	0,0024	0,0172	0,0128	"
115	17,0	35,0		0,03	0,0054	0,0026	0,0220	0,0080	"
117	17,5	38,0		0,04	0,0172	0,0062	0,0165	0,0234	"
17	18,0	50,0		0,02	0,0070	0,0024	0,0106	0,0094	"
118	19,0	45,0		0,06	0,0312	0,0097	0,0191	0,0409	" (in gewissen Hoden-kanälch. zahlr. Mitos.)
150	19,5	50,0		0,03	0,0148	0,0048	0,0104	0,0196	"
114	19,5	50,0		0,03	0,0072	0,0014	0,0214	0,0086	"
119	20,0	58,0		0,08	0,0256	0,0141	0,0402	0,0397	"
<b>Mittelwerte</b>	<b>18,1</b>	<b>43,9</b>		<b>0,037</b>	<b>0,014</b>	<b>0,005</b>	<b>0,018</b>	<b>0,019</b>	
9	21,0	76,0		0,03	0,0136	0,0040	0,0124	0,0176	unreif
6	22,0	89,0		0,07	0,0319	0,0098	0,0285	0,0417	"
16	22,0	78,0		0,05	0,0190	0,0134	0,0172	0,0324	"
157	22,5	80,0		0,07	0,0365	0,0116	0,0217	0,0481	"
18	22,0	95,0		0,05	0,0269	0,0075	0,0155	0,0344	"
139	23,5	90,0		0,07	0,0312	0,0153	0,0235	0,0465	"
165	23,5	97,0		0,11	0,0499	0,0102	0,0499	0,0601	" wie 118
120	24,0	110,0		0,12	0,0288	0,0080	0,0831	0,0368	" " "
129	24,0	98,0		0,12	0,0732	0,0132	0,0336	0,0864	"
15	25,0	132,0		0,05	0,0131	0,0154	0,0215	0,0285	"
<b>Mittelwerte</b>	<b>22,9</b>	<b>94,5</b>		<b>0,074</b>	<b>0,032</b>	<b>0,011</b>	<b>0,031</b>	<b>0,043</b>	

fahren auch ausführbar gewesen sein würde, stand mir nur konserviertes Material und zwar in einer für solche Wägungen nicht genügenden Menge zur Verfügung. Bei *Acanthias* macht die Schwierigkeit, die Grenzen des Organs makroskopisch am frischen Objekt festzustellen, ein solches Verfahren unausführbar.

Die recht verschiedenen Verhältnisse, welche die hier in Frage kommenden Species darbieten, erheischen hier für jede eine separate Erörterung.

Katalog No.	Körperlänge in cm	Körpergewicht in g	Geschlecht	Thymusgewicht in g	Berechnete Menge in g von				Zustand der Geschlechtsdrüsen
					Rinde	Mark	Binde-gew.	Parenchym	
143	25,5	118,0	+0	0,09	0,0204	0,0204	0,0492	0,0408	Eizellen groß, aber unreif (keine Spermien; in einigen Hodenkanälchen gruppierte Kerne; zahlreiche Mitosen
151	25,5	115,0	♂	0,13	0,0490	0,0119	0,0691	0,0609	
121	26,5	134,0	+0	0,10	0,0347	0,0161	0,0492	0,0508	wie 151
108	27,5	145,0	+0	0,17	0,0704	0,0319	0,0677	0,1023	wie 143
124	27,5	162,0	♀	0,16	0,0591	0,0313	0,0695	0,0904	wie 151
7	28,0	175,0	♀	0,06	0,0151	0,0036	0,0413	0,0187	
109	28,0	164,0	+0	0,10	0,0366	0,0141	0,0493	0,0507	wie 151
128	28,5	170,0	+0	0,20	0,0729	0,0641	0,0629	0,1370	wie 151
30	29,0	200,0	♀	0,15	0,0346	0,0105	0,1049	0,0451	
156	29,5	175,0	♀	0,11	0,0171	0,0142	0,0787	0,0313	wie 151
147	29,5	200,0	+0	0,15	0,0572	0,0241	0,0687	0,0813	wie 143
127	30,0	235,0	♂	0,15	0,0395	0,0231	0,0874	0,0626	(die Kanälchen des Hodens und Nebenhodens vergrößert; sonst wie 151
<b>Mittelwerte</b>	<b>27,9</b>	<b>166,0</b>		<b>0,131</b>	<b>0,042</b>	<b>0,022</b>	<b>0,067</b>	<b>0,064</b>	
29	31,2	250,0	+0	0,13	0,0541	0,0364	0,0395	0,0905	
141	31,5	250,0	+0	0,11	0,0198	0,0389	0,0513	0,0587	wie 127
155	31,5	200,0	+0	0,15	0,0455	0,0391	0,0654	0,0846	wie 143
122	32,0	240,0	+0	0,17	0,0613	0,0299	0,0787	0,0912	wie 127
146	32,0	225,0	+0	0,15	0,0592	0,0058	0,0849	0,0650	wie 143
131	32,0	254,0	♂	0,19	0,0768	0,0272	0,0860	0,1040	{ in der Reife; Eizellen sehr groß
14	32,5	230,0	+0	0,20	0,0592	0,0469	0,0938	0,1061	
130	32,5	252,0	+0	0,20	0,0729	0,0302	0,0968	0,1031	wie 143
13	33,0	290,0	+0	0,20	0,0796	0,0270	0,0932	0,1066	
154	33,0	250,0	+0	0,17	0,0456	0,0331	0,0913	0,0787	wie 143
113	33,0	250,0	♂	0,27	0,0624	0,0379	0,1696	0,1003	{ in einigen Hodenkanälchen fortgeschrittene Spermio-genese; keine freien Spermien
126	33,0	240,0	+0	0,20	0,0641	0,0241	0,1118	0,0882	unreif
145	34,0	275,0	+0	0,17	0,0035	0,0135	0,1530	0,0170	wie 131
137	34,5	300,0	+0	0,25	0,0795	0,0256	0,1449	0,1051	wie 142
140	34,5	325,0	♂	0,17	0,0591	0,0387	0,0722	0,0978	{ beginnende Spermio-genese; keine freien Spermien
<b>Mittelwerte</b>	<b>32,7</b>	<b>255,4</b>		<b>0,182</b>	<b>0,056</b>	<b>0,030</b>	<b>0,095</b>	<b>0,086</b>	

Katalog No.	Körperlänge in cm	Körpergewicht in g	Geschlecht	Thymusgewicht in g	Berechnete Menge in g von				Zustand der Geschlechtsdrüsen
					Rinde	Mark	Binde-gew.	Parenchym	
166	35,5	400,0	♂	0,17	0,0083	0,0278	0,1339	0,0361	Spermiogenese mit fast reifen Spermien im Hoden; im Nebenhoden keine Spermien
100	37,0	380,0		0,08			0,0688	0,0112	
99	37,5	425,0	+ + 0	0,10			0,0831	0,0169	wie 131
148	38,5	500,0	♂	0,14			0,1318	0,0082	Spermiogenese; zahlreiche Spermien auch im Nebenhoden
11	39,0	425,0		0,23	0,0367	0,0086	0,1847	0,0453	
152	39,0	500,0	♂	0,13			0,1048	0,0252	wie 148
167	39,5	500,0	♂	0,13	0,0093	0,0163	0,1054	0,0256	wie 148
136	35,5	400,0	+ 0 ♀	0,12			0,1007	0,0193	reife Eizellen
<b>Mittelwerte</b>	<b>38,2</b>	<b>441,2</b>		<b>0,137</b>	<b>0,018</b>	<b>0,017</b>	<b>0,114</b>	<b>0,023</b>	
125	41,5	510,0	♂	0,10			0,0863	0,0137	reif
138	41,5	550,0	♂	0,15			0,1306	0,0194	reif
135	41,5	500,0	♂	0,14			0,1294	0,0106	reif
123	42,0	600,0	♂	0,15			0,1246	0,0254	reif
20	42,0	500,0	♂	0,20			0,1851	0,0148	
28	42,0	600,0	♂	0,50			0,4812	0,0187	
27	42,0	600,0	♂	0,30			0,2739	0,0258	
153	43,0	600,0	♂	0,17			0,1428	0,0270	reif
111	43,5	550,0	+ 0 + 0	0,20			0,1881	0,0119	reif
132	43,5	650,0	+ 0 + 0	0,24			0,2197	0,0202	reif
112	45,0	650,0	♂	0,17			0,1392	0,0303	reif
<b>Mittelwerte</b>	<b>42,5</b>	<b>573,6</b>		<b>0,211</b>			<b>0,191</b>	<b>0,020</b>	
142	46,0	725,0	♂	0,17			0,1444	0,0256	reif
10	47,0	800,0	♂	0,29			0,2170	0,0729	
107	49,0	800,0	+ 0 + 0	0,50			0,4814	0,0186	reif
22	57,0	1225,0	+ 0 + 0	0,40			0,3656	0,0344	
<b>Mittelwerte</b>	<b>49,9</b>	<b>887,5</b>		<b>0,340</b>			<b>0,302</b>	<b>0,038</b>	

*Raja radiata.*

Wie die Tabelle 1 lehrt, habe ich hier 83 Individuen untersucht und zwar unter Berücksichtigung von Körper-(Schnauze-Schwanzspitzen-)länge, Körpergewicht und Geschlecht, Gewicht und Bau der Thymus sowie Entwicklungsgrad der Geschlechtsdrüsen. Wie früher (1906) von mir in betreff der menschlichen Thymus, von SÖDERLUND u. BACKMAN (1909), JONSON (1909), RUDBERG (1907, 1909) u. a. meiner Schüler in betreff der Kaninchenthymus geschehen ist, habe ich auch hier durch Anfertigung mit Hilfe der Camera von vergrößerten Konturzeichnungen der verschiedenen

Strukturgebiete, Rinde, Mark und Bindegewebe, durch die Übertragung der Zeichnungen auf BORN'sche Wachsplatten, Herausschneiden und Wägen der den resp. Gebieten entsprechenden Plattenteile eine approximative Bestimmung der Menge der bei jedem Individuum vorkommenden Rinde bzw. des Marks ausgeführt. Auf die Ergebnisse der von RUDBERG (1909) ausgeführten Prüfungen der Methode gestützt, habe ich den Berechnungen die von JONSON (1909) veröffentlichte vereinfachte Formel zugrunde gelegt und dabei auch die spezifischen Gewichte, als das Endresultat wenig beeinflussend, fortgelassen. Die speziellen Ergebnisse dieser Berechnungen gehen aus der Tabelle hervor; die ebenda befindlichen Mittelwerte sind in Textfig. E graphisch wiedergegeben. In betreff der unter Binde-

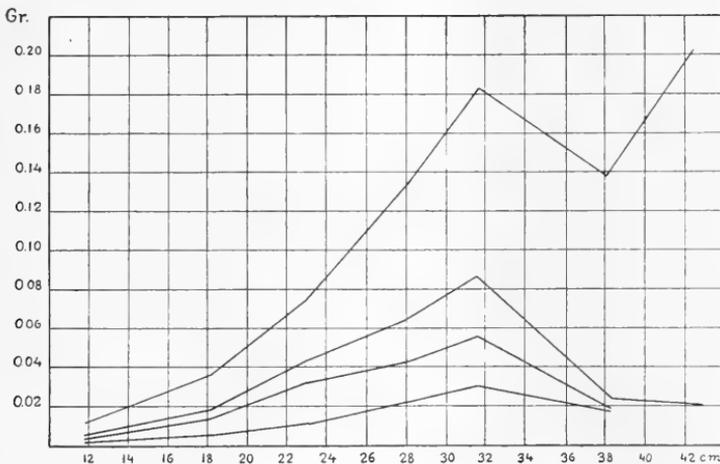


Fig. E.

*Raja radiata*. Die Kurven geben von oben nach unten gerechnet das Gewicht des Thymuskörpers, des Parenchyms, der Rinde und des Marks bei verschiedenen Körpergrößen an.

gewebe aufgeführten Werte ist zu bemerken, daß sie nicht nur dem interlobularen, sondern auch dem perithymischen Bindegewebe entsprechen. Da letzteres in verschiedenen Fällen in verschiedener Menge das Organ bei der Präparation mitbegleitet hat, sind Folgerungen aus diesen Werten nur mit großer Vorsicht zu ziehen.

Die letzte Gruppe der Tabelle umfaßt bloß 4 Individuen, die stark divergierende Werte zeigen. Die Durchschnittszahlen sind deshalb allzu unsicher, um Schlußfolgerungen zu gestatten, und ich

habe daher diese Gruppe aus der graphischen Darstellung (Textfig. E) fortgelassen.

Es ist aus der Figur ersichtlich, daß das höchste Gewicht des Thymuskörpers am Endpunkt der Kurve liegt und daß die betreffende Kurve, nach der mittleren Körpergröße 32,7 mm, einen ziemlich unregelmäßigen Verlauf zeigt. Schon die makroskopische Besichtigung des die dreiseitige Thymusgrube ausfüllenden Gewebes lehrt aber, daß es in diesen späten Stadien zum geringeren Teil aus Parenchym, hauptsächlich aber — wie schon oben angeführt — aus einem ödematös durchtränkten, fast gallertigen Bindegewebe besteht. Ich fasse diese Durchtränkung hauptsächlich als ein sekundäres Phänomen auf, als eine Kompensierung der starken Volumverringering, die die Thymus gleichzeitig erfährt, ungefähr so, wie eine seröse Flüssigkeit an die Stelle der verkleinerten Fettgewebsläppchen bei der Abmagerung tritt.

Rinde und Mark lassen sich im Organ nur bis zu einer Körpergröße, die zwischen 35—40 cm liegt, wahrnehmen. Mit dieser Beschränkung zeigen nun die Kurve der reduzierten Parenchymwerte, die der Rinden- und die der Markwerte auffallend konforme Verhältnisse: ein kontinuierliches, erst langsames, dann schnelleres Steigen bis zur mittleren Körperlänge von 32,7 cm, dann einen raschen Abfall. Durch makro- und mikroskopische Untersuchung der Keimdrüse habe ich festzustellen versucht, ob ein gewisses Stadium ihrer Entwicklung und solchenfalls was für eines dem beginnenden Abfall der Thymuskurven entspricht. Für die Hoden ist die Entscheidung am sichersten zu treffen. Die vorliegenden in der Tabelle zusammengestellten Daten weisen recht bestimmt darauf hin, daß der Höhepunkt der Ausbildung des Thymusparenchyms mit dem Zeitpunkt des ersten Auftretens freier Spermien nahe zusammenfällt. Die ersten Vorbereitungen der Spermio-genese, mit welchen nach SÖDERLUND u. BACKMAN der Beginn der Altersinvolution beim Kaninchen zusammenfallen soll, fangen bei *Raja radiata* offenbar nicht viel früher an. Sie zeigen sich in meinem Material zuerst bei No. 118, Körperlänge 19 cm, wo von einer Altersinvolution der Thymus noch lange nicht zu sprechen ist. Es ist in diesem Zusammenhange ferner daran zu erinnern, daß Zellen, die den LEYDIG'schen Zwischenzellen der Säuger entsprechen, im adenoiden Zwischengewebe des Rochenhodens nicht vorzukommen scheinen. Bei den Weibchen muß die Diagnose der Geschlechtsreife sich hauptsächlich auf die makroskopische Untersuchung des Eierstockes gründen. Die Ergebnisse

dieser Untersuchung stimmen aber mit denen der mikroskopischen Untersuchung der Hoden gut überein.

Schon die Kurven zeigen an, daß die Altersinvolution der Thymus bei *Raja radiata* in gewissen ihrer Hauptzüge denselben Verlauf innehält, wie wir ihn für andere Objekte, z. B. Kaninchen, kennen gelernt haben. Die bisher im Parenchym vorherrschende Rinde tritt immer mehr zurück und schwindet schließlich gänzlich, während das Mark weit weniger abnimmt.

Dies wird nun durch die mikroskopischen Bilder bestätigt (Taf. 11 Fig. 13—16). Die Reduktion der Rinde, deren Follikel immer kleiner und undichter werden, scheint dabei vorzugsweise durch massenweise Auswanderung der Lymphocyten in das perithymische und perivascularäre Bindegewebe und ihre Abfuhr auf den Lymphwegen stattzufinden. Statt der mäßigen Lymphocyteninfiltration, die normal vorkommt, trifft man das fragliche Bindegewebe im Beginn der Involutionsperiode durch solche Zellen ganz überschwemmt und die Lymphgefäße durch sie manchmal vollgepfropft an.

Neben dieser Auswanderung kommen auch degenerative Vorgänge vor. In betreff der Lymphocyten kommen sie manchmal in einer vermehrten Menge von FLEMMING'schen tingiblen Körpern zum Ausdruck. Vor allem treten sie aber in der Form einer fortschreitenden Verschleimung der Reticulumzellen hervor. Recht lange vor der Geschlechtsreife läßt sich eine Progressivität in der Zahl der Schleimzellen feststellen, und auf der Höhe der Entwicklung des Organs ist das Mark manchmal von solchen Zellen derart durchsetzt, daß die sonstigen Zellen, Epithelien und Lymphocyten, zwischen ihnen recht schmale Züge bilden (Fig. 14). Das Gewebe zeigt unter solchen Umständen eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Knochenmark, wo letzteres sich in fortgeschrittenem Übergang von rotem in gelbes Mark befindet; die Rolle der Fettzellen wird dabei im Thymusmark durch die Schleimzellen vertreten.

Indem nun diese letztgenannten Zellen allmählich untergehen, entstehen ihnen entsprechend im Parenchym eine große Menge kleiner Höhlen (Fig. 15). Diese fließen zusammen zu größeren von unregelmäßiger Form und wechselndem Umfang. Durch die Menge solcher Höhlen kommt nach und nach eine wahrhafte Desaggregation des Parenchyms zustande (Taf. 9 Fig. 2, Taf. 11 Fig. 16), welches man dann auf größeren Strecken in zerstreute, ganz vereinzelt oder in kleineren Gruppen liegende Zellen aufgelöst findet (Taf. 9 Fig. 3). Diese Zellen haben meistens überwiegend den Charakter von Epi-

thelien, hier und da kommen aber auch Lymphocyten vor. Die Zellen beider Arten zeigen in großer Ausdehnung Anzeichen degenerativer Veränderungen, Pyknose und Chromatolyse des Kerns, Schleimwandlung, körnigen Zerfall und Auflösung des Protoplasmas. Durch diese lockere Masse von lose liegenden Zellen sieht man die Blutgefäße mit umgebendem Bindegewebe auf längere Strecken fast isoliert verlaufen. Bald führt dabei das perivascularäre Bindegewebe eine Bekleidung von anliegenden Epithelien, bald ist es auf kürzeren oder längeren Strecken ganz nackt. Wo der Desaggregationsprozeß die Oberfläche des Läppchens erreicht hat, findet man, daß das interlobuläre oder perithymische Bindegewebe ein entsprechendes Verhalten zeigt.

Häufig sind aber die peripheren Schichten des Parenchyms besser erhalten und zeigen ein geschlossenes epitheliales Gefüge. Diese Randpartien (Taf. 9 Fig. 3 unten) bilden offenbar den Ausgangspunkt einer Art von Rekonstitution des Organs. Die übrig gebliebenen Zellen scheinen sich dabei wieder fester zusammenzufügen, wobei die Gefäße einander auffallend nahe rücken und das Parenchym stellenweise als ganz schmale, im Bindegewebe eingebettete Streifen hervortritt. Es hat nun ein überwiegend epitheliales Aussehen mit recht wenigen eingemischten Lymphocyten. Die Epithelzellen tragen nicht selten den Charakter von Stachel- und Riffzellen, und die kubischen oder cylindrischen Randzellen kehren dann manchmal gegen das zu einer Art Basalmembran verdichtete und mit entsprechenden Unebenheiten versehene Bindegewebe eine gezahnte Oberfläche (Taf. 10 Fig. 11). Auch jetzt kommen Mitosen, obzwar spärlich, vor.

Auch in einer Thymus, welche eine solche epitheliale Struktur auf längere Strecken angenommen hat, lassen sich fast regelmäßig desaggregierte Partien herausfinden. Möglich ist, daß sich der Desaggregationsvorgang an derselben Stelle mehr als einmal abspielen kann. Jedenfalls scheint mir das Vorkommen auch in diesem Stadium von verschiedenen Ausbildungs- und Zerfallsbildern von Schleimzellen darauf hinzudeuten, daß die Involution nicht mit der Umwandlung des Organs zur epithelialen Struktur ihren definitiven Abschluß erfahren hat. Wenn auch selbstredend in beschränkterem Maßstabe, scheint sie auch in der Folge progredient zu sein.

Aus der gegebenen Schilderung erhellt, daß neben der Rarefizierung der Lymphocyten der Zerfall in Schleimzellen umgewandelter Reticulumzellen bei der Altersinvolution der Thymus von *Raja radiata*

eine bestimmende Rolle spielt. Dies ist nun nicht so zu verstehen, daß Degenerationsformen anderer Art, Körnchenzellen, Sequesterbildungen mit ihren Folgen, Sequestercysten usw., wie sie bei *Raja clavata*, *Acanthias* und *Chimaera* vorkommen und unten für sie geschildert werden, hier gar nicht vorkommen. Nur besitzen sie im Vergleich mit der durch die Scheimzellen bewirkten Desaggregation des Organs eine ganz untergeordnete Bedeutung.

*Raja clavata*.

Die Untersuchung wurde nach denselben Grundsätzen wie bei *Raja radiata* ausgeführt. Hier standen mir 80 Individuen zur Verfügung. Für die Bestimmung der normalen Mittelwerte wurden hier gleich wie im vorigen Fall nur solche Tiere verwendet, die frisch eingefangen waren. Wegen eines mehrtägigen Aufenthalts im Aquarium oder aus anderen Gründen wurden 16 Tiere aus der Statistik ausgeschlossen. Sie werden in der Tabelle eingeklammert angeführt. Da die Tiere im Aquarium nichts fraßen, hat die Zeit

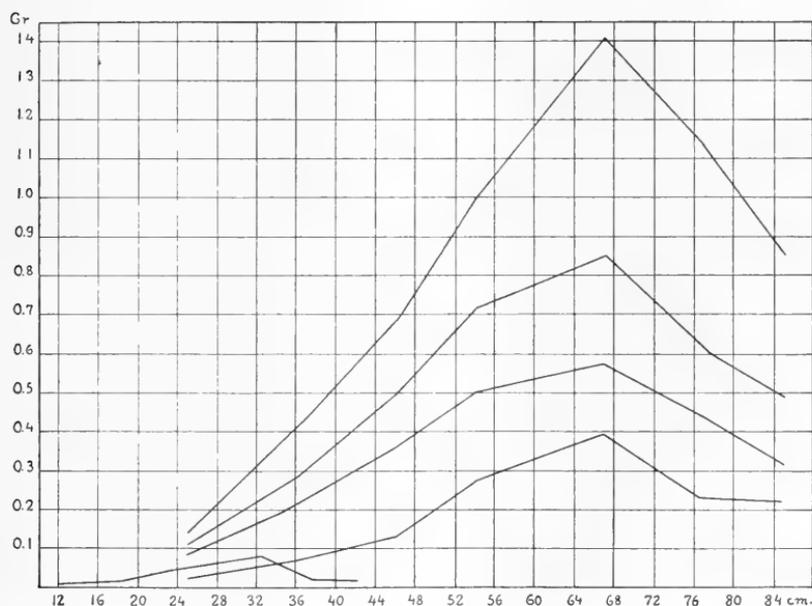


Fig. F.

*Raja clavata*. Die Kurven geben von oben nach unten gerechnet das Gewicht des Thymuskörpers, des Parenchyms, der Rinde und des Marks bei verschiedenen Körpergrößen an. Links unten ist die Parenchymkurve der *Raja radiata* vergleichsweise angeführt worden.

für ihren Aufenthalt dort die Bedeutung einer Hungerperiode. Als Vergleichsobjekte betreffs des Einflusses des Hungers besitzen die Aquarientiere ein gewisses Interesse, weshalb sie in der Tabelle angeführt werden.

Hier fällt (Textfig. F) der Gipfel sämtlicher Kurven, auch der Kurve des Thymuskörpers, auf dieselbe durchschnittliche Körpergröße, nämlich auf die von 67,2 cm. Zwar ist es augenfällig, daß das Material hier nicht so reichlich ist wie in den übrigen Gruppen,

Tabelle II. *Raja clavata*.

Katalog No.	Körperlänge in cm	Körpergewicht in g	Geschlecht	Thymusgewicht in g	Berechnete Menge in g von				Zustand der Geschlechtsdrüsen; sonstige Bemerkungen
					Rinde	Mark	Binde-gew.	Paren-chym	
[1	12,5	13,0							
[2	18,5	43,0							
38	21,5	52,0	♂	0,12	0,064	0,022	0,034	0,086	
39	22,2	72,0	♂	0,10	0,068	0,015	0,017	0,083	
37	23,0	63,0	♂	0,15	0,098	0,022	0,030	0,120	
93	24,5	79,0	♂	0,12	0,067	0,017	0,036	0,084	unreif
[85	26,5	90,0	♂	0,05	0,002	0,002	0,001	0,004	14 Tg. im Aquarium; unreif
76	29,5	130,0	♂	0,18	0,085	0,023	0,072	0,108	unreif
106	30,0	155,0	♂	0,20	0,130	0,039	0,031	0,169	unreif
<b>Mittelwerte</b>	<b>25,1</b>	<b>91,8</b>		<b>0,145</b>	<b>0,085</b>	<b>0,023</b>	<b>0,037</b>	<b>0,108</b>	unreif
70	34,0	220,0	♂	0,30	0,121	0,039	0,140	0,160	"
104	34,0	250,0	♂	0,30	0,153	0,075	0,072	0,228	"
54	34,0	210,0	♂	0,50	0,309	0,065	0,126	0,374	"
77	35,5	240,0	♂	0,34	0,181	0,075	0,084	0,256	"
61	35,5	200,0	♂	0,40	0,222	0,055	0,123	0,277	"
65	35,5	200,0	♂	0,40	0,249	0,077	0,074	0,326	"
105	36,0	350,0	♂	0,40	0,226	0,090	0,084	0,316	"
87	36,0	350,0	♂	0,40	0,221	0,072	0,107	0,293	"
35	36,5	300,0	♂	0,60	0,206	0,060	0,334	0,266	"
64	38,0	225,0	♂	0,45	0,156	0,052	0,242	0,208	"
41	39,0	400,0	♂	0,38	0,248	0,096	0,041	0,339	"
82	39,0	300,0	♂	0,50	0,287	0,062	0,151	0,349	"
88	39,0	325,0	♂	0,40	0,246	0,091	0,063	0,337	"
63	40,0	375,0	♂	0,50	0,275	0,100	0,125	0,375	"
<b>Mittelwerte</b>	<b>36,6</b>	<b>281,8</b>		<b>0,419</b>	<b>0,221</b>	<b>0,072</b>	<b>0,126</b>	<b>0,293</b>	unreif
78	41,5	350,0	♂	0,35	0,178	0,102	0,070	0,280	"
79	44,0	450,0	♂	0,62	0,387	0,098	0,135	0,485	"
102	45,5	675,0	♂	0,60	0,348	0,103	0,149	0,451	"
40	47,0	675,0	♂	0,70	0,380	0,133	0,187	0,513	"
69	47,0	600,0	♂	0,78	0,376	0,176	0,228	0,552	"
81	49,5	800,0	♂	1,05	0,557	0,209	0,283	0,766	"
68	50,0	825,0	♂	0,70	0,298	0,104	0,298	0,402	"
<b>Mittelwerte</b>	<b>46,4</b>	<b>625,0</b>		<b>0,686</b>	<b>0,360</b>	<b>0,132</b>	<b>0,193</b>	<b>0,493</b>	

Katalog No.	Körperlänge in cm	Körpergewicht in g	Geschlecht	Thymusgewicht in g	Berechnete Menge in g von				Zustand der Geschlechtsdrüsen; sonstige Bemerkungen
					Rinde	Mark	Bindegew.	Parenchym	
42	51,0	750,0	♂	1,45	0,967	0,157	0,326	1,124	
[46	51,0	950,0]							
73	51,0	850,0	♂	1,10	0,542	0,339	0,219	0,881	unreif
[51	51,5	700,0]	♂	0,80	0,382	0,154	0,264	0,536]	„ ; mehrereTg. i. Aquar.
43	52,0	1100,0	♂	1,50	0,656	0,219	0,625	0,875	„
103	52,5	800,0	♂	1,00	0,546	0,126	0,328	0,672	„
62	53,0	850,0	♂	0,39	0,191	0,075	0,124	0,266	„
[49	53,5	950,0]	♂	1,76	0,924	0,334	0,502	1,258]	„ ; mehrereTg. i. Aquar.
57	54,0	900,0	♂	0,85	0,364	0,234	0,252	0,598	„
97	54,0	900,0	♂	1,00	0,515	0,268	0,217	0,783	„
33	54,5	900,0	♂	0,90	0,501	0,258	0,141	0,759	„
[50	55,0	1150,0]	♂	0,75	0,352	0,167	0,231	0,519]	„ ; mehrereTg. i. Aquar.
101	56,0	1125,0	♂	0,80	0,416	0,101	0,283	0,517	
5	57,0	1290,0	♂	0,85	0,252	0,409	0,189	0,661	
96	57,0	1000,0	♂	1,10	0,562	0,252	0,286	0,814	
60	58,0	1300,0	♂	0,90	0,512	0,189	0,199	0,701	
[133	58,0	800,0]	♂	0,14	0,038	0,021	0,081	0,059]	{ in der Reife; Initialstadien der Spermiogenese; 1 Mon. im Aquarium
94	59,0	1250,0	♂	1,10	0,512	0,181	0,407	0,693	{ in der Reife; Initialstadien der Spermiogenese
[48	60,0	1400,0]							
<b>Mittelwerte</b>	<b>54,5</b>	<b>1001,1</b>		<b>0,996</b>	<b>0,503</b>	<b>0,216</b>	<b>0,277</b>	<b>0,719</b>	
59	62,0	1375,0	♀	1,00	0,435	0,280	0,285	0,715	
[134	62,5	1375,0]	♀	0,80	0,257	0,231	0,312	0,488]	{ unreif; ca. 1 Monat im Aquarium
[183	65,0	1350,0]	♂	0,50	0,257	0,059	0,183	0,316]	{ Spermiogenese, freie Sper- mien; 14 Tage im Aquar.
47	67,0	2000,0	♂	1,90					
58	69,0	2000,0	♂	1,15	0,455	0,330	0,365	0,785	{ Spermiogenese, freie Spermien
98	71,0	2450,0	♂	1,60	0,831	0,240	0,529	1,071	unreif
<b>Mittelwerte</b>	<b>67,2</b>	<b>1956,2</b>		<b>1,412</b>	<b>0,574</b>	<b>0,283</b>	<b>0,393</b>	<b>0,857</b>	
[44	72,0	2350,0]	♂	0,27	0,070	0,085	0,115	0,155	Spermiogenese; freie Sper- mien
55	72,0	2125,0	♂	0,85	0,482	0,160	0,208	0,642	
53	72,0	2175,0	♂	0,88	0,201	0,153	0,525	0,354	
32	73,0	2350,0	♂	0,25	0,017	0,021	0,212	0,038	
80	75,5	2750,0	♂	0,76	0,106	0,111	0,542	0,217	„
36	76,0	2350,0	♂	0,45			0,346	0,104	
90	77,5	3000,0	♂	3,50	1,256	0,561	1,683	1,817	
34	78,0	3400,0	♂	1,70	0,757	0,447	0,496	1,204	
3	79,0	3633,0	♂	1,30	0,413	0,273	0,614	0,686	
52	80,0	3625,0	♂	0,35	0,024	0,082	0,244	0,106	„
75	80,0	4125,0	♂	2,30	1,065	0,412	0,823	1,477	„
4	80,0	3900,0	♂	0,38	0,071	0,074	0,235	0,144]	{ Spermiogenese; freie Sper- mien; 14 Tage im Aquar.
[84	80,0	3550,0]							
<b>Mittelwerte</b>	<b>76,7</b>	<b>3039,3</b>		<b>1,146</b>	<b>0,439</b>	<b>0,230</b>	<b>0,528</b>	<b>0,618</b>	

Katalog No.	Körperlänge in cm	Körpergewicht in g	Geschlecht	Thymusgewicht in g	Berechnete Menge in g von				Zustand der Geschlechtsdrüsen; sonstige Bemerkungen
					Rinde	Mark	Bindegew.	Parenchym	
56	81,0	3100,0	♂	0,57	0,172	0,186	0,212	0,358	reif
110	82,5	3300,0	♂	1,00	0,349	0,322	0,329	0,671	"
92	84,0	4000,0	♂	0,90	0,306	0,157	0,437	0,463	"
91	84,0	4000,0	♂	1,10	0,529	0,231	0,340	0,760	"
89	84,5	4000,0	♂	0,63	0,144	0,141	0,345	0,285	"
168	84,5	3675,0	♂	1,40	0,548	0,431	0,421	0,979	"
66	85,5	5000,0	♂	1,00	0,179	0,188	0,633	0,367	" mehrere Tage im Anquarium
72	85,0	3500,0	♂	0,55	0,095	0,198	0,257	0,993	
67	87,5	3800,0	♂	0,50	0,072	0,088	0,340	0,160	
95	88,0	5000,0	♂	0,78	0,234	0,160	0,386	0,394	
74	88,5	4325,0	♂	0,42			0,347	0,073	"
71	90,0	4750,0	♂	0,85	0,259	0,158	0,433	0,417	"
<b>Mittelwerte</b>	<b>85,2</b>	<b>4016,6</b>		<b>0,850</b>	<b>0,318</b>	<b>0,223</b>	<b>0,361</b>	<b>0,489</b>	

so daß es nicht auszuschließen ist, daß bei größerem Material der Gipfel etwas verschoben werden könnte. Betrachtet man aber die einzelnen Fälle, so bleibt kein Zweifel übrig, daß der Wendepunkt des Thymuszuwachses auch hier mit dem Punkte der Spermio-genese zusammenfällt, wo freie Spermien zuerst auftreten. Vor diesem Zeitpunkt zeigen die Kurven ein ziemlich gleichmäßiges Ansteigen, nach demselben einen entsprechenden Abfall.

Auch hier verringert sich die Rinde schneller als das Mark. Mit Ausnahme von ein paar Individuen ist aber die Grenze zwischen beiden unterscheidbar geblieben.

Die Verkleinerung der Rinde wird auch hier vor allem durch eine starke Ausfuhr von Lymphocyten bewirkt. Die Reduktion des Marks geht aber auf etwas andere Weise als bei *Raja radiata* vor sich. Zwar kommen auch hier Schleimzellen und durch ihren Zerfall bewirkte Höhlen in nicht unbeträchtlicher Zahl vor. Anzeichen dafür, daß sie eine solche durchgreifende Desaggregation wie bei *Raja radiata* bewirken, habe ich hier nicht gefunden.

Die Markverödung wird hier hauptsächlich durch Sequesterbildung — Nekrotisierung größerer oder kleinerer Parenchymbezirke „en bloc“ — bewirkt, welche bei gewissen der untersuchten Individuen von *Raja clavata* in einer Ausdehnung vorkommt, zu welcher ich nur beim Hunde (vgl. HAMMAR, 1905) Gegenstücke angetroffen habe. Schon bei kleineren nicht geschlechtsreifen Individuen trifft man kleinere Sequesterbildungen in einer nicht allzu spärlichen Zahl an.

Erst nach der Geschlechtsreife treten aber die Bilder in einer das Strukturbild beherrschenden Weise hervor (Taf. 9 Fig. 4). Hier wie anderorts geben sich die involutiven Vorgänge in der Thymus also nicht als etwas qualitativ Neues, sondern wesentlich als eine Verstärkung der schon vorher im Parenchym obwaltenden Vorgänge kund.

Wenigstens in gewissen Fällen — ob in allen, mag dahingestellt bleiben — scheint bei *Raja clavata* eine Art fettiger oder lipoider Degeneration als einleitendes Moment bei der Sequesterbildung wirksam zu sein. Es treten in einer Reihe oder Gruppe von Reticulumzellen feinere oder gröbere Körnchen auf. Ein Teil dieser Körnchen besitzt die Eigenschaft, sich durch Überosmiumsäure grau oder grauschwarz zu färben, und treten in solchem Zustande auch nach Paraffineinbettung mit Vorbehandlung durch Cedernöl und Nachbehandlung durch Xylol hervor. Andere der Körnchen lassen die Färbbarkeit durch Osmium vermissen; beide Arten können in derselben Zelle miteinander vermischt vorkommen (Taf. 10 Fig. 9).

In dem Maße nun als sich Körnchen innerhalb einer Zelle anhäufen, schwillt sie an, ihre Ausläufer verkürzen sich und schwinden endlich gänzlich. Eine Gruppe oder Reihe solcher Zellen grenzt sich auf diese Weise durch eine Spalte von der Umgebung ab. Was nach innen von dieser Spalte liegt, fällt meistens mehr auf einmal dem Zerfall anheim, und es entsteht eine Detritusmasse, in welcher die Gefäße mit umgebendem Bindegewebe lange in relativer Intaktheit bestehen bleiben. Neu eingewanderte Zellen, vorzugsweise lymphocytärer Natur, können später in der Detritusmasse auftreten, so daß sie von neuen, relativ unveränderten Elementen durchsetzt erscheint; unter Umständen findet man unter ihnen zahlreiche grobkörnige, acidophile Leucocyten. Nach den in späteren Stadien der Sequesterbildung fast nie fehlenden roten Blutkörperchen zu urteilen, scheinen Blutungen in den Sequesterraum hinein sehr häufig vorzukommen. Es ist wohl zu vermuten, daß sie mit der in diesen Stadien vor sich gehenden Verödung der Gefäße des Sequesters in Zusammenhang stehen.

Auf diese Weise können, wie gesagt, bedeutende Parenchymbezirke, bisweilen das ganze Mark eines Lämpchens auf einmal gleichsam herausgeschnitten und in eine Detritusmasse umgewandelt werden (Taf. 1 Fig. 4). Der Vorgang ist aber nicht auf das Mark beschränkt, er kommt unter denselben Formen auch in der Rinde vor. Das bestehengebliebene Parenchym grenzt sich durch Zusammenschluß der Reticulumzellen gegen den Sequester epithelial

ab. Meistens handelt es sich dabei um platte Zellenformen, seltener kommen kubische oder cylindrische Formen vor; Flimmerbekleidung, die ja beim Hunde die Regel ist, scheint hier nur ausnahmsweise vorzukommen. In gewissen Fällen sind aber Schleimzellen in der Cystenwand sehr zahlreich vorhanden, und der Inhalt hat dann meistens auch schleimigen Charakter. Ob es sich hier um eine sekundäre Umwandlung einer Sequestercyste oder um Cystenbildungen anderer Art handelt, läßt sich nicht immer mit Sicherheit entscheiden.

Nach Resorption des Cysteninhaltes scheinen sich die Wände der Cyste gegeneinander legen zu können. Das bestehengebliebene Parenchym ist dann zu ganz schmalen Streifen mehr oder weniger rein epithelialen Aussehens umgewandelt, und der Involutionsprozeß hat, wenngleich auf einem anderen Wege, zu einem ähnlichen Endresultat geführt wie bei *Raja radiata*. In dem auf solche Weise stark reduzierten Parenchym scheint sich der Sequestrierungsvorgang wiederholen zu können, wodurch offenbar eine fortschreitende Verkleinerung bewirkt wird.

Neben dieser massenhaften Verödung des Parenchyms kommt indessen eine weniger augenfällige, aber sicherlich in ihren Wirkungen nicht zu unterschätzende durch Degeneration einzelner Reticulumzellen vor. Daß eine schleimige Entartung hier existiert, ist schon erwähnt. Die Degeneration hat aber auch unter solchen Umständen überwiegend einen körnigen Charakter, mit oder ohne Auftreten von fettartigen Körnchen.

#### *Acanthias vulgaris.*

Von dieser Species konnte ich 46 Individuen von älteren Föten bis zu 110 cm langen Erwachsenen untersuchen. Da aus oben angeführten Gründen Wägungen hier nicht ausgeführt werden konnten, liegt kein Grund vor, das Material im einzelnen hier anzuführen. Ich bin hier darauf angewiesen gewesen, aus den mikroskopischen Bildern Schlüsse auf den Eintritt der Altersinvolution zu ziehen. Diesen nach zu urteilen, zeigen sich die ersten Andeutungen der fraglichen Involution etwa um die Körpergröße von 45 cm herum; bei der Körpergröße 50—60 cm tritt sie deutlicher hervor. In dieselbe Periode scheint auch die Geschlechtsreife wenigstens beim Männchen zu fallen; für das Weibchen dürfte die Pubertät etwas später eintreffen.

Der Vorgang der Altersinvolution ist auch hier durch eine recht

schnelle Verringerung der Rinde charakterisiert. Die Rarefizierung der Lymphocyten durch Auswanderung und Degeneration in loco, die schleimige und, noch häufiger, körnige Degeneration der Reticulumzellen, Sequester- und Cystenbildungen lassen sich auch hier unschwer nachweisen. In dem Maße wie bei den untersuchten Rochen erhält der Prozeß jedoch nicht durch das Vorherrschen gewisser dieser Veränderungen ein charakteristischeres Sondergepräge. Bald tritt die eine, bald die andere Veränderung mehr hervor. Meistens handelt es sich um vereinzelter liegende Zellen in körniger Degeneration, wo die Osmiumfärbung (bei FLEMMING-Fixierung) etwas anders ausfällt als bei *Raja clavata*. Die meistens recht großen Körnchen erhalten nämlich dadurch sämtlich einen uniformen, graugelben Farbenton (Taf. 10 Fig. 8). Wo Sequester vorkommen, sind sie öfters von geringerem Umfang.

#### *Chimaera monstrosa.*

Hier stand mir ein Material von 20 Individuen in einer Totallänge von 36,5 bis 80 cm zur Verfügung. Involutionszeichen sind mir bei einer Größe von etwa 75 cm begegnet.

Betreffs der mikroskopischen Erscheinungen der Altersinvolution gilt der Hauptsache nach dasselbe, was über *Acanthias* geäußert wurde. Vielleicht kommen Cysten bei *Chimaera* im Altersstadium etwas häufiger vor als bei *Acanthias*. Das Verhalten der Körnchenzellen Osmium gegenüber weiß ich mangels osmiumfixierten Materials nicht anzugeben.

### V. Die Entwicklung.

Wie aus der geschichtlichen Übersicht hervorgeht, hat der größte Teil der auf die Elasmobranchierthymus bezüglichen Literatur sein Augenmerk auf die Entwicklung gerichtet. Betreffs der Organogenese ist es hauptsächlich die Frage nach dem Vorkommen oder Nichtvorkommen einer Thymusanlage am Spritzloch, wo die Angaben der Forscher auseinandergehen. Das Verhalten der Thymusanlagen der Kiemenmuskulatur gegenüber ist nur mehr im Vorübergehen von WEISSENBERG und BROHMER berücksichtigt worden und scheint eine eingehendere Prüfung zu erheischen. In der Frage der Histogenese treten fast alle Autoren für eine autochthone Entstehung der Lymphocyten der Elasmobranchierthymus ein, was angesichts der allgemeinen Lage dieser Frage (vgl. HAMMAR 1910, p. 224 ff.) zu einer erneuten Prüfung auffordert.

Mein Material bestand aus Embryonen von *Acanthias* und *Spinax*.

Bei *Acanthias* habe ich den Entwicklungsvorgang der Thymus bei Embryonen von resp. 17—26 (10 verschiedene Stadien), 32, 35, 38 und 40 mm Länge an Serienschnitten untersucht. Schon bei dem 17 mm-Embryo ist das Epithel am Spritzloch wie an den echten Kiemenspalten sowohl an der schmalen dorsalen Wand wie an den nächstgelegenen Teilen der oralen und aboralen in der Umgebung ihrer äußeren Öffnung deutlich verdickt. Einen zirkumskripten Charakter, der sie als eine besondere Anlage aufzufassen erlaubt, hat diese Epithelverdickung erst epibranchial, wo sie, in Verbindung mit dem resp. Cranialnerven tretend, die epibranchiale Sinnesplacode darstellt.

Diese Verhältnisse dauern lange fort. Erst beim 32 mm-Embryo finde ich wirkliche Thymusknospen und zwar am cranialen Ende der dorsalen Aussackung der 2. und 3. echten Kiemenspalte. Ganz dorsal gelegen, bilden sie eigentlich eine dorsale Fortsetzung des Epithels der medioaboralen Wand. An der entsprechenden Stelle der 3. und 4. Tasche ist die Knospe undeutlich. An der 1. und 5. Tasche und am Spritzloch fehlt sie. In den folgenden Stadien (35 resp. 38 mm) ist an jeder der drei ersten echten Kiemenspalten eine gut ausgeprägte Thymusknospe vorhanden; an den zwei letzten kommt eine solche auch vor, ist aber weniger zirkumskript. Beim 46 mm-Embryo ist die 4. Knospe besser ausgeprägt als vorher und gut abgegrenzt, wengleich kleiner als die drei ersten. Die knospenförmige Epithelverdickung der 5. Tasche hat sich wieder ausgeglichen.

Am Spritzloch legt sich niemals eine Thymusknospe an. Man findet aber zuerst beim 25 mm langen Embryo eine placodenähnliche, ziemlich zirkumskripte Epithelverdickung an der dorsalen Wand dicht innerhalb der Mündung. Diese abgegrenztere Verdickung läßt sich auch im 38 mm-Stadium wiederfinden, beim 40 mm ist sie nicht mehr deutlich vorhanden.

Von *Spinax* habe ich Embryonen von resp. 15, 20, 27, 30, 38, 40, 56, 61, 65 mm Länge untersucht.

Der Entwicklungsgang gestaltet sich hier fast in allem wie bei *Acanthias*. Schon beim 15 mm langen Embryo ist an der dorsalen Wand des Spritzloches dicht an der äußeren Mündung eine unscharf abgegrenzte Epithelverdickung vorhanden. Bei dem von 27 mm hebt sich ein Abschnitt als eine etwas zirkumskriptere Epithelplacode hervor. Diese läßt sich nun an der dorsomedialen Wand einer rostralen taschenförmigen Verlängerung des Spritzloches wahrnehmen.

Bei dem 30 mm langen Embryo ist diese Placode wieder undeutlicher, bei den noch größeren fehlt sie.

Die Thymusanlagen der echten Kiemenspalten scheinen nicht immer in derselben Reihenfolge aufzutreten. Bei dem 15 mm langen Embryo ist an der 1. Spalte, aber auch nur an ihr, schon eine recht ausgebildete Thymusknospe zu sehen. Bei den 27 und 30 mm langen Embryonen hingegen zeigen die 2. und 3. Taschen deutliche Thymusknospen, während die übrigen an der betreffenden Stelle nur verdicktes Epithel besitzen, welche aber an der 1. und 4. schon Andeutungen einer beginnenden Lymphocytinfiltration zeigen.

Bei dem Embryo von 40 mm sind sämtliche definitive Thymusknospen gut ausgebildet, von der 1.—4. Spalte ausgehend. Mit dem 56 mm-Stadium hat die Abschnürung vom Knospenepithel begonnen; die 1. und 4. Knospe sind schon freigeworden. Bei 61 mm ist nur die 3. noch gestielt, und beim Embryo von 65 mm ist auch sie frei.

Wie ersichtlich, zeigt der hier beschriebene Entwicklungsgang in den meisten Punkten gute Übereinstimmung mit dem, was meine Vorgänger geschildert haben. Der strittige Punkt bezüglich des Vorhandenseins einer Spritzlochthymus erheischt aber einige Erörterung. Wie aus der Literaturübersicht hervorgeht, haben VAN BEMMELEN und VIALLETON keine solche gefunden, und auch DE MEURON, obwohl im allgemeinen mit DOHRN übereinstimmend, tut, soweit ich finden kann, ihrer nicht ausdrücklich Erwähnung. DOHRN und FRITSCHÉ hingegen beschreiben eine transitorische Thymusanlage am Spritzloch, während BEARD sogar eine permanente Bildung als Thymusrudiment hier auffaßt. Den Darstellungen dieser Autoren nach zu urteilen, dürfte es sich bei jedem von ihnen um eine andere Bildung als bei den übrigen handeln.

Die von FRITSCHÉ abgebildete und beschriebene Verdickung am Spritzlochepithel habe auch ich gesehen. Wie schon angegeben wurde, ist sie anfangs ganz diffus und gleich an der äußeren Mündung gelegen; später wird sie in die platt taschenförmige orale Aussackung des Kanals verlegt und dabei vorübergehend gegen das umgebende Epithel etwas schärfer abgegrenzt. Eine Knospenform scheint sie nie anzunehmen, eine Lymphocytinfiltration findet hier nie statt, und recht bald schwindet sie gänzlich. Unter solchen Umständen bestimmt zu behaupten, daß es sich um eine Thymusanlage handelt, ist schwer; auszuschließen ist diese Möglichkeit aber nicht. Erst eine Vergleichung mit anderen Species, wo die Verhältnisse etwa klarer liegen, dürfte hier völlige Klarheit bringen. Vorsicht ist um

so mehr nötig, als auch die an den übrigen Kiementaschen vorkommenden Epithelverdickungen zwar den Mutterboden darstellen, aus dem sich die Thymusknospen entwickeln, aber einen weit größeren Umfang besitzen als die Thymusknospen, in welche sie bloß zum geringsten Teil aufgehen.

Auch an der transitorischen Thymusanlage der 5. Kiemenspalte erfolgt keine Lymphocyteninfiltration. Hier nimmt sie jedoch, wenigstens bei *Acanthias*, vorübergehend Knospenform an, die ihren Charakter als Thymusrudiment einigermaßen sicherstellt.

Es ist nicht ohne Interesse, betreffs der Thymusentwicklung die Verhältnisse der Elasmobranchier mit den früher von mir bei Teleostern (*Salmo salar*) geschilderten zu vergleichen. Es legt sich auch hier die Thymus dorsal von den Kiemenspalten an. Ausgeprägte Thymusknospen kommen aber hier nicht vor, sondern das, was an Sagittalschnitten von *Salmo* so aussieht, ist lediglich das verdickte Epithel der aboralen Wand der Kiemenspalte im Gebiete ihrer dorsalen Aussackung. Wenn man die andere Richtung der Kiemenbogen bei den Embryonen der verschiedenen Species — Lachs und Haie — berücksichtigt, entspricht dieses Gebiet recht genau der placodenartigen Epithelverdickung, aus der bei *Acanthias* und *Spinax* die Thymusknospen ihren Ursprung nehmen. Beim Lachs repräsentieren aber die fraglichen Gebiete nicht den Hauptursprung des Organs. Dieses liegt epi- und retrobranchial in der Form eines Epithelstreifens, der nicht etwa durch Verschmelzen von gesonderten Thymusknospen gebildet wird, wie man häufig die Sache dargestellt hat, sondern von Anfang an einen einheitlichen Bezirk des Oberflächenepithels ausmacht. Zu diesem Ursprungsgebiet, das bei *Siphonostoma* das einzige vorhandene ist, läßt sich bei den Haien kein Gegenstück finden.

Was die Relation der Thymusanlagen zur Kiemermuskulatur anbetrifft, so ist zu bemerken, daß sich die Knospen, nachdem sie einmal angelegt sind, rasch vergrößern. Sie wachsen dabei vor allem stark nach hinten, so daß das hintere Ende jeder Knospe das vordere der nächstfolgenden erreicht und sich lateralwärts von ihm weiterschiebt. Sie wachsen aber auch dorsalwärts empor und begegnen dann dem hier liegenden *Musc. constrictor arcuum visceralium superficialis*. Ihr Verhalten ihm gegenüber ist bei den beiden hier berücksichtigten Species dasselbe. Die Entfernung zwischen der dorsalen Wand der Kiementasche und dem Constrictor-muskel ist für die erste Tasche am größten und nimmt nach hinten

ab, so daß die 4. Tasche fast unmittelbar vom Muskel überdeckt wird. Hierdurch finden die verschiedenen Beziehungen, in welche die verschiedenen Thymusknospen zum fraglichen Muskel treten, ihre natürliche Erklärung:

Die 1. Knospe bleibt lange unterhalb der dünnen Muskelschicht liegen. Sie durchbricht dieselbe erst spät und dann nur mit ihrem hintersten Teil. In etwa derselben Weise verhält sich auch die Thymus II, nur erfolgt der Durchbruch frühzeitiger und in ausgiebigerem Maßstabe. Die Thymus III bricht noch früher durch. Sie bleibt dabei derart im Niveau des Muskelhäutchens liegen, daß, bei der bald einsetzenden Lobulierung des Organs, die Muskelzüge, stark auseinandergedrängt und gleichsam zersplittert, tief in das interlobulare Bindegewebe zu liegen kommen. Die Thymus IV bricht schon bei ihrem ersten Emporwachsen durch die Muskelschicht, wobei nur mehr vereinzelte Muskelzüge interlobular, die meisten aber unter die Thymus zu liegen kommen. Überdies wurden an der Grenze je zweier anliegenden Thymuslappen Muskelzüge eingeschlossen, welche durch die bald eintretende dichte Anlagerung der Thymi auseinandergeschoben werden, so daß diese interlobaren Züge später in ihrem Verhalten von den interlobular gelegenen nicht abweichen.

Eine Folge der hier beschriebenen Verhältnisse ist die, daß das Vermischen der Thymusläppchen mit interlobular gelegenen querstreiften Muskelzügen an verschiedenen Strecken des Organs verschieden ausfällt. Diese Züge sind in dem vorderen und hinteren Ende des Organs relativ spärlich, am reichlichsten wiederum in seiner Mitte vorhanden.

Zu betonen ist, daß ihre Lage immer interlobular bleibt und daß sie niemals im Innern der Läppchen anzutreffen sind. Zur Entstehung von myoiden Zellen können sie bei den untersuchten Species um so weniger Beziehung haben, als, wie gesagt, solche Zellen hier gänzlich fehlen.

Die histologische Differenzierung der *Acanthias*-Thymus scheint erst bei etwa 40 mm Körperlänge ihren Anfang zu nehmen, also in einem Stadium, wo die Knospen schon gut ausgeprägt sind. Verhältnismäßig früher setzt sie bei *Spinax* ein. Schon im 20 mm-Stadium habe ich die ersten Andeutungen gefunden, bei 38—40 mm ist der Prozeß in vollem Fluß.

Schon ehe die Differenzierung innerhalb der Thymus begonnen hat, finden sich im Blute des Tieres Lymphocyten. Die BEARD'sche

Hypothese von der Thymus als der Urquelle sämtlicher Leucocyten ermangelt demnach auch für Selachier allgemeiner Gültigkeit, wie dies ja von BRYCE, Verf., STÖHR u. m. A. früher betreffs verschiedener anderer Vertebraten nachgewiesen worden ist.

In den ersten Stadien der histologischen Differenzierung (Taf. 11 Fig. 18 u. 19) findet man im perithymischen Bindegewebe — besonders in der zwischen V. jugularis und Thymus gelegenen dünnen Bindegewebsschicht — Lymphocyten in nicht unbeträchtlicher Menge, noch ehe solche Zellen in größerer Zahl im Innern des Organs zu sehen sind und ehe Mitosen mehr als ziemlich spärlich dort vorkommen. Letztere treten hier wie sonst bei der Thymushistogenese in bedeutenderer Menge erst dann hervor, wenn Lymphocyten im Organ reichlicher vorhanden sind.

Die nahe Übereinstimmung dieser Daten mit den Verhältnissen bei den Teleostern (Verf.) und Säugern (MAXIMOW), wo die Thymusdifferenzierung durch Lymphocytenimmigration meines Erachtens sichergestellt ist, läßt mir keinen Zweifel übrig, daß es sich auch bei den Haien um eine Infiltration von Lymphocyten in die epitheliale Anlage hinein handelt. Es liegt auch eine auffällige Analogie vor zwischen diesen Verhältnissen und den neuerdings von DANTSCHAKOFF (1908, 1910) für Vögel und Reptilien und von MIETENS (1910) für *Bufo* gegebenen gleichsinnigen Schilderungen.

Zu einer gegenteiligen Ansicht sind nun die allermeisten Untersucher der Selachierthymus gekommen. Eine Ausnahme macht nur DOHRN (oben S. 138), dessen kurze Schilderung noch zu vollem Recht besteht. Die Darstellungen früherer Autoren habe ich unlängst (HAMMAR 1910, p. 224 ff.) besprochen. Seitdem ist die Schilderung von FRITSCHÉ erschienen. Sucht man die objektiven Gründe heraus, welche für das autochthone Entstehen der kleinen Thymuszellen von ihm angeführt werden, so scheinen sie mir folgendermaßen spezifiziert werden zu können:

1. Die feste Abschließung der Thymusknochen noch zu einer Zeit, wo die kleinen Rundzellen sehr zahlreich in der Thymus vortreten sind.
2. Das Vorkommen von Rundzellen, die teils frei liegen, teils „mit ihrem Plasma sich den Reticulumzellen eng anlegen“.
3. Die verschiedene Größe der Rundzellen; die größeren sind Epithelzellen, die sich zur Teilung abgerundet haben, die kleinen sind bereits aus ihnen hervorgegangene Teilungsprodukte, die kleinen typische Rundzellen.

4. Das Vorkommen von Bildern zweier ganz gleicher Rundzellen, in der Mitte von Epithelzellen derart liegend, daß sie aus einer länglichen Epithelzelle hervorgegangen zu sein scheinen.

Hierzu erlaube ich mir zu bemerken:

ad 1. Nichts scheint mir zu der Annahme zu berechtigen, daß die jungen Epithelien der Thymusanlage eine derartige Unnachgiebigkeit besitzen sollten, daß sie, wenngleich dichtliegend, durch Wanderzellen nicht auseinandergeschoben werden könnten oder daß sie, einmal an einem Punkt auseinandergeschoben, sich nicht wieder aneinanderlegen könnten, nachdem der Eindringling einmal hineingekommen ist. Die Forderung persistierender Spuren des Einwanderns scheint mir demnach nicht berechtigt.

ad 2. Ich habe mich aus der Darstellung des Autors nicht davon überzeugen können, ob die hier angeführte Tatsache als ein Grund zur Annahme eines Lostrennens von Zellen aus dem festen Epithelverbände wirklich betrachtet wird. Jedenfalls ist es klar, daß die dichte Anlage einer Rundzelle und einer Epithelzelle vorkommen kann und faktisch häufig vorkommt, ohne daß dies nähere genetische Beziehungen der beiden Zellenarten bedeutet.

ad 3. Daß einwandernde Zellen größer sind und später durch Teilung kleiner werden, ist durch Untersuchungen von MAXIMOW und DANTSCHAKOFF für die Thymusentwicklung von Säugern und Vögeln erwiesen worden. Da ähnlich aussehende große Lymphocyten auch außerhalb der Thymus vorkommen, ist ihr Erscheinen innerhalb derselben kein Beweis für eine epitheliale Herkunft.

ad 4. Das Bild zweier nebeneinander liegenden Schwesterzellen vom Rundzellentypus bedeutet nicht, auch wenn sie in einer länglichen Lücke liegen, daß sie aus einer Epithelzelle hervorgegangen sind. Mit gleichem Recht lassen sie sich aus der Teilung einer ausgewanderten Lymphocyte herleiten.

FRITSCHÉ sagt selbst, daß die direkten Beweise, die für die autochthone Entstehung der kleinen Thymuszellen beigebracht werden, als noch nicht zwingend bezeichnet werden können. Ich kann ihm hierin nur beitreten. Der Grund, weshalb nichtsdestoweniger die Transformationslehre unter den Forschern, welche die Elasmobranchier-Thymus untersucht haben, so viele Jünger zählt, ist, glaube ich, hauptsächlich darin zu suchen, daß man bei der Untersuchung Zeit und Stelle der vorsichgehenden Infiltration vielfach verpaßt hat. BEARD hat freilich die fraglichen Bilder bei *Raja* vor sich gehabt, sie aber als Anzeichen einer stattfindenden

Auswanderung gedeutet. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß eine solche Auswanderung eine regere mitotische Tätigkeit der Epithelien voraussetzen dürfte, als sie, den BEARD'schen Bildern nach zu urteilen, in den betreffenden Stadien bei *Raja* vorkommt. Die nahe Analogie mit den Bildern bei der Thymusbildung der Teleosteer, wo die Auswanderung ausgeschlossen ist, scheint mir auch zu der Annahme zu berechtigen, daß es sich auch bei *Raja* um eine Einwanderung handelt.

Daß eine perithymische Lymphocytinfiltration in der Periode der histologischen Differenzierung auch bei den Haien vorkommt, habe ich oben hervorgehoben. Nur kommt sie nicht an allen Punkten der Thymusperipherie in demselben Umfange vor. Auch scheint die Zeit ihres reichlicheren Vorkommens eine recht begrenzte zu sein. Es gilt deshalb bei der Untersuchung sie nicht zu verpassen.

Die hier vorgeführten Tatsachen bringen in vieler Hinsicht eine Bestätigung von dem, was bei anderen Vertebraten schon dargelegt worden ist. Von besonderer Bedeutung scheinen mir die Erfahrungen über die Altersinvolution zu sein. Der Umstand, daß sie sich bei diesen niederen Vertebraten nachgewiesenermaßen sowohl in betreff der Zeit des Auftretens wie in betreff des Verlaufs auf prinzipiell gleiche Weise verhalten wie bei den Säugern, liefert eine gute Stütze für die Annahme, daß es sich hier um allgemeingültige Vorgänge handelt. Das Nichtvorhandensein einer Fettgewebsbildung wird hoffentlich die alte Lehre von einer Verödung des Organs durch wucherndes Fettgewebe verschwinden lassen und zu der Erkenntnis führen, daß die Zellenrarefizierung im Innern des Parenchyms das Wesentliche ist. Daß hierbei die degenerativen Vorgänge auch bei ganz nahestehenden Species recht verschieden gestaltet sind, scheint mir einen wichtigen Fingerzeig für die Beurteilung ihrer Bedeutung zu geben. Ich habe diese Gesichtspunkte unlängst etwas näher beleuchtet (HAMMAR 1910, p. 272) und verweise der Kürze halber darauf.

### Zusammenfassung.

1. Die Thymus besteht bei *Raja radiata* und *Raja clavata*, bei *Acanthias vulgaris* und *Spinax niger* aus vier, bei *Chimaera monstrosa* aus drei Lappen an jeder Körperseite. Bei sämtlichen genannten Formen liegt sie dorsalwärts von den Kiemenspalten.

2. Der feinere Bau der Elasmobranchier-Thymus zeigt keine prinzipielle Abweichung von dem der höheren Vertebraten. Myoide Zellen kommen bei den untersuchten Species nicht vor.

3. Die Altersinvolution fällt bei den Species, wo eine genaue Untersuchung vorgenommen wurde (*Raja radiata* und *Raja clavata*) zeitlich mit dem ersten Auftreten reifer Geschlechtszellen zusammen. Alles spricht dafür, daß dies auch bei den übrigen untersuchten Formen der Fall ist.

4. Die Altersinvolution wird durch eine Steigerung gewisser schon früher im Organ vorhandener Vorgänge bewirkt: durch vermehrte Auswanderung und Degeneration von Lymphocyten, durch ausgebreitetere Degeneration von Reticulumzellen. Bei *Raja radiata* herrscht dabei schleimige Entartung der Reticulumzellen und ruft eine tiefgreifende Desintegration des Parenchyms hervor. Bei *Raja clavata* ist eine körnige lipoider Degenerationsform die vorherrschende und die Sequesterbildung sehr verbreitet. Bei *Acanthias* und *Chimaera* kommen schleimige und körnige Degenerationsformen in etwa demselben Maßstabe vor.

5. Die 4 Thymuslappen bei *Acanthias* und *Spinax* entstammen je einer der 4 ersten echten Kiemenspalten und zwar dem dorsalen Ende derselben. An der 5. Spalte tritt eine transitorische Thymusknospe auf, am Spritzloch eine placodenähnliche Epithelverdickung, deren Thymusnatur möglich, aber unbewiesen ist.

6. Schon bei der Anlage und dem ersten Anwachsen des Organs durchbrechen die Thymusknospen bei *Acanthias* und *Spinax* den *Musc. constrictor superficialis arcuum visceral.*, dessen Fasern demnach teilweise interlobular eingelagert werden. In das Innere der Lappchen dringen die Muskelfasern nicht ein; myoide Zellen gehen aus ihnen nicht hervor.

7. Lymphocyten sind im Blute und Bindegewebe früher als in der Thymus vorhanden. In der Differenzierungsperiode der Thymus sind solche Zellen in oft beträchtlicher Menge in der Umgebung des Organs zu finden. Der Differenzierung scheint durch Immigration solcher Zellen in die als Reticulum bestehenbleibende epitheliale Anlage zustande zu kommen.

Upsala, im März 1911.

---

### Literaturverzeichnis.

- AFANASSIEW, B., (1877), Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus und der Winterschlagdrüse der Säugetiere, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 14.
- ANTIPA, G., (1892), Über die Beziehungen der Thymus zu den sogenannten Kiemenspaltenorganen bei Selachiern, in: Anat. Anz., Vol. 7.
- BEARD, J., (1894), The development and probable function of the thymus, in: Anat. Anz., Vol. 9.
- , (1899), Functions of the thymus, in: Lancet.
- , (1900:1), The source of the leukocytes and the true function of the thymus, in: Anat. Anz., Vol. 18.
- , (1900:2), A thymus element of the spiracle in Raja, *ibid.*
- , (1902), The origin and histogenesis of the thymus in Raja batis, in: Zool. Jahrb., Vol. 17, Anat.
- VAN BEMMELEN, J., (1885), Über vermutliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 6.
- BROHMER, P., (1908), Die Sinneskanäle und die Lorenzinischen Ampullen bei Spinaxembryonen, in: Anat. Anz., Vol. 32, p. 31 Fußnote.
- DANTSCHAKOFF, WERA, (1908), Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 73.
- , (1910), Über die embryonale Blutbildung bei Reptilien, in: Verh. anat. Ges. (Brüssel).
- DOHRN, A., (1884), Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenspalten der Selachier, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 5.
- ECKER, A., (1851—1859), *Icones physiologicae*, Leipzig.
- , (1853), Art. Blutgefäßdrüsen, in: WAGNER's Handwörterbuch d. Physiologie, Vol. 4, Braunschweig.
- FOHMANN, V., (1827), Das Saugadersystem der Wirbeltiere. Heft 1. Das Saugadersystem der Fische. Heidelberg und Leipzig, p. 44.

- FRIEDLEBEN, A., (1858), Die Physiologie der Thymusdrüse in Gesundheit und Krankheit. Frankfurt a. M.
- FRITSCHÉ, E., (1910), Die Entwicklung der Thymus bei *Spinax niger*, in: Zool. Anz., Vol. 35.
- , (1910), Die Entwicklung der Thymus bei Selachiern, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 47.
- FROBIEP, (1891), Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven, in: Verh. anat. Ges. (München).
- HAMMAR, J. A., (1905), Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüse, in: Anat. Anz., Vol. 27.
- , (1906), Über Gewicht, Involution und Persistenz der Thymus im Postfötalleben des Menschen, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.
- , (1908), Zur Kenntnis der Teleostierthymus, in: Arch. mikrosk. Anat. Vol. 73.
- , (1910), Fünfzig Jahre Thymusforschung, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 19.
- HAUGSTED, CH., (1831—1832), Thymi in homine an per seriem animalium descriptis, Particula I und II, Hafniae.
- JONSON, A., (1909), Studien über die Thymusinvolution. Die akzidentelle Involution nach Hunger, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 73 (auch schwedisch, in: Upsala Läkareförs.'s Förh. [N. F.] Vol. 13).
- LEYDIG, FR., (1852), Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklung der Rochen und Haie.
- , (1853), Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin, p. 26 ff.
- MAXIMOW, A., (1909), Untersuchungen über Blut und Bindegewebe. II. Über die Histogenese der Thymus bei Säugetieren, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 74.
- , (1910), Über embryonale Entwicklung der Blutzellen bei Selachiern und Amphibien, in: Verh. anat. Ges. (Brüssel).
- DE MEURON, P., (1886), Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroïde, in: Recueil zool. suisse, Vol. 3, auch Inaug.-Diss., Genf.
- MIETENS, H., (1910), Entstehung der weißen Blutkörperchen und der Milz bei *Bufo vulgaris*, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46.
- ROBIN, CH., (1845), in: Bull. Soc. philom. Paris (zit. n. d. Folgenden).
- , (1847), Recherches sur un appareil qui se trouve sur les poissons du genre des Raies et qui présente les caractères anatomiques des organes électriques, in: Ann. Sc. nat. (3), Vol. 7, p. 201.
- RUDBERG, H., (1907), Studien über die Thymusinvolution. I. Die Involution nach Röntgenbestrahlung, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.
- , (1909), Om Thymusinvolutionen efter röntgenbestralning jemte några iakttagelser öfver leukolysen i öfrigt hos röntgenbestralade djur, Akad. Aftandl., Upsala.

- SCHAFFER, J., (1893), Über den feineren Bau der Thymus und deren Beziehung zur Blutbildung, in: SB. Akad. Wiss. Wien, Vol. 102, Abt. 3.
- SIMON, J., (1845), A physiological essay on the Thymus gland, London.
- SÖDERLUND, G. und A. BACKMAN, (1909), Studien über die Thymusinvolution. Die Altersinvolution beim Kaninchen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 73 (schwedisch in: Upsala Läkareför.'s Förh. [N. F.] Vol. 13).
- STANNIUS, H., (1854), Handbuch der Zootomie von SIEBOLD und STANNIUS. Vol. 2. Die Wirbelthiere.
- STÖHR, PH., (1906), Über die Natur der Thymuselemente, in: Anat. Hefte, Vol. 31.
- VIALLETON, L., (1907), Sur le rôle topographique des arcs viscéraux et la formation du cou, in: Montpellier méd. (2), Vol. 25.
- , (1908), Sur les arcs viscéraux et leurs rôle topographique chez les Vertébrés, in: Arch. Anat. microsc., Vol. 10.
- WATNEY, H., (1882), The minute anatomy of the Thymus, in: Phil. Trans. Roy. Soc., London, p. 3.
- WEISSENBERG, R., (1907), Über die quergestreiften Zellen der Thymus, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 70.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 9.

Sämtliche Bilder nach MALLORY-gefärbten Präparaten.

Fig. 1. Rindenpartie der Thymus einer 22 cm langen *Raja radiata*. Gz Grenze der Thymus gegen das Bindegewebe; Gf Gefäß. 375:1.

Fig. 2. Thymusläppchen einer 39 cm langen *Raja radiata*. Starke Desintegration; zentrale Bindegewebsinsel. 35:1.

Fig. 3. Detailbild zum vorigen. Rechts oben starke Desintegration, links und unten sind die Zellen etwas enger und mehr epithelial zusammengefügt. Gefäße mit perivaskulärem Bindegewebe. 433:1.

Fig. 4. Thymus von einer 67 cm langen *Raja clavata* mit großen zentralen Sequestercysten (*Seq*). 35:1.

Fig. 5. Eine kleine schleimgefüllte Höhle aus dem Mark einer 47 cm langen *Raja clavata*. 950:1.

Fig. 6. Riesenzelle, mit den umgebenden Reticulumzellen zusammenhängend; aus dem Mark einer 40 cm langen *Raja clavata*. 950:1.

Fig. 7. Markzellen aus der Thymus eines 50 cm langen *Acanthias vulg.* Deutliche Mikrocentren; in den meisten auch kleine schleimähnliche Körnchen. 950:1.

#### Tafel 10.

Sämtliche Bilder nach Präparaten, die in FLEMMING'scher Flüssigkeit fixiert und in Krystallviolett nach BENDA gefärbt worden sind.

Fig. 8. Thymus von einem 67 cm langen *Acanthias vulgaris*. Ein Teil der Reticulumzellen mit fädiger Differenzierung. Schleimzellen (*Schl*). Körnchenzellen mit großen gelbgrau gefärbten Körnchen. 950:1.

Fig. 9. Thymus von einer 57 cm langen *Raja clavata*. Einzelne Fibrillen in dem Reticulum. Ein großer Teil der Reticulumzellen ange-

schwollen mit zahlreichen hyalinen oder durch Osmium grau gefärbten Körnchen. 830 : 1.

Fig. 10. Thymus von einer 39 cm langen *Raja clavata*. Einige Reticulumzellen mit, teilweise quergestreiften, Fibrillen. 950 : 1.

Fig. 11. Thymus von einer 47 cm langen *Raja radiata*. Die Altersinvolution hat einen epithelialen Zusammenschluß der Reticulumzellen mit sich gebracht. Die meisten Zellen zeigen den Charakter von Stachel- und Riffzellen. *Schl* Schleimzelle; *Gz* verdichteter Bindegewebsaum, der von der Thymus durch eine artefakte Spalte getrennt ist. 675 : 1.

Fig. 12. Thymus von einer 72 cm langen *Raja clavata*. Markzellengruppe epithelialer Fügung. *Cy* Cyste mit Cuticularzellen; *Schl* Schleimzellen; *K* Zelle mit chromatolytisch veränderten Kern. 950 : 1.

#### Tafel 11.

Fig. 17 MALLORY-Färbung, die übrigen Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 13. *Raja radiata* 25,5 cm; Längsschnitt durch die vier Thymuslappen; spärliche Schleimzellen. 30 : 1.

Fig. 14. *Raja radiata* 32,5 cm; Thymuslappen mit zentraler Bindegewebsinsel und zahlreichen Schleimzellen. 30 : 1.

Fig. 15. *Raja radiata* 35,5 cm; zwei Thymuslappen mit beginnender Schleimzellendesintegration des Marks — Altersinvolution. 30 : 1.

Fig. 16. *Raja radiata* 41,5 cm; Thymuslappen mit starker Desintegration durch Schleimzellen; in den Randpartien hauptsächlich epitheliales Gefüge (vgl. Fig. 2 und 3). 30 : 1.

Fig. 17. *Chimaera monstrosa* 72 cm. Gruppe von Epithelzellen, konzentrisch angeordnet um drei Schleimzellen und eine mit Zellendetritus gefüllte Cyste. 470 : 1.

Fig. 18. 40 mm langer Fötus von *Spinax niger*. Randpartie der Thymus mit Epithelzellen und einem Lymphocyten. Im anliegenden Bindegewebe einige Lymphocyten. 675 : 1.

Fig. 19. Wie die vorige. Die Lymphocyten in und neben der Thymus sind hier zahlreicher. Ein Lymphocyt und einige Erythrocyten sichtbar im Lumen der Vena jugularis (*V. jug*). 675 : 1.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Nackengabel der Papilionidenraupen.

Von

**Paul Schulze.**

(Aus dem zool. Institute der Universität Berlin.)

**Mit Tafel 12–14, 5 Abbildungen und 22 Photogrammen im Text.**

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Bisherige Arbeiten über die Nackengabel . . . . .	182
II. Material und Technik . . . . .	183
III. Anatomie und Physiologie der Nackengabel . . . . .	184
IV. Innervierung . . . . .	187
V. Histologie und Cytologie . . . . .	187
VI. Die ellipsoide Drüse, die Secretionsvorgänge in ihr und den Schlauchzellen und das Verhalten der Kerne bei denselben .	195
VII. Retractoren und Muskelansätze . . . . .	208
VIII. Beziehungen zwischen dem Bau des Nackenorgans und seiner Funktion . . . . .	213
IX. Histolyse der Gabel . . . . .	215
X. Histolyse des Retractors . . . . .	221
XI. Die Bedeutung der Phagocytose für den Histolyseprozeß der Gabel und des Retractors . . . . .	224
XII. Die Nackengabel als Abwehrorgan . . . . .	226
XIII. Die Phylogenese der Nackengabel und ihre mutmaßliche bio- logische Bedeutung . . . . .	235
Literaturverzeichnis . . . . .	240
Tafelerklärung . . . . .	243

## I. Bisherige Arbeiten über die Nackengabel.

Schon 1705 war die Nackengabel, jenes merkwürdige Organ der Papilionidenraupen, der „Frau Merianin“ (MARIA SIBYLLA MERIAN) aufgefallen, die in ihren „Surinamischen Insekten“ (22) von einer *Papilio*- Raupe sagt: „daß sie am Kopfe mit zwei Hörnern versehen sei, mit denen sie sich zur Wehr setzt, solche ausstreckt und damit giftig stechen könne.“<sup>1)</sup> Ebensowenig konnte die Gabel der Aufmerksamkeit eines RÉAUMUR (27) und RÜSEL VON ROSENHOF (28) entgehen, die über sie ebenfalls berichten und sie abbilden, wenn sie auch die abenteuerliche Vorstellung der MERIAN über dieselben nicht teilen. Eine Beschreibung des Nackenorgans von *Parnassius apollo* findet sich bei SCHÄFFER (1754, 30). Eine Arbeit von KARSTEN (14) aus dem Jahre 1848 behandelt die Gabel von *Pap. polyxenes* F. (*asterias*). Er bildet dasjenige, was man an Totalpräparaten sehen kann, richtig ab: Die Schlauchzellen mit der Stachelcuticula, die Drüsenzellen mit den zu ihnen tretenden Tracheen usw. Seine Beschreibung ist aber größtenteils unverständlich, so wenn er von den Gabelästen sagt: „Das Gewebe dieser Schläuche besitzt eine ganz embryonale Form, sie ist fast dieselbe wie die Umhüllungshaut des Eidotters sie besitzt“ . . . oder „Hier sieht man wie jede Zelle mit ihren endogenen Zellen in einer Spitze ausgewachsen ist“ usw.

Einen wesentlichen Fortschritt bedeutete die Arbeit von KLEMENSIEWICZ (1882, 16), der die Gabel von *Pap. machaon*, soweit es ohne Anfertigung von Schnittserien möglich ist, eingehend untersucht hat. Er vervollständigt die Angaben von KARSTEN und gibt eine klare Beschreibung der einzelnen Elemente des Organes und dessen Funktion. (Von den Zellen der Schläuche beschreibt allerdings auch er nur diejenigen mit der Spitzencuticula.) 1874 machte dann STUDER (38) über die Innervierung der Gabel von *Pap. machaon* einige ungenaue Angaben. Im einzelnen werde ich auf die Befunde und Ansichten dieser Autoren im Text kurz eingehen, ebenso auf die Literatur über die biologische Seite der Frage.

Eine histologisch-cytologische Bearbeitung der Nackengabel lag also nicht vor, ebensowenig war etwas über die Secretionsvorgänge in ihr und über ihr Schicksal während des Puppenstadiums bekannt. Neben der Vervollständigung der anatomischen Angaben, war es also meine Aufgabe in dieser Beziehung Klarheit zu schaffen. Wenn

1) Zitiert nach KLEEMANN (15).

irgend möglich, galt es ferner noch die Phylogenese des Organs und die wahre biologische Bedeutung desselben zu ermitteln.

Bevor ich die Resultate meiner Untersuchungen hier folgen lasse, möchte ich nicht verfehlen, meinen hochverehrten Lehrern Herrn Geheimrat Prof. Dr. F. E. SCHULZE für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Zoologischen Institute und die Erlaubnis, das vorzüglich eingerichtete photographische Atelier desselben benutzen zu dürfen, sowie ihm wie Herrn Prof. Dr. DEGENER für das wohlwollende Interesse, welches sie jederzeit an meiner Arbeit genommen haben, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

## II. Material und Technik.

Von den in Mittel-Europa vorkommenden Papilioniden verwendete ich für meine Untersuchungen aus der Gattung *Papilio* je einen Vertreter der Sectio *Papilio* s. str. und zwar den Schwalbenschwanz, *Pap. machaon* L., und einen der Sectio *Cosmodesmus* HAASE, den Segelfalter, *Pap. podalirius* L.

Machte schon die Beschaffung größerer Mengen von *podalirius*-Raupen oft Schwierigkeit, so konnte ich von *Parnassius apollo* L. im ganzen nur 6 lebende Larven bekommen, während es mir trotz größter Bemühungen überhaupt nicht gelang, von dem Vertreter der 3. Gattung, *Zerynthia (Thais) polyxena* SCHIFF, Material zu bekommen.

Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an der Hand mikroskopischer Schnittserien geführt. Bei der Fixierung lieferte die besten Resultate das Gemisch von CARNOY (Abs. Alkohol 6 Teile, Chloroform 3 Teile, Essigsäure 1 Teil), in das die Raupen oder Puppen lebend geworfen wurden. Nach etwa 5 Minuten wurden die Tiere in der Mitte durchschnitten, um ein besseres Eindringen der Flüssigkeit zu ermöglichen, und darauf weitere 5—7 Minuten in derselben belassen. Die FLEMMING'sche sowie die ZIMMER'sche Lösung (Gesätt. wässrige Pikrinsäure 10 Teile, abs. Alkohol 9 Teile, Essigsäure 1 Teil, Einwirkungsdauer 30—45 Minuten) lieferten weniger gute Bilder. Als Intermedium bei der Überführung von Alkohol in Paraffin wurde ausschließlich Chloroform genommen. Um durch die harte Chitinbekleidung der Objekte, besonders der Puppen, 5  $\mu$  Schnitte zu erlangen, erwies es sich als vorteilhaft, dieselben 3—8 Tage in Paraffin im Wärmeschrank stehen zu lassen, worunter die Gewebe keineswegs leiden; allerdings mußte auch hier meist, um lückenlose Serien von 5  $\mu$  Schnitten zu erhalten, der Block vor jedem Schnitte mit Mastixkollodium betupft werden. Vielfach ge-

nügte aber schon eine Schnittdicke von 10  $\mu$ ; um die feinsten cytologischen Verhältnisse zu ermitteln, wurden aber durch das ausgestülpte Organ Serien von 3  $\mu$  Schnitten angefertigt. Als Färbungsmittel wurden angewendet: Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, WEIGERT'sches und besonders DELAFIELD'sches Hämatoxylin mit Nachfärbung nach VAN GIESON. Recht schöne Bilder lieferte auch die Färbung nach CAJAL in umgekehrter Reihenfolge ( $\frac{1}{2}$  Stunde in Pikroindigkarmin, ohne Abspülen 5—10 Minuten in eine gesättigte wässrige Lösung von Magentarot, darauf Differenzieren in abs. Alkohol, Xylol, Balsam).

Außer den mikroskopischen Untersuchungsmethoden wurden auch solche mit Hilfe der Präparierlupe angewendet. Besonders um die Lagebeziehungen der eingestülpten Schläuche und den Verlauf der Retractoren festzustellen, wurden Raupen nach Betäuben mit Chloroform von der Bauchseite her in der Körperflüssigkeit präpariert. Um die feinen Muskeln deutlich hervortreten und von der Umgebung sich abheben zu lassen, genügte ein Zusatz von Pikrinsäure oder von absolutem Alkohol, durch den die absterbenden Muskeln sich milchweiß färbten.

### III. Anatomie und Physiologie der Nackengabel.

Die Raupen der Tagfalterfamilie der Papilionidae sind vor allen anderen Lepidopterenlarven ausgezeichnet durch den Besitz der sogenannten Nackengabel, auch wohl Wehrdrüse und Osmeterium genannt. Bei Beunruhigung strecken nämlich die Tiere aus dem ersten Thoracalergit zwei schneckenfühlerförmige weiche Zapfen hervor, welche sich gegen die Spitze zu verzüngen. Sie ruhen auf gemeinsamer Basis, sind gabelförmig unter einem Winkel von 90° gegeneinander geneigt und bei ausgewachsenen Raupen der Gattung *Papilio* etwa 10 mm lang (s. S. 196 Textfig. D). Bei Tieren, die soeben das Ei verlassen haben, ist die Nackengabel fast so lang wie der ganze Körper (etwa 4 mm). Sie ist also im Vergleich zur Körpergröße bei jungen Raupen weit stärker entwickelt als bei erwachsenen. Die paläarktischen Papilioniden besitzen gelb oder orange gefärbte Nackenorgane, eine weit größere Mannigfaltigkeit in der Färbung herrscht dagegen bei den exotischen Arten. Und zwar ist hier die verbreitetste Farbe rot in verschiedenen Nuancen; als Beispiele mögen der afrikanische *Pap. nireus* CRAMER und der sumatranische *Pap. memnon* L. dienen. Daneben kommen aber anders gefärbte Gabelorgane vor, oft auch solche mit zweifacher Färbung. So ist dasjenige von *Pap. pompeus* CRAMER gelb (HORSFIELD u. MOORE, 11),

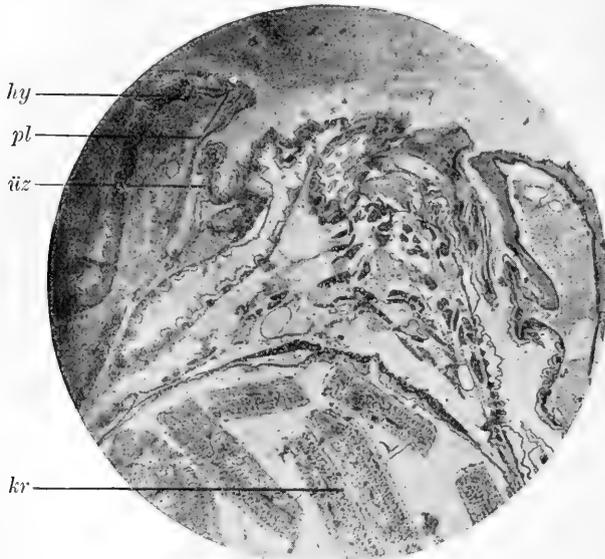
das von *Pap. polices* CRAMER bleichgrün (FAWCETT, 4) und dasjenige von *Pap. brasidas* FELDER sogar tief indigoblau (TRIMEN, 40), *Pap. demoleus* L. weist eine Gabel auf, welche an der Basis gelb, gegen die Spitze zu leuchtend wein- bis karminrot ist (VOSSELER, 41); bei *Pap. cenea* STOLL dagegen ist der Grund der Gabel rot, die Spitze aber grünlich-weiß gefärbt (TRIMEN, 40). Endlich kann sich die Färbung des Organs mit dem Alter des Tieres ändern: so ist das Osmeterium der jungen *Pap. memnon*-Raupe schwarz, das der erwachsenen rot (PIEPERS, 26).

In dem Augenblicke des Ausstülpens der Gabel macht sich sofort ein stark aromatischer Geruch bemerkbar. Viel langsamer als die Ausstülpung erfolgt das Einziehen des Organs. Liegt nur noch das Basalstück außerhalb des Körpers, so wird der Vorgang gewöhnlich einen Augenblick sistiert, dann wird auch dieses eingezogen. Das Einstülpfen der beiden Teilstücke der Gabel erfolgt oft nicht gleichzeitig; es kann z. B. das eine fast völlig zurückgezogen sein, während das andere mit seinem größten Teile noch außerhalb des Körpers liegt.

Im eingestülpten Zustande ist die Basis des Organs in zahlreiche Falten gelegt (Photogramm 1), die beiden Zapfen liegen der dorsalen Körperwand genähert zu beiden Seiten des Vorder- und des Anfangsteiles des Mitteldarmes und reichen bis etwa in die Mitte des dritten Segments. Ventral wird jeder Schlauch durch zahlreiche Muskelbündel gekreuzt, die auf der rechten Seite von links unten nach rechts oben und auf der linken von rechts unten nach links oben ziehend je ein Segment mit dem benachbarten verbinden. Ebenso ziehen in gleicher Richtung mehrere starke Tracheenstämmchen über die Gabelstücke hinweg. An deren freiem Ende setzt sich ein Retractor an, der innerhalb der gemeinsamen Muskelhülle wiederum in mehrere kleine Bündel — bei *Pap. machaon* meistens in 2, bei *Pap. podalirius* in 4 oder 5 — zerfällt. Die Ansatzstellen dieser Muskeln an den Schlauch sind jederseits durch etwa 40 dunkel pigmentierte Stellen markiert. Der Verlauf der Rückzieher zu ihrer anderen Befestigungsstelle ist merkwürdigerweise bei *Pap. machaon* und *Pap. podalirius* verschieden.

Präpariert man eine Schwalbenschwanzraupe von der Bauchseite her, so bemerkt man, wie sich der Retractor etwa auf der Höhe des dritten Segments plötzlich zur gegenüberliegenden Seite wendet und unter der Masse der dorsalen Muskulatur, die in zahlreichen Strängen oro-caudad sich erstreckt, hinziehend, sich mit dem anderen Rückzieher kreuzend an dem vorderen Teile des vierten

Segments sich ansetzt. Diese Verhältnisse bei *Pap. machaon* hatte schon KLEMENSIEWICZ (16) ermittelt. Bei dem Segelfalter dagegen fand ich diese Muskelkreuzung nicht, vielmehr setzt sich hier der Retractor jeder Seite, indem er gradlinig verläuft, am vierten Seg-



Photogramm 1.

*Papilio podalirius*. Raupe frontal. Gabel in eingestülptem Zustande. *hy* Hypodermis. *pl* Plattenepithel. *üz* Übergangszellen. *kr* Kropf. 30:1.

ment derselben Seite an (Fig. 1). Die unmittelbare Folge dieses verschiedenen Verhaltens der rückziehenden Muskulatur ist die, daß die eingezogenen Gabelzapfen bei *Pap. machaon* zangenartig gekrümmt sind, während sie bei *Pap. podalirius* gestreckt verlaufen. Es wäre interessant, wenn sich dieses Merkmal als ein durchgreifender Unterschied zwischen den Raupen der Sectionen *Papilio* s. str. und *Cosmodesmus* HAASE erwiese. Die völlige Einstülpung der Basis endlich geschieht durch zahlreiche Muskelbündelchen, die jederseits am apicalen Ende des Basalsockels ansetzen und im Bogen nach hinten und unten ziehend am ersten Segment inserieren. Die Ausstülpung des Organs erfolgt vermittels der Körperflüssigkeit; durch kräftige Kontraktion der oben erwähnten dorsalen Längsmuskulatur, die sich von hinten nach vorn zusammenzieht, wird das Blut in die Schläuche gepreßt.

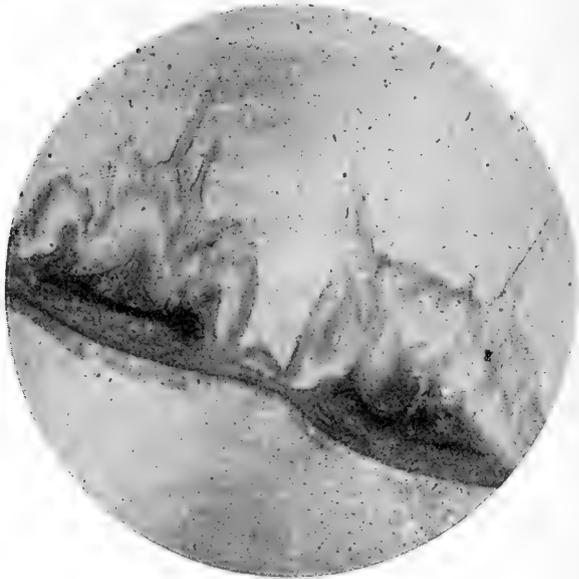
#### IV. Innervierung.

Bei ausgestülptem Organ sieht man bei *Papilio machaon*, wie vom Basalstück her in jedem Gabelast zwei voneinander getrennte verhältnismäßig starke Nerven eintreten. Sie verlaufen längs des Retractors, ohne sich zu verzweigen, und enden an jedem der beiden Teilbündel kurz vor deren Ansatz an die Gabel mit einer senkrecht zum Fibrillenverlauf liegenden Polplatte, welche zahlreiche Kerne enthält. Beim Segelfalter scheinen hier die nervösen Elemente noch weit reichlicher vorhanden zu sein; wenigstens zeigt auf Flachschnitten die ganze Partie von der Mitte des Muskels bis zu seiner Insertion an den Schlauch eine große Anzahl dicht nebeneinander liegender Nervenzellen und -fasern (Fig. 4). Da die GOLGI'sche Methode bei diesem Objekt völlig versagte, konnte ich leider nicht feststellen, ob wir es bei den Nerven mit rein motorischen zu tun haben oder ob sie etwa auch als secretorische die Drüse und den Schlauch versorgende in Betracht kommen. Mit den von mir angewandten Färbungsmethoden habe ich aber nichts derartiges nachweisen können, ebensowenig konnten die Nerven bis zu dem zugehörigen Ganglion verfolgt werden.

#### V. Histologie und Cytologie.

Den Beschreibungen liegen die Verhältnisse bei der Raupe von *Pap. podalirius* zugrunde; wo nichts Besonderes bemerkt ist, handelt es sich immer um diese Species. *Pap. machaon* und *Parnassius apollo* werden dann zum Vergleich herangezogen.

Wie man sich leicht an Schnitten durch eben aus dem Ei geschlüpfte *Pap. machaon*-Raupen überzeugen kann, bei denen die Hypodermiszellen und die Zellen der Gabel fast gleich sind, stellt die Nackengabel eine Vorwölbung der äußeren Haut des ersten Thoracalergits dar. Von den beiden Möglichkeiten, durch die eine Oberflächenvergrößerung erzielt werden kann, einerseits Vermehrung und andererseits Vergrößerung der vorhandenen Zellen, scheinen hier beide verwirklicht zu sein. Das Epithel, welches die Hauptmasse der Schläuche zusammensetzt, besteht aus großen, rundlich polyedrischen Zellen, die etwa 10  $\mu$  lang, 5  $\mu$  hoch und 5  $\mu$  tief sind und deren Basis nach außen halbkuglig vorgewölbt ist. Alle Zellen sind untereinander durch Plasmabrücken verbunden, die etwa nur ein Viertel so hoch wie die Zellen sind (Photogramm 2). Infolgedessen sieht man bei Flachschnitten durch den Schlauch die einzelnen



Photogramm 2.

*Papilio podalirius*. Raupe frontal. 2 Zellen der Gabel. 300:1.

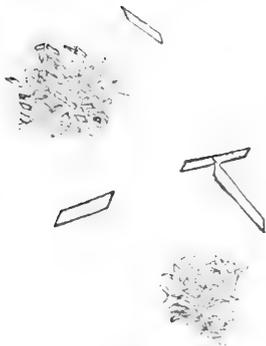


Fig. A.

*Papilio machaon*. Krystalle  
in den Schlauchzellen.  
520:1.

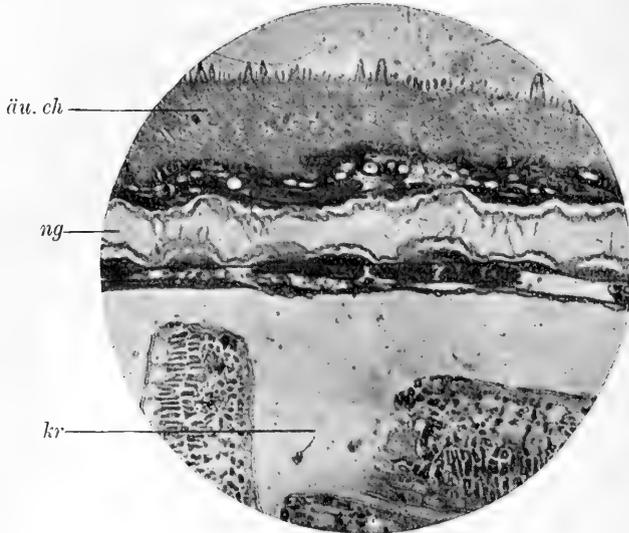
Elemente als etwas abgekantete Ovale von ihrer später noch zu besprechenden Cuticula umgeben, scharf getrennt nebeneinander liegen, da die tiefer liegenden Verbindungsstränge nicht mitgetroffen sind. Im lebenden Zustande ist die Zelle mit größeren und kleineren stark lichtbrechenden, ölig aussehenden, sich mit Osmiumsäure nicht schwärzenden Kügelchen angefüllt. Bisweilen finden sich bei *Pap. machaon* in ihnen auch Drüsen von flachen, intensiv gelb gefärbten Krystallen mit rhombischer Endfläche,<sup>1)</sup> oft liegen unter diesen einzelne isolierte 5—6mal größere von gleicher Ge-

1) Bei neueren Untersuchungen, die ich anstellte, erwiesen sie sich durch ihre Löslichkeitsverhältnisse, ihr Verhalten konzentrierter Schwefel- und Salpetersäure gegenüber usw. als ein Carotin, das in der Krystallform mit dem Mohrrüben-carotin große Ähnlichkeit hat; Gewißheit über die Identität könnte aber nur die Spektralanalyse liefern.

stalt, diese sind dann schwach rötlich gefärbt (Textfig. A). Die von KLEMENSIEWICZ (16) beschriebenen stäbchenförmigen Einschlüsse, die beiderseits abgerundet waren und deutliche Querstriche erkennen ließen, habe ich nicht gesehen. Ich möchte sie nach der Abbildung für Bacterien halten, die sich ja öfters in den Geweben der Insecten finden. Allbekannt ist ja das Vorkommen im Fettkörper von *Periplaneta*. Hierfür spricht, daß sie der Autor nur bei sehr starken Vergrößerungen deutlich sah, während die Krystalle bei zweihundertfacher Vergrößerung schon gut zu erkennen sind.

Bei der Behandlung mit Alkohol werden alle diese Einschlüsse ausgelaugt, infolgedessen erscheint das Plasma der konservierten Zellen netzartig wabig (Photogramm 4 *w*). Die mit deutlicher Membran versehenen Kerne liegen der Basis dicht an, sie sind sehr ansehnlich, oval, in der Längsrichtung des Schlauches stärker gestreckt als in der Querrichtung. Ihr Chromatin besteht aus regelmäßig verteilten ziemlich groben Chromatinbrocken, oft findet sich auch ein chromatischer Kernkörper, ein Caryosom. Die Intima, welche den Schlauch auskleidet, zeichnet sich dadurch aus, daß über jeder Zelle sich ein mächtiger rundlicher Chitinsockel erhebt, auf dem wiederum kleinere Sockelchen sich in mehrere fingerförmige starre Spitzen ausziehen, die etwa ebenso lang sind, wie der ganze Sockel (ohne Spitzen) hoch ist (Photogramm 2, 4 u. 5 *sp*). In diesem findet sich basal eine sich mit Hämatoxylin blaufärbende basophile Chitinschicht, dann in mehreren Längslamellen festeres Chitin, dessen äußerste, stark lichtbrechende Schicht die erwähnten Spitzen trägt. Über den Plasma-  
brücken, die Zelle mit Zelle verbinden, findet sich diese komplizierte Cuticula nicht, sondern nur dünnes, schwach gewelltes Chitin (Photogramm 2). Die Cuticula macht also im ganzen den Eindruck wie eine von tiefen Tälern unterbrochene Kette von Bergmassivs, auf denen sich wiederum die einzelnen höchsten Gipfel erheben. In der Richtung der Zellhauptachse zeigt das Chitin eine deutliche Streifung, und zwar ist es zusammengesetzt aus einer Anzahl dicht nebeneinander stehender Leistchen, die an ihrem apicalen Ende abgerundet sind (Fig. 2 *lei*). Mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit kann man nun an den Schlauchzellen sehen, daß hier das Chitin nicht eine Ausscheidung des Zellplasmas ist, wie z. B. HENNEGUY (9) will, sondern daß sich das apicale Zellplasma selbst in Chitin umbildet; sehr häufig sind Bilder, wie das in Photogramm 4 dargestellte, auf welchen die Bildung der neuen Cuticula zu beobachten ist. Während die basale Hauptmasse des Sarks wabig ist und sich mit

Hämatoxylin leicht bläulich färbt, ist das apicale Plasma, das schon die Bildung der neuen Cuticularspitzen (*nc*) erkennen läßt, von weit dichterem Konsistenz und färbt sich bei der GIESON-Färbung schmutzig bräunlich-gelb; diese Färbung wird aber um so heller, je mehr man

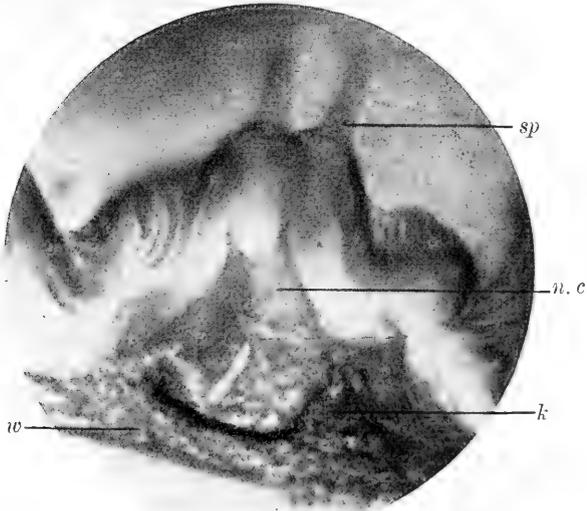


Photogramm 3.

*Papilio podalirius*. Raupe frontal. Gabel durch den Kropf zusammengedrückt.  
*kr* Kropf. *äu. ch* Chitin der Körperoberfläche. *ng* Nackengabel. 80:1.

sich der alten Cuticula nähert; die direkt darunter liegende Schicht ist dann ganz hyalin und gleicht völlig dünnem Chitin. Die einzelnen verticalen Leisten, aus welchen die Cuticula zusammengesetzt ist, möchte ich infolgedessen als in Chitin umgewandelte Gruppen von Stützgerüstsfäden (Linen SCHNEIDER'S) auffassen, deren Umbildung gleichzeitig erfolgte.

Bei einer etwa 1 cm langen jungen *podalirius*-Raupe, die während der Häutung konserviert wurde, liegt die abgestoßene Intima im Innern des Schlauchlumens. Die neue Cuticula zeigt nur eine Längschitinlamelle, das Plasma folgt in seinen Konturen ganz der Cuticula, und man sieht in der Richtung der Hauptachse der Zelle die allmähliche Umbildung des Sarks in eine zweite Chitinlamelle. Auffallend ist, daß in diesem Falle die Mehrzahl der Kerne unverzweigt in der Richtung der Hauptachse angeordnet ist (Fig. 3). Es ist dies das einzige Mal, daß bei der Larve die Hauptausdehnung



Photogramm 4.



Photogramm 5.

Photogramm 4 u. 5. *Papilio podalirius*. Raupe frontal. Zelle der Gabel. *sp* Spitzen. *so* Sockel der Cuticula. *n. c* die neue Cuticula. *k* Kern. *ca* Caryosom. *w* das wabige Plasma. 650:1.

des Kernes sich nicht in der Zellnebenachse befand. Ob diese Lage mit der Chitinbildung zusammenhing, muß ich dahingestellt lassen.

Nachdem wir uns über den Bau der Schlauchzellen unterrichtet haben, bleibt uns noch übrig, einige Zellarten zu betrachten, die den Übergang zwischen der Hypodermis und den typischen Gabelzellen vermitteln und gewissermaßen das Gelenk der Gabel bilden. Die normale Hypodermis stellt ein ziemlich hohes Cylinderepithel dar, dessen Kerne in der Zellmitte liegen. Sie weisen eine sehr deutliche Kernmembran und spärliches Chromatin auf. Als cuticulare Ausscheidung besitzen diese Zellen mehrere in der Richtung der Zellnebenachse liegende Chitinlamellen, von denen die oberste, offenbar härteste, sich intensiv mit Pikrinsäure färbt. Sie trägt schwarz pigmentierte Chitindörnchen. In der Nähe der Einstülpöffnung verlieren die Zellen an Höhe und werden fast quadratisch. Sie tragen aber noch die Dörnchen. Verfolgt man nun auf Schnitten bei eingestülptem Organ caudorostrad, also vom 2. Segment her, den Übergang der Hypodermiszellen in die den Schlauch zusammensetzenden, so macht sich zuerst das Aufhören des Pigments bemerkbar, die gelbe Schicht stellt also die oberste Begrenzung dar. Ganz plötzlich gehen dann die Hypodermiszellen in Plattenepithel über (Photogramm 1 *pl*). Der langgestreckte Kern dieser Zellen ist sehr groß und weist ein regelmäßig verteiltes grobkörniges Chromatin auf, in dem sich bisweilen eine größere Chromatinzusammenballung, ein Caryosom, findet. Das Plasma dagegen bildet nur einen dünnen Wandbelag. Überkleidet ist diese Zellschicht von einer dünnen, wenig festen Chitinintima, welche in mehreren, sich mit Hämatoxylin blau färbenden Längslamellen liegt. Wiederum findet nun ein sehr plötzlicher Wechsel der Zellart statt, und zwar gleichen die nun folgenden Elemente den typischen, oben besprochenen Schlauchzellen, unterscheiden sich aber durch ihre Cuticula. Diese weist nämlich nur den basalen Sockel auf, an dem wieder deutlich die Längsschichtung und die Kerbung des Randes wahrzunehmen ist; meist spitzt sich aber der Sockel in seiner Gesamtheit an seinem apicalen Ende zu, ohne aber einzelne scharf abgesetzte, dünne Spitzen zu tragen (Photogramm 1 *üz*).

Bei ganz jungen Raupen geht das Plattenepithel ganz allmählich in die Schlauchzellen über, und diese wiederum haben genau den gleichen Bau wie bei der erwachsenen Raupe die Übergangszellen zwischen Plattenepithel und typischen Gabelzellen.

Auf der anderen Seite vom Kopfe her auf die Eingangsöffnung zu findet sich typische cylindrische Hypodermis gar nicht, sondern

nur das quadratische Epithel mit Dörnchen, darauf das Plattenepithel usw.

Jetzt bleibt uns noch übrig, diejenigen Zellen zu besprechen, welche bei ausgestülptem Organ zwischen den beiden Gabelästen dorsal die Verbindung herstellen. Auf der Außenseite setzen sich ja, wie wir gesehen haben, die typischen Schlauchzellen in die nur Chitinsockel tragenden Übergangszellen fort, dasselbe ist auf der Innenseite der Fall. Hier gehen sie nun nicht plötzlich, sondern ganz allmählich in ein platteres Epithel über. Die Kerne behalten ihre Länge bei, sind aber in der Breite zusammengedrückt; dadurch wird das Chromatin zusammengedrängt, so daß es scheinbar reichlicher vorhanden ist. Die auskleidende Cuticula besteht aus einer geschichteten Lage dünnen Chitins, die ganz der des Plattenepithels entspricht. Die Nackengabel von *Pap. machaon* weicht in einigen Punkten von dem eben Besprochenen ab. Zunächst ist hervorzuheben, daß sich hier die Hypodermiszellen an der Vorderseite des Nackenorgans zu einem Wulst emporfalten, welcher den untersten Teil der Gabelbasis bildet und auch bei eingestülptem Organ über der Körperoberfläche liegt. Die Matrixzellen verlieren eine Strecke weit etwas an Höhe, gehen aber dann nicht in Plattenepithel über wie beim Segelfalter, sondern in Cylinderzellen, die etwa doppelt so breit sind wie jene und etwas größere in der Hauptachse gestrecktere Kerne aufweisen. Ihr Plasma zeigt wabige Struktur, zwischen den einzelnen Zellen liegen große Vacuolen (Fig. 7 *cz*). Auf sie folgen dann die Schlauchzellen. Die Cuticula verhält sich genau so wie an der entsprechenden Stelle bei *P. podalirius*; auch hier geht das härtere Chitin in weicheres über. Zu bemerken wäre noch, daß in dem Chitin über den Übergangszellen zwischen Hypodermis und vacuolisierten Zellen eine Wellenlinie sich tief blau färbt (Fig. 7 *w*). Die Gabelzellen sind bei *P. machaon* in der Längsrichtung der Gabel etwas gestreckter als bei *podalirius* (12  $\mu$  lang), dafür aber weniger hoch (4  $\mu$ ). Die Schlauchcuticula besteht in ihrer Gesamtheit aus weit dünnerem Chitin als die von *podalirius*. Die Spitzen sind weniger zahlreich und kürzer, doch finden sich bisweilen auch Stellen der Cuticula, wo die Spitzen fast ebenso zahlreich sind wie bei *P. podalirius* (Textfig. B *b*). Sehr selten kommen Verwachsungen zweier Spitzen in ihrem basalen Teile vor, so daß ein Gebilde ähnlich einer Pedicellarie entsteht (Textfig. B *p*). Auf Schnittpräparaten nimmt die Cuticula meistens eine ganz unregelmäßige Form an, während sie beim Segelfalter durchaus form-

beständig ist. Ferner sind die Buchten, die je zwei benachbarte Schlauchzellen voneinander trennen, bei weitem nicht so tief wie bei *podalirius*, oft sind sie ganz verwischt. Daß der Retractor einen anderen Verlauf nimmt, haben wir schon oben gesehen. Nicht un-

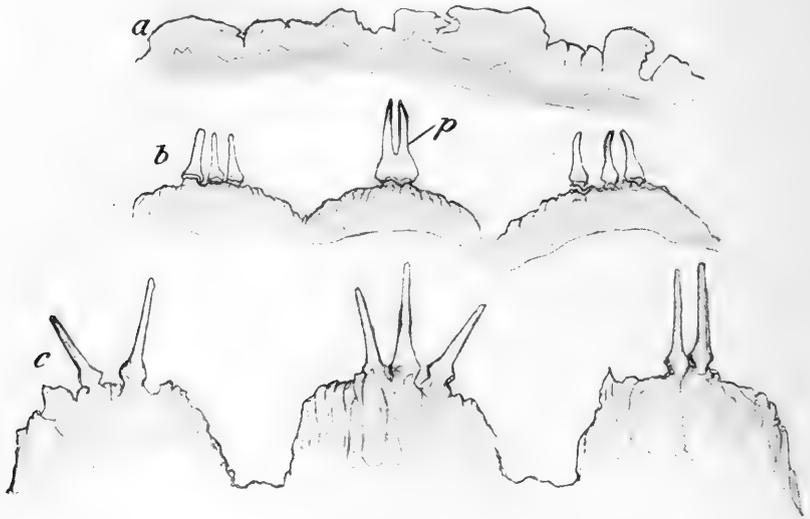


Fig. B.

Cuticula der Gabel a von *Parnassius apollo*, b von *Papilio machaon*, c von *Papilio podalirius*.

erwähnt darf bleiben, daß in den Basalsockel der Gabel bei *P. machaon* auf jeder Seite, links und rechts, zwei typisch gebaute Häutungs-(VERSON)drüsen münden (Textfig. C), während dieselben bei *P. podalirius* nicht im Nackenorgan selbst, sondern jederseits seitlich dicht daneben in der äußeren Körperbedeckung der Larve enden. Es sind also bei den *Papilio*-Raupe Vorkehrungen getroffen, um das Abstoßen der mächtigen Schlauchcuticula möglichst zu erleichtern. Bei *Parnassius apollo* endlich sind die Schläuche nur 2 mm lang, zeigen keine Verjüngung gegen die Spitze hin und sind durch eine Querfurche senkrecht zur Längsachse der Schläuche gegen die Basis abgesetzt. Die Zellen der Gabeläste stellen ein durchaus homogenes Epithel dar ohne Einbuchtungen zwischen den Zellen. Die rundlichen Kerne sind in der Nebenachse nur wenig länger als in der Zellhauptachse (Fig. 10 sch. z). Die Cuticula liegt in mehreren Schichten und ist nur schwach und ganz unregelmäßig gewellt (Textfig. Ba). In der

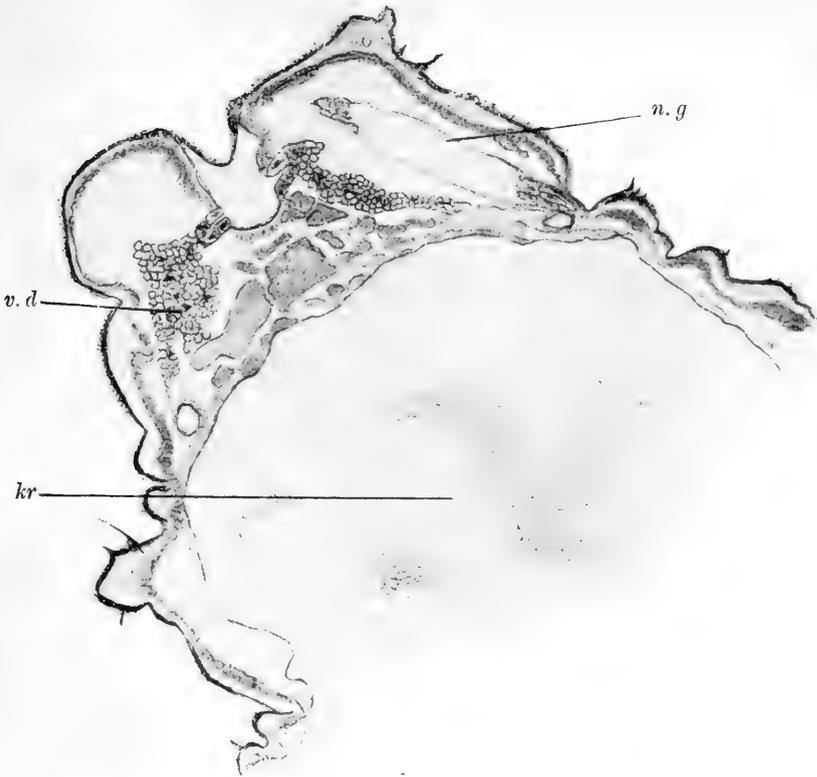


Fig. C.

*Papilio machaon*. Frontalschnitt durch den Vorderteil der Raupe. *n.g* Nackengabel angeschnitten. *v.d* VERSON'sche Häutungsdrüsen. *kr* Kropf mit Nahrungsresten.

Ausbildung der, wie wir noch sehen werden, für die Gabel so wichtigen Cuticula, haben wir also drei verschiedene Stufen, deren ursprünglichste durch *Parnassius apollo*, deren höchste, am weitesten entwickelte durch *Pap. podalirius* repräsentiert wird, während *Pap. machaon* eine Mittelstellung einnimmt (Textfig. B).

#### VI. Die ellipsoide Drüse, die Secretionsvorgänge in ihr und den Schlauchzellen und das Verhalten der Kerne bei denselben.

In eingestülptem Zustande macht sich in jedem Schlauche dicht über der gemeinsamen Basis eine Anschwellung bemerkbar, die bei ausgewachsenen Raupen etwa  $\frac{1}{4}$  des ganzen Schlauches darstellt.

Sie zeigt die Stelle an, wo der Hauptdrüsenkomplex liegt. Ich will diese Drüse ihrer Form nach die ellipsoide Drüse nennen. Ihre Zellen liegen in Form einer Ellipse, deren Hauptachse mit der Schlauchlängsachse zusammenfällt, und zwar radial auf ihrer Peripherie angeordnet. Die polyedrischen Zellen sind am stärksten gestreckt in der Transversalebene des Schlauches, halb so ausgedehnt in seiner Frontalebene und wieder nur halb so lang wie in dieser in der Sagittalebene. Die Zellen haben also ungefähr die Form von Leberzellen bei Wirbeltieren. Infolge ihrer radialen Anordnung bleiben an der Zellbasis, oft aber auch weit zwischen den Zellen hinauf, Interzellularlücken frei (Fig. 9 *iz*). An ihrem apicalen Ende verschmelzen alle Zellen miteinander und gehen in eine Protoplasma-



Fig. D.

*Papilio machaon*. Vorderteil der Raupe mit Nackengabel von hinten. *e* ellipsoide Drüse. 5:1.

masse über, an der keine Zellgrenzen mehr zu erkennen sind, wohl aber mit Hämatoxylin schwärzbare, in der Hauptachse der Zellen verlaufende Linen (SCHNEIDER) (Fig. 9 *ap. P*). Die recht ansehnlichen Kerne, die denen der Schlauchzellen sehr gleichen, liegen in der Ruhelage wie diese in der Querrichtung der Zelle gestreckt der Basis dicht an, bisweilen läßt sich in ihm auch ein Plasmosom nachweisen (Fig. 9 *pl*). Betrachten wir bei ausgestülptem Schlauche die Drüsengregion, so sehen wir, wie an dieser Stelle die Cuticula eine Einbuchtung aufweist, welche die Ellipsenform der Drüse wiederholt (Textfig. D). In der Schlauchlängsrichtung in der Mitte der Mulde erhebt sich die Cuticula wieder, sie ist an dieser Stelle aus dünnem Chitin gebildet, das auch die Linensäulchen zeigt und wohl unter

Einfluß des Secrets, welches durch sie hindurch diffundiert, bräunlich gefärbt ist, weshalb diese Stelle an der Innenseite der ausgestülpten Gabel dicht über der Basis schon mit bloßem Auge als feiner Längsstrich meist deutlich wahrzunehmen ist. Die bei ausgestülptem Organ innere Begrenzung wird gebildet durch eine dünne aus zwei feinen Lamellen bestehende Grenzlamelle (Fig. 9 *grl*), die auch den ganzen Schlauch auskleidet und sich unmittelbar in das Myolemm der Retractoren fortsetzt. Das Vorhandensein von Zellen in ihr wird nur äußerst selten angezeigt durch einzelne langgestreckte Kerne. Ich habe diese aber nur bei der Begrenzung des Drüsenkomplexes und, wie gesagt, nur wenige Male gesehen, während sie im ganzen übrigen Schlauch atrophiert zu sein scheinen. Noch wäre zu erwähnen, daß jederseits ein starker Tracheenast sich auf den Drüsen verzweigt und auch einige Ästchen in die über der Drüse liegende Schlauchpartien abgibt. Die feinsten Endigungen, soweit sie wahrnehmbar sind, verzweigen sich zwischen den beiden Lagen der Grenzlamelle (Fig. 9 *tr*).

Die elliptische Einbuchtung der Cuticula wird nun in ihrer bei ausgestülptem Schlauch der Außenwelt zugekehrten Seite teilweise dadurch geschlossen, daß auf diejenigen Drüsenzellen, die an der Krümmung der Ellipse liegen und sich etwas in die Cuticular-einsenkung verbiegen, sich nach außen zu Schlauchzellen mit ihrer typischen Cuticula, die hier weit in das Lumen vorspringt, auflegen und so dasselbe bis auf einen länglichen Spalt einengen. Besonders auf Frontalschnitten der *podalirius*-Raupe sieht man, wie sich jederseits ein aus zwei verschiedenen Zellschichten gebildeter Damm in das Lumen vorschiebt und nur eine mittlere Öffnung frei läßt (Fig 2 *d*). Die Cuticula der Drüsenzellen setzt sich am apicalen Ende der Dämme unmittelbar in die Spitzencuticula des Schlauches fort. Bei jungen Larven ist der Drüsenkomplex relativ bedeutend ausgedehnter, er nimmt etwas über die Hälfte jedes Schlauches ein; die Trachee dagegen, welche ihn versorgt, ist weit weniger verzweigt als bei ausgewachsenen Raupen.

Über das chemische Verhalten des sauren Secrets, das von dem Drüsenkomplex ausgeschieden wird, liegen leider nur die alten Angaben von KARSTEN (14) vor. Er sagt darüber Folgendes: „. . . sie entleeren einen ähnlich der Buttersäure stark riechenden Stoff . . . dieser rötet vorübergehend stark Lakmus, bringt in der Nähe von ätzendem Ammoniak weiße Nebel hervor und besitzt einen etwas beissenden, sauern, doch nicht unangenehmen Geschmack. Mit Wasser

zusammengebracht sieht man darin unter dem Mikroskop ölartige Tropfen. Ammoniak damit gesättigt, krystallisiert in Gruppen von tafelförmigen oder prismatischen Krystallen, die zum zwei- und einigliedrigen System gehören, bei erhöhter Temperatur nicht flüchtig sind, sondern sich zersetzen unter Ausstossen von brenzlich riechenden Dämpfen. Ätzenden Baryt löst die Säure auf, das Salz krystallisiert sehr schwierig in Gruppen von sehr feinen Nadeln.“

In den Zellen der Drüse haben wir es mit sogenannten Eiweißzellen (Serocyten SCHNEIDER's, 31) zu tun.

Und wie gewöhnlich, ist auch hier bezeichnend für diese Zellart die sich durch intensive Blaufärbung mit Hämatoxylin kundgebende basische Natur des jungen Secrets, das in dicht gedrängten Körnchen die ganze Basis der Zellen einnimmt. Bei der Secretion zeigt nun, und zwar besonders deutlich bei halberwachsenen *machaon*-Larven, die oben erwähnte Protoplasmamasse, in welche die Zellen apical übergehen, ein sehr eigenartiges Verhalten. Sie franst sich nämlich in eine große Zahl feiner Ausläufer aus, welche wahrscheinlich aus einem axialen Linomfaden mit einem ihm umgebenden Plasmabelag bestehen (Photogramm 11 *fr*), wenn auch ersterer oft nicht deutlich wahrnehmbar ist.

Oft findet man Bilder wie das in Photogramm 11 bei *sf*? dargestellte; doch konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob es sich in den fraglichen Gebilden, die sich bis auf den Kern herabsetzen, um Linen handelt, denen Secretkörner dicht anliegen, die also Secretfibrillen darstellen würden, oder aber ob wir es mit feinsten Kernaussläufern zu tun haben, welche die Zellen durchsetzen. So wie sie sich anatomisch der zerfaserte Teil der Drüse von dem konsistenten basalen scharf abhebt, so besteht ein ebenso durchgreifender Unterschied im Verhalten beider Regionen Farbstoffen gegenüber. Während die Basis mit dem unreifen Secret sich mit der Hämatoxylin-GIESON-Färbung blau färbt, nimmt die apicale Plasmamasse einen rein gelben Ton an. Hier ist also nur reifes acidophiles Secret vorhanden.

Das Zustandekommen der Fasern hat man sich wohl so zu denken, daß die bei Secretionsvorgängen gewöhnlich durch Zusammendrängen des Plasmas auftretenden Vacuolen hier unter Einfluß der hindurchfließenden Secretmengen sich hauptsächlich in der Richtung des Stromes gebildet haben. Die Reste des Plasmas wurden dabei gegen das stehenbleibende Gerüst gedrängt. Ob am apicalen Ende dann noch eine feine Protoplasmanschicht vorhanden ist, die

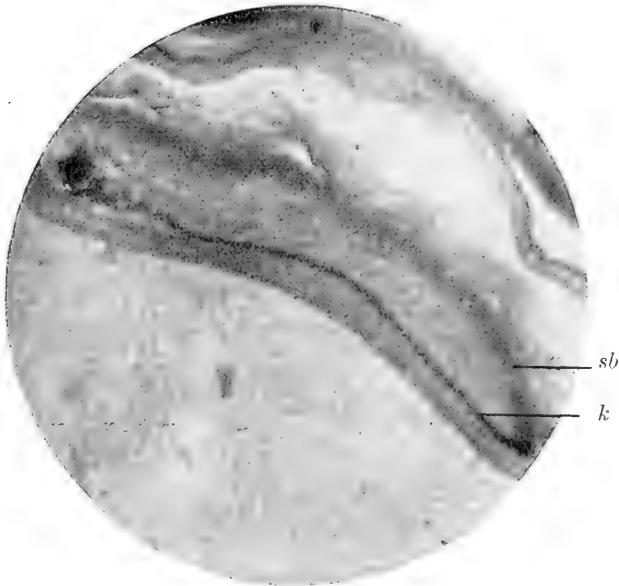
die Zellen gegen die Cuticula abschließt und die erst bei der Konservierung reißt, so daß jetzt einzelne freistehende Lämpchen vorhanden sind, muß dahingestellt bleiben.

Die Cuticula findet man in diesem Stadium — wohl durch den Druck des Secrets bei der Konservierung — immer abgehoben (Photogramm 11 c); zwischen ihr und den Plasmafähnchen liegt dann gewöhnlich gelbes Secret. Vor Beginn der Secretion geht meist auch mit dem Kern eine Veränderung vor, er nimmt nämlich ungefähr die Form eines Rettigs an, indem er sich in der Zellhauptachse streckt und einen dünneren Fortsatz, der auch einen oder mehrere kleine Seitenzweige abgeben kann, durch die ganze Zelle bis an den apicalen Drüsenteil entsendet (Fig. 7 r. k); und man hat ganz den Eindruck, als wollte der Kern dem Secret gewissermaßen den Weg zeigen. Außer dieser rettigförmigen Hauptzuspitzung des Kernes scheinen aber noch, wie schon eben erwähnt, jene allerfeinsten von dem rundlichen Hauptteil des Kernes ausgehenden Ausläufer vorhanden zu sein. Besonders bemerkenswert ist, daß regelmäßig in allen Kernen der in Secretionsphase befindlichen Drüse 6—8 ungewöhnlich große chromatische Kernkörper auftreten.

Von KARSTEN (14) und im Anschluß an ihn von KLEMENSIEWICZ (16) wird unter Verwerfung der gleich mitzuteilenden Ansicht von LEYDIG (19) angenommen, daß die ellipsoide Drüse in der Nackengabel die einzige Secretbereiterin sei. LEYDIG sagt nämlich folgendermaßen: „Mir scheinen die beiderlei Zellen für Sekretionszellen gelten zu müssen, deren Absonderungsprodukte zusammen den spezifischen Geruch verbreiten.“ Die Meinung, daß auch die eigentlichen Schlauchzellen drüsiger Natur sind, zunächst ohne Begründung ausgesprochen, bestätigt sich durch ein eingehendes Studium der Cytologie der Schlauchzellen, wenn nicht schon die gelben Tröpfchen in den Zellen dafür sprächen.

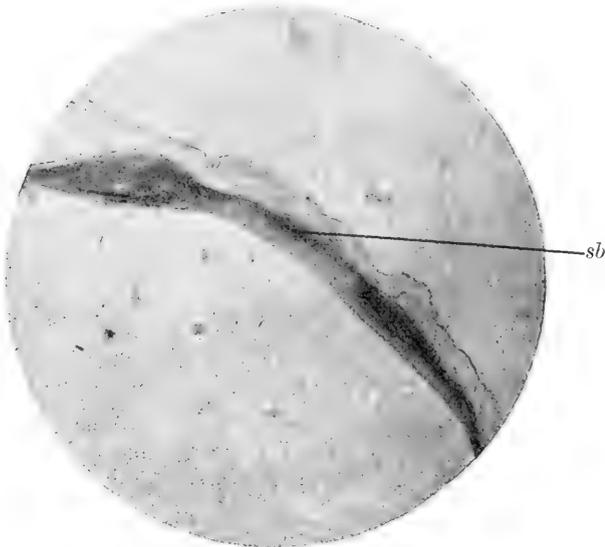
Bei *Pap. machaon* verläuft die Secretion, und zwar unter reger Anteilnahme des Kernes, folgendermaßen: Zunächst strecken sich die der Basis anliegenden rundlichen Kerne der Gabelzellen außerordentlich in der Längsrichtung des Schlauches. Während gewöhnlich, aber nicht immer, ein rundliches Kernstück mit dem unregelmäßig und locker verteilten Chromatin unverändert bleibt, zieht sich das andere Ende in einem ganz dünnen Faden aus, in welchem das Chromatin meist dicht zusammengedrängt ist und der sich durch die ganze Zelle erstreckt. Von dem freien Ende des Fadens geht nun

ein Strang unreifen, sich blau färbenden Secrets, der ungefähr viermal so breit ist wie der Kernaussläufer, im Bogen dicht unter der Cuticula bis zu dem in Ruhe gebliebenen Kernstück zurück (Photogramm 6 *sb*). Im nächsten Stadium des Secretionsvorganges kontrahiert sich der Kern wieder etwas, wobei er, indem er sich nach der Oberfläche der Zelle zu krümmt, etwa halbmondförmige Gestalt annimmt. Auf diese Weise wird er gewöhnlich etwas breiter, und sein Chromatin ist infolgedessen etwas lockerer gelagert. In die Zelle ragen von dem Kernbogen aus einzelne dünne Ausläufer hinein. In diesem Zustand füllt sich allmählich auch derjenige Zellteil — zwischen dem Kern und dem oben erwähnten Secretbogen —, der bis jetzt keine Absonderungen aufwies, mit blauen Granulis. Wenn auf diese Weise in der ganzen Zelle Secret gebildet worden ist, setzt die Abscheidung in den kernlosen Verbindungsstücken zwischen zwei Zellen, die sich bei *P. machaon* allerdings oft kaum von diesen abheben, ein, und zwar bildet sich wiederum ein Secretbogen dicht unter der Cuticula, der sich zwischen den aufgelockerten Enden der beiden benachbarten Zellkerne ausspannt (Photogramm 7 *sb*). Zum Schluß verflüssigen sich die basophilen körnigen Abscheidungsprodukte, wobei sie sich gleichzeitig mit Pikrinsäure lebhaft gelb färben. Merkwürdigerweise setzt der Umschlag nicht zuerst in den dicht unter der Cuticula, sondern in den dicht über dem Kern liegenden Granulis ein. Der zuerst gebildete Secretionsbogen bleibt daher am längsten basophil; wenn alle Absonderungen zwischen ihm und dem Kern ihre definitive Beschaffenheit angenommen haben, hebt er sich noch deutlich als blaues Band von dem homogenen acidophilen Secret ab. Während dieses letzten Stadiums nimmt der Kern allmählich die für seine „Ruhelage“ charakteristische oben beschriebene Form wieder an. Bei *P. podalirius* zeigen die Kerne ein etwas anderes Verhalten bei der Secretion. Man findet besonders zwei Haupttypen, zwischen denen alle Übergänge vorkommen. Entweder zersplittern sie an einem Ende in eine große Zahl feiner Ästchen (Photogramm 4), oder aber der ganze Kern zerteilt sich sternförmig in alle Richtungen des Raumes (Photogramm 5); im Zentrum des Sternes findet sich dann bisweilen ein Caryosom (*ca*). Ich habe diese Kerne bei meinem Material mindestens ebenso oft wahrgenommen wie die oben beschriebenen in Ruhelage. Eine Gabel zeigt gewöhnlich entweder alle Kerne in Secretionsphase oder alle ruhend. Die Secretgranula, welche ich nie so dicht gedrängt in Secretionsherden fand wie bei *P. machaon*, sind wegen



Photogramm 6.

*Papilio machaon.* Zelle der Gabel in Secretion. *k* der lang ausgezogene Kern. *sb* Secretbogen. 740:1.



Photogramm 7.

*Papilio machaon.* Secretion im Zwischenstück zwischen zwei Zellen. *sb* Secretbogen. 280:1.

ihrer Kleinheit auch bei den stärksten Vergrößerungen nur schwer wahrzunehmen. Sie liegen längs der Maschen des sehr deutlichen wohl durch die Auslaugung der reifen gelben Tropfen entstandenen Plasmanetzes, und es ist oft fast unmöglich zu entscheiden, ob man feinste Ausläufer des Kernes oder Plasmamaschen mit blauem unreifen Secret vor sich hat.

Es erhebt sich nun die Frage, wie die Produkte der Schlauchzellen nach außen gelangen. Bei dem verhältnismäßig dünnen Chitin der Schwalbenschwanzraupe kommt wohl ein Hindurchdiffundieren des Secrets längs der ganzen Schlauchcuticula in Betracht, bei *P. podalirius* dagegen ist ein Hirndurchtreten durch das über den Zellen enorm entwickelte Chitin nicht wahrscheinlich. Hier kämen für die Abscheidung nach außen die Verbindungsstücke zwischen zwei Zellen mit ihrem dünnen Chitin in Frage.

„Folgender Umstand aber scheint mir dafür zu sprechen, daß wenigstens für die in der Nähe der eigentlichen Drüse liegenden Schlauchzellen noch eine zweite Art der Secretabgabe in Rechnung zu ziehen ist. Betrachtet man nämlich einen Querschnitt durch die Gabel in Höhe der ellipsoiden Drüse, bevor diese mit der Secretbildung begonnen hat, so zeigt sich in letzterer Folgendes: Die Kerne fangen an, sich in der Längsrichtung auszuziehen, junges Secret ist noch nicht wahrzunehmen, der apicale Zellrand vor dem Übergang in das gemeinsame Plasma ist von reifem Secret intensiv gelb gefärbt (Fig. 9 *gz*), dann folgt plötzlich da, wo die Schlauchzellen in den Apicalteil der Drüse einmünden, eine stark blau gefärbte unregelmäßige Schicht (Fig. 9 *bz*), und es hat ganz den Anschein, als seien hier zwei heterogene Flüssigkeiten zusammengefloßen, und es stauet sich nun die blaue vor der apicalen Plasmamasse. In der Färbung der letzteren endlich herrscht in diesem Stadium keine Regelmäßigkeit, man findet sie in zwei Nuancen, bläulich aber bedeutend heller als die eben erwähnte blaue Zone, oder aber hellgelblich. Das Linom in ihr ist deutlich wahrzunehmen, eine Ausfransung hat nicht stattgefunden, und auch die Cuticula ist nicht abgehoben (Fig. 9). Mir erscheint es daher so, als ob durch diese Drüsenpartie zweierlei Ausscheidung vor sich geht, eine sehr heftige, deren Begleiterscheinung wir oben schon kennen lernten von seiten der eigentlichen Drüsenzellen, und eine weit schwächere von seiten der benachbarten Schlauchzellen“, schrieb ich in meiner Dissertation (Die Nackengabel der Papilionidenraupen. Berlin, Januar 1911). Nachdem ich aber mittlerweile die Secretionsvorgänge in den Schlauchzellen noch ein-

gehender verfolgt und besonders auch festgestellt habe, daß der Umschlag in die Acidophilie nicht im apicalen, sondern in dem über dem Kern liegenden Teil der Zelle einsetzt, deute ich die betreffenden Bilder anders: wir haben hier den letzten Abschnitt des Secretionsvorganges in der ellipsoiden Drüse vor Augen. In den Zellen ist das Secret schon acidophil, nur im gemeinsamen Apicalplasma ist noch unreife Granula vorhanden. Da hier die Fransenbildung noch nicht eingetreten ist, findet diese offenbar erst statt, wenn alle Absonderungen ihre definitive Beschaffenheit angenommen haben. In der Tat sehen wir auch, daß, wenn dieser Zustand eingetreten ist und als Anzeichen der starken Abscheidung des reifen Secrets nach außen im Apicalplasma die Ausfransung erfolgt, in den Zellen schon wieder mit der Neubereitung von Secret begonnen wird.

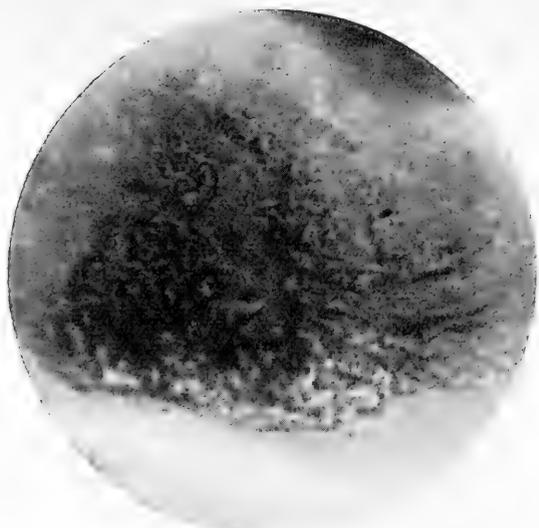
Die im Bau von den untersuchten *Papilio*-Arten recht abweichende Drüse von *Parnassius apollo* liegt nicht wie bei diesen dicht über der Gabelungsstelle, sondern unter dem distalen Ende jedes Gabelastes, äußerlich schon kenntlich gemacht durch eine schwarz chitinierte, länglich ovale Platte. Die Schlauchcuticula senkt sich an dieser Stelle leicht ein, um dann einen Chitinaufsatz zu bilden, der von der eben erwähnten Platte bedeckt ist (Fig. 8 und Fig. 10 *aufs*). Diese besteht aus einem starken, schwarzen, peripheren Chitiring, im Innern des ovalen Ringes findet sich ein unregelmäßiges System großer Maschen dieses festen pigmentierten Chitins, während die Zwischenräume durch dünneres helleres ausgefüllt sind (Fig. 11). Die seitliche Begrenzung des Aufsatzes besteht ebenfalls aus dem festen Chitin. Aus diesem besteht auch, wie sich auf Sagittalschnitten deutlich zeigt, die ganze innere Begrenzung gegen die Drüse zu; die dünnen Stellen sind also nur auf der obersten Schicht der Platte ausgespart worden. Unter diesem Aufsatz liegt wieder eine Protoplasmamasse, deren Gerüstfäden in Anschwellungen münden, die sich am nach innen gerichteten Rande der verschließenden Chitinplatte finden (Fig. 10 *ger*). Die Drüsenzellen sind auf Sagittalschnitten in der Nebenachse der Zelle etwas breiter als die der *Papilio*-Arten. Sie verschmelzen schon dicht über dem basalen Kern und gehen auch hier in eine keine Zellen mehr erkennende Protoplasmamasse über, die den größten Teil der Drüse darstellt. Der apicalen Drüsenpartie von *Papilio* entspricht aber streng genommen nur der Teil unter dem Aufsatz (Fig. 10). Die Secretion vollzieht sich folgendermaßen. Die Kerne bleiben an der

Zellenbasis liegen, sie lappen und spalten sich aber in der mannigfaltigsten und bizarrsten Weise. Noch auf Schnitten hat man den Eindruck, als ob sie jeden Augenblick ihre „Pseudopodien“ bewegen wollten (Photogramm 10). Hierbei kann entweder der ganze Kern tiefe Buchten bekommen, so daß er bisweilen etwa die Form eines zerknüllten Tuches hat (Photogramm 9), oder aber es bleibt ein Kernteil in Ruhe, und nur die eine Hälfte nimmt an der Oberflächenvergrößerung teil (Photogramm 10). In anderen Fällen ist der Kern durch tiefe Einschnitte seiner ganzen Länge nach gespalten (Photogramm 8 *k*). Je weiter sich die Ausläufer von der Hauptmasse entfernen, die große unregelmäßige Chromatinbrocken enthält, desto feiner wird die Kernsubstanz (Photogramm 10). Überall da, wo diese dünnen Kernstränge und Lappchen in das Plasma hineinreichen, treten Secretionsherde auf (Photogramm 8), so daß es besonders bei der gleichen Färbbarkeit beider Substanzen den Anschein hat, als ginge das Secret aus dem Chromatin hervor. Bei stärksten Vergrößerungen sieht man jedoch, daß ein beträchtlicher Größenunterschied zwischen den feinsten Chromatinkörnchen

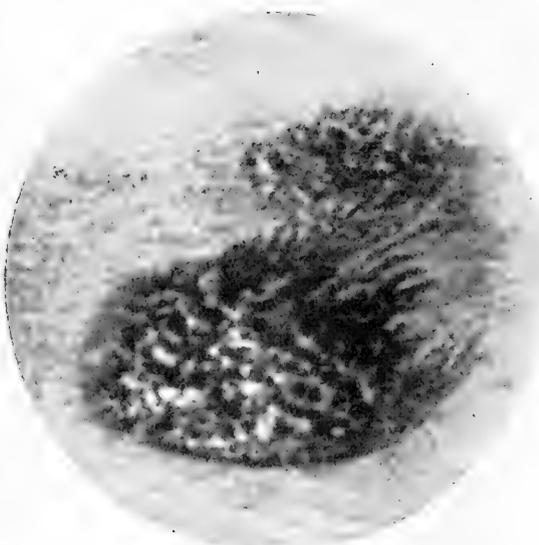


Photogramm 8.

*Parnassius apollo*. Raupe, Gabelast sagittal. 2 Zellen der ellipsoiden Drüse während der Secretion. *k* Kern. *s* Secret. *kgl* Kerne der Grenzlamelle. 600:1.

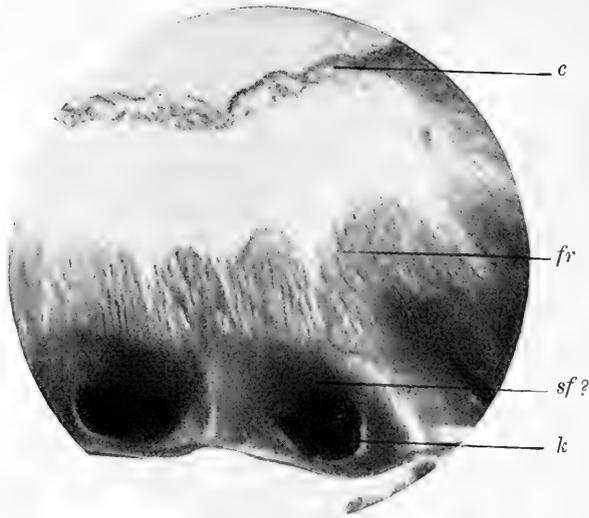


Photogramm 9.



Photogramm 10.

Photogramm 9 u. 10. *Parnassius apollo*. Kerne der Drüse während der Secretion.  
1200 : 1.



Photogramm 11.

*Papilio machaon*. Raupe, halberwachsen frontal. Ellipsoide Drüse in Secretionsphase. *c* abgehobene Cuticula. *fr* das ausgefranzte Apicalplasma. *sf?* Secretfilamente? *k* Kern. 420:1.

und den Secretgranulis besteht. Diese blauen Secrete findet man nur in der Umgebung der Kerne, sie heben sich deutlich von dem sonst gelblichen Plasma ab (Fig. 12 *sh*). Den Transport dieser Absonderungen nach außen vermittelt ein System reichverzweigter intracellulärer Kanäle, die von der Basis des Aufsatzes ausgehend die Drüse nach allen Richtungen durchsetzen und in ihren feinsten Verästelungen bis zu den Secretstellen reichen (Fig. 12 *cap*). Diese Kanäle sind angefüllt mit einer sich stark blau färbenden Flüssigkeit, auch das gewöhnlich mehrere große Vacuolen enthaltende Plasma des Aufsatzes ist bläulich tingiert (Fig. 12 *va*). Der Umschlag in die Acidophilie kann also erst kurz vor dem Austritt erfolgen. In dem Chitindeckel habe ich die Poren nicht nachweisen können, das Secret diffundiert wahrscheinlich durch die dünnen Stellen, die zwischen den starren Chitinmaschen liegen. Die Kerne der Grenzlamelle sind hier an der Drüse recht deutlich zu sehen, liegen aber nicht in regelmäßigen Abständen, sondern unregelmäßig, bisweilen zu 3 oder 4 oft ziemlich weit in die Intercellularlücken hinauf und sind von einer dünnen Plasmaschicht umgeben (Fig. 12 *kg:l*).

Bei den besprochenen Secretionsvorgängen läßt sich mit aller

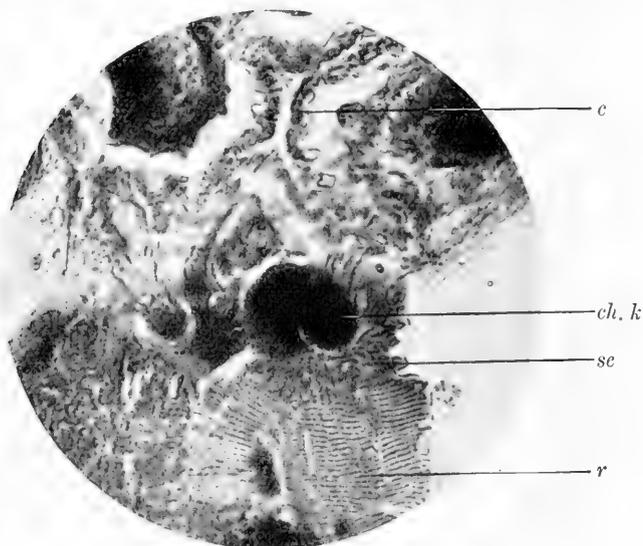
Deutlichkeit eine lebhaft aktive Mitwirkung des Kernes beobachten, wie sie ähnlich KORSCHOLT (17) bei Eiern von Wasserwanzen beschrieben hat. Diese gibt sich dadurch kund, daß die Kerne ihre Oberfläche oft um das Hundertfache vergrößern, um dadurch eine größtmögliche Durchdringung derjenigen Plasmapartien zu erzielen, in denen Absonderung erfolgen soll. Wir beobachten denn auch, daß die Secretionsherde immer nur unter Einfluß dieser fein verteilten Kernteile und nicht an den unveränderten entstehen. Aber die durch die seltsamen Kernformen erzielte Oberflächenvergrößerung allein scheint nicht in allen Fällen zu genügen. Wir sahen, wie in den Ausläufern der Gabelzellen von *P. podalirius* und der Drüsenzellen von *Parn. apollo* das Chromatin im Gegensatz zu den ruhenden Kernstücken — wenn wir sie so bezeichnen dürfen — in feinsten Körnchen vorhanden war, als wenn auch die Oberfläche der im Kern wohl hauptsächlich wirksamen Substanz eine Vergrößerung ihrer Oberfläche erfahren sollte. In den Schlauchzellen von *P. machaon* setzt die Secretbildung nicht in der ganzen Länge des ausgezogenen Kernes ein, sondern nur an dem freien Ende des Kernausläufers, der den Secretbogen gleichsam wie aus einem Füllhorn ausschüttet. Wie ich schon hervorhob, ist aber an einen wirklichen Austritt von Kernsubstanz in das Plasma nicht zu denken. In diesem Falle zeigt nun der schmale Kernstrang kein aufgelockertes, fein zerteiltes, sondern dichtgedrängtes Chromatin. Da hier die Secretion nur in einem so dünnen Streifen vor sich geht, so scheint die Streckung des Kernes nur den Zweck zu verfolgen, das Band möglichst lang zu machen. Verlängerte sich der Kern nur bis zur Zellmitte, so würde bei dieser Art der Absonderung auch nur die Hälfte Secret gebildet werden können. Wie die Bildung des Bogens im einzelnen vor sich geht, ist schwer zu sagen; man könnte daran denken, daß, wenn einmal dicht an dem Endpunkte des Kernes Secret gebildet ist, dieses wie ein Katalysator wirke und das anliegende Plasma ebenfalls zur Abscheidung reize; unklar ist dann aber immer noch, warum dieser Reiz sich nur in einem schmalen Bogen fortpflanze.

In allen folgenden Stadien konnte ebenfalls die wichtige Rolle, welche der Kern bei der Secretion spielt, festgestellt werden. Interessant war besonders auch, daß der Umschlag in die Acidophilie zuerst bei den dicht über dem Kern liegenden Secreten einsetzte, und das Auftreten der großen Nucleolen in den Zellkernen der in Secretionsphase befindlichen ellipsoiden Drüse.

## VII. Retractoren und Muskelansätze.

Wie schon gesagt, setzt sich die Basalmembran unmittelbar in das gut entwickelte Myolemm des Rückziehmuskels fort. Innerhalb desselben teilt sich jeder der Retractoren in mehrere kleine Bündel, bei *machaon* gewöhnlich in 2, bei *podalirius* in etwa 4 oder 5. Bei jungen Larven beobachtet man, wie in sämtlichen Muskeln die Mitte von sehr reichlichem undifferenzierten Sarc eingenommen wird und die Fibrillen in einer nicht sehr breiten Rindenschicht liegen (Photogramm 21); bei ausgewachsenen dagegen bestehen die Myen fast nur noch aus Fasern, während das Myosarc in einer sehr dünnen, oft kaum wahrnehmbaren äußeren Schicht liegt. Die Gabelretractoren zeigen nun auch bei der alten Raupe dieses ursprüngliche Verhalten. Ihr axiales Plasma läßt bei Färbung mit Eisenhämatoxylin in einer hellen Grundsubstanz sehr deutlich ein Stützgerüst erkennen, bestehend aus allseitig sich kreuzenden Fäden die reichlich mit Desmochondren besetzt sind (Fig. 6 *ger*), analog dem von SCHNEIDER (31) für *Hirudo* abgebildeten, nur daß bei diesem die Gerüstfäden den Fibrillen parallel verlaufen. (Ähnliche Bildungen scheinen bei Insecten nicht selten zu sein. So fand ich das Gerüst auch in dem Rückzieher der Atemröhre einer *Eristalis*-Larve. Hier laufen die Fäden aber nicht unregelmäßig durcheinander, sondern stehen senkrecht zur Richtung der Fibrillen.) Die recht ansehnlichen Kerne sind gewöhnlich in der Querrichtung der Bündel stärker gestreckt. Sie scheinen aber dem verschiedenen Zuge der Fibrillen nachzugeben, wenigstens sieht man bei stark kontrahiertem Muskel, daß sich auch die seitliche Begrenzung der Kerne ebenso wie das Myolemm in Längsfalten legt. Von besonderem Interesse sind die Ansatzstellen an die Gabeläste, die einen Typ der Muskelinsertion darzustellen scheinen, der bis jetzt noch nicht beobachtet wurde. Die einzelnen größeren Bündel jedes Retractors zerteilen sich in der Nähe der Ansatzstellen in kleine Bündel und setzen sich rings um den Schlauch herum in gleich zu schildernder Weise an diesen an, und zwar bei *Pap. machaon* am äußersten Ende, bei *Pap. podalirius* ein Stück oberhalb desselben. Am besten zeigt letztere Species die betreffenden Verhältnisse. Wir sahen, wie hier der Schlauch aus Zellen bestand, die unter sich durch schmale kernlose Verbindungsbrücken in Konnex standen, und daß sich die über den Zellen mächtig entwickelte Cuticula über dem Zwischenstück tief einsenkte. An der betreffenden Stelle geht nun mit diesem und seiner Intima

eine merkwürdige Veränderung vor. Letztere bildet sich nämlich zu einem starken braun pigmentierten, wie es scheint nicht ganz massiven Zapfen von Glockenklöppelform um, der in das Zwischenstück hineinragt (Fig. 5 *ch. k*). Diese Gebilde sind es, welche man schon mit bloßem Auge als dunkle Flecken wahrnimmt. An günstigen Schnitten sieht man, daß der Zapfen, wie nicht anders zu erwarten, denselben Bau hat wie die Cuticula der beiden benachbarten Zellen. Von links und rechts ragen die einzelnen Chitinlamellen sich aufeinander legend und sich nach unten umschlagend in das Zapfenlumen hinein. Das Plasma des Zwischenstückes hat sich in radial dicht nebeneinander liegende gelbliche Sehnenfäden differenziert, die sich direkt in die Fibrillen fortsetzen, natürlich aber keine Querstreifung aufweisen (Photogramm 12 *se*). Am anderen Ende



Photogramm 12.

*Papilio podalirius*. Raupe sagittaler Flachschnitt: Ansatz des Retractors an einem Gabelast. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHEIN-VAN GIESON. *c* Cuticula der Schlauchzellen. *ch. k* Chitinklöppel. *se* Sehne. *r* Retractor. 600:1.

an der Körperwand reichen die Retractoren bis dicht an die Cuticula heran. Hier ist das Plasma der Hypodermiszellen genau in der Breite des Muskels in kurze dicht nebeneinander stehende Sehnenfäden umgebildet, welche sich wieder direkt in die Muskelfibrillen fortsetzen (Fig. 1 *se*). Mittels dieser Tonofibrillen (PÉREZ) oder

Tonomitome (MAZIARSKI) inseriert dann der Muskel an dem äußeren Chitin.

Eine Kombination beider Arten des Ansatzes scheint bei den Muskelbündelchen vorzuliegen, die die gemeinsame Gabelbasis zur völligen Einstülpung bringen. Bei *P. machaon* wird der größte Teil der Basis von gewöhnlichen Hypodermiszellen gebildet; wo nun diese an der nach außen gerichteten Seite jeder Gabel aufhören, finden sich diese kleinen Retractoren, etwa 12 an der Zahl, dicht neben einander liegend. Es reichen immer je zwei bis ganz dicht an die



Photogramm 13.

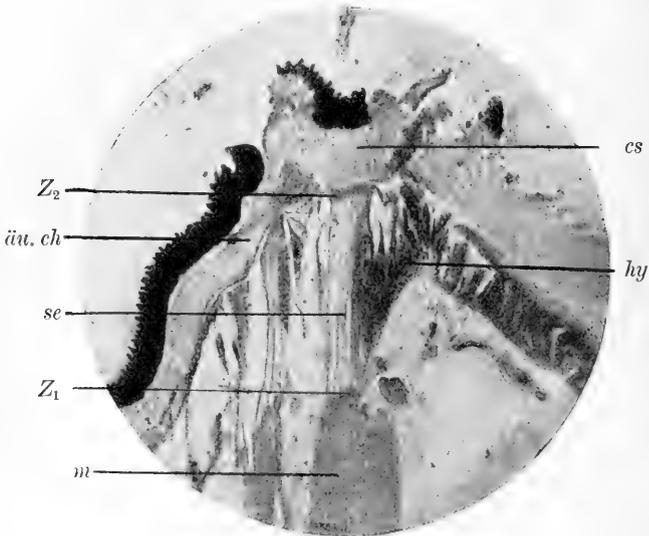
*Papilio machaon*. Gabel sagittal. Retractor der gemeinsamen Basis. 90:1.

hier ziemlich dünne Cuticula heran und scheinen sich hier mit einer ganz kurzen Sehne anzusetzen, die ich aber nicht habe wahrnehmen können. Zwischen zwei solchen Bündelchen schlägt sich nun die Cuticula nach unten um und bildet einen aus hellen, nur an der äußeren Begrenzung bisweilen etwas gebräunten langzylindrischen Chitinstab, der sich parallel den Fibrillen erstreckt und an seinem apicalen Ende zu einem aus dunklem starken Chitin bestehenden Knopf anschwillt (Photogramm 13). An diesem inseriert nun immer je ein mittleres Bündel mit einer sich heller gelb als die Muskeln färbenden Sehne. Bei *P. podalirius* finden sich diese Muskeln zwischen dem Plattenepithel. Die Kerne und die Zellen, denen die Cuticula

zugehört und deren Plasma die Sehnen gebildet hat, sind nicht mehr wahrzunehmen. Durch diese komplizierte Befestigung, bei der die Stäbe gewissermaßen als Knochen dienen, wird der Cuticula, die hier nach ihrer Struktur jedem Zuge nachgeben müßte, das unbedingt notwendige feste Widerlager gegeben.

Von STAMM (37) ist wohl zuerst mit aller Entschiedenheit darauf hingewiesen worden, daß sich die Muskulatur der Arthropoden nicht direkt an das Chitinskelet ansetzt, sondern immer durch Vermittlung von Fibrillen, die keine Querstreifung aufweisen. Während STAMM sie für die Umbildungsprodukte des Plasmas der Hypodermiszellen anspricht, haben andere Autoren sie als Absonderungen der Muskelzellen aufgefaßt, die an dieser Stelle gewissermaßen Epithelmuskelzellen wären. In einer ganzen Anzahl neuerer Arbeiten wird STAMM's Ansicht bestätigt, und auch meine Untersuchungen führten zu demselben Resultat. Besonders instruktiv für diese Verhältnisse scheinen mir kleine segmentale Muskelbündel zu sein, die sich im Thorax der *Machaon*-Raupe finden. Sind gewöhnlich die Sehnenfäden, die immer beträchtlich dünner als die Muskelfasern sind, nur so lang, wie die Hypodermiszellen hoch sind, so ist es hier zur Bildung einer etwa dreimal so langen Sehne gekommen (Photogramm 14 *se*). Zu diesem Zwecke strecken sich jederseits die Matrixzellen, ohne sonst ihre Struktur zu verändern, in die Länge bis zu der Stelle, wo Sehnen- und Muskelfibrillen zusammenstoßen. Ihre Grenzlamelle geht direkt in das Myolemm des Muskels über. Zwischen den Sehnen der voneinander getrennten Bündel liegen dann wieder einzelne Hypodermiszellen und Kerne (Photogramm 14). (Die Angabe von WEGE (42), daß sich die Grenzlamelle der Hypodermiszellen bisweilen zwischen Muskel- und Sehnenfibrillen schiebt, habe ich bei meinen Objekten nie bestätigt gefunden.) Hier unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß das Sarc der Hypodermiszellen, die in der Breite des Muskels liegen, sich in Tonofibrillen umwandelt. PÉREZ und MAZIARSKI geben nun übereinstimmend an, daß diese Sehnenfäden sich — wenn auch schwach — chromatisch färben. Die Verbindungsstelle zwischen Tono- und Myofibrillen entspricht in ihrer Lage einer letzten Z-Scheibe, und MAZIARSKI (20) fand, daß an dieser Stelle ebenso wie an der Berührungsstelle mit der Cuticula jede Sehne zu einem stärker färbaren Körnchen anschwillt. Ich habe auch bei den besten Eisenhämatoxylin-Präparaten bei meinen Objekten so gut wie gar keine chromatische Eigenschaften der Tonomitome wahrnehmen können; keineswegs färbten sie sich aber

wie das Linom. In den meisten Fällen machten sie ganz den Eindruck von ziemlich festen Chitinfäden und färbten sich bei Häm-GIESON-Färbung rein gelb und zwar etwas heller als die Muskulatur. Auch die von MAZIARSKI bei *Mysis* konstatierten Anschwellungen finden sich, aber diese sind ebenfalls nicht mehr chromatisch färbbar, sondern nehmen einen etwas dunkleren gelben Ton an (Photogramm 14  $Z_1$ , [Zwischenscheibe STAMM'S] und  $Z_2$ ). Es scheinen also



Photogramm 14.

*Papilio machaon*. Raupe sagittal. Ansatz eines Muskels an die äußere Chitinbekleidung der Hypodermis. *m* Muskel. *se* Sehne. *äu. ch* Chitin der Körperoberfläche.  $Z_1$ ,  $Z_2$  Die stärker färbbaren Punkte der Tonofibrillen. *cs* Fortsetzung der Sehnen in die Cuticula. *hy* Hypodermis. 200:1.

bei den Arthropoden wahrscheinlich je nach dem Zuge, den die Sehnen auszuhalten haben, die wohl ursprünglich eine besondere Modifikation des Linoms darstellenden und wie diese mit Eisenhämatoxylin färbbaren Sehnenfäden in verschiedenem Grade in Chitin oder wenigstens in chitinähnliche Substanz umgebildet zu werden. Auch diese Verhältnisse scheinen nur recht deutlich dafür zu sprechen, daß wir im Chitin nicht eine Ausscheidung, sondern umgebildetes Sarc vor uns haben. (MAZIARSKI konstatierte bei den von ihm untersuchten Krustern ein gut ausgebildetes, mit Eisenhämatoxylin schwärzbares Stützgerüst in den Hypodermiszellen, das

sich an den Stellen, wo die Muskeln ansetzten, nur regelmäßiger gestaltete und die Tonomitome bildete. Bei meinen Raupen war in den Matrixzellen nie ein Gerüst nachzuweisen.)

Recht häufig kann man beobachten, wie die Sehnenfäden sich in das Chitin der Cuticula fortsetzen. PÉREZ (25) gibt an, daß bei *Calliphora* diese Bündel sich im Chitin kegelförmig zuspitzen und an der harten basophilen äußeren Chitinschicht enden. Bei *Pap. machaon* liegen die Verhältnisse anders; zunächst bleibt die Gesamtheit von Muskel, Sehne und deren Fortsetzung in die Cuticula immer von gleicher oder fast gleicher Breite, und mir scheint das PÉREZ'sche Bild durch einen Flachschnitt verursacht zu sein. Dann gibt der französische Autor an, daß bei der untersuchten Fliege die untersten Cuticulaschichten acidophil und die oberen härteren basophil seien. Bei *Papilio* färben sich die untersten weniger harten Schichten mit Hämatoxylin bläulich, die oberen festen dagegen mit Pikrinsäure gelblich, worauf dann die härteste pigmentführende Schicht mit gelber Eigenfarbe kommt, also gerade umgekehrt wie bei *Calliphora*. Der Streifen, welcher die Verlängerung des Sehnenbündels in das Chitin darstellt, durchsetzt dieses, wie schon gesagt, immer gleichbreit bleibend in der Zugrichtung des Muskels und geht dann in einem kleinen Bogen ohne Grenze in die oberen gelben Schichten über. Dabei hat er in seinem ganzen Verlauf durch die Cuticula genau dieselbe intensiv gelbe Färbung wie die Lage, in der er schließlich endet. Infolgedessen hebt er sich bei seinem Durchgange durch die bläulichen Schichten scharf von diesen ab.

Die Bildung der Fibrillen in der Cuticula möchte wiederum als für die Ansicht sprechend herangezogen werden, daß wir in Chitin umgewandeltes Plasma vor uns haben. Während die übrigen Hypodermiszellen, welche die fibrilläre Struktur nicht aufweisen, sich in homogene Substanz verwandeln, erstarren die Sehnenfäden wohl unter dem Zuge ihrer Muskeln in ein Fibrillenbündel aus dem besonders festen und widerstandsfähigen acidophilen Chitin.

### VIII. Beziehungen zwischen dem Bau des Nackenorgans und seiner Funktion.

Nachdem wir den Bau der Nackengabel kennen gelernt haben, wollen wir noch versuchen, die Bauverhältnisse ihrer einzelnen Teile aus deren Funktion zu erklären. Und zwar wählen wir hierzu als die am besten ausgebildete die von *Pap. podalirius*. Wie wir

sahen, ist jeder Schlauch durchaus selbständig, er besitzt seine eigene Drüse, seine eigenen Retractoren und Nerven. Wenn sie auch durch den gemeinsamen Blutstrom zusammen herausgepreßt werden, kann ihre Einstülpung doch unabhängig voneinander geschehen. Im Ruhezustand liegt in jedem Gabelast die Cuticula mit ihren Stachelspitzen nach innen, ebenso öffnet sich die ellipsoide Drüse in das Lumen. Auf Frontalschnitten lernen wir gleich eine, wenn auch wohl sekundäre Bedeutung der Stachelfortsätze kennen. Wie schon oben erwähnt, liegen die Schläuche jederseits längs des Kropfes. Ist nun die Raupe beim Fressen und füllt sich der Kropf immer mehr mit Nahrung, so wird das Lumen der Gabel fast vollständig zusammengedrückt; in diesem Falle stemmen sich die festen Chitinspitzen wechselseitig gegen die gegenüberliegende Cuticula und verhindern so das völlige Zusammengepreßtwerden (Photogramm 3 *ng*). Durch kräftige Kontraktion der dorsalen Längsmuskulatur erfolgt dann das Ausstülpen der Gabel. Mittlerweile hat sich das Secret in dem durch die Einsenkung der Cuticula gebildeten Kessel, der gegen das Schlauchlumen bis auf eine mittlere Öffnung durch die Schlauchcuticula geschlossen wird, wie in einem Reservoir gesammelt. Bei der Ausstülpung fließt das Secret heraus, es wird von den schon erwähnten in die Mulde vorspringenden Dämmen aufgefunden und ergießt sich von da längs der Cuticula der Gabel. Hier zeigt sich nun die Hauptbedeutung der Spitzen, die schon von KLEMIENSIEWICZ richtig erkannt wurde. Da an ihnen nur kleine Tröpfchen des Secrets hängen bleiben, so findet sofort nach dem Ausstülpen eine Verdunstung auf der ganzen Cuticula statt, wodurch sich das plötzliche Auftreten des aromatischen Geruches erklärt. Auf den Ausläufern der Cuticula bei *Pap. machaon* findet man wie in den Zellen die oben beschriebenen Krystalldrüsen. Bestände nun der ganze Schlauch aus Zellen mit der Spitzencuticula, so wäre eine Einstülpung und Infaltenlegung der Basis ausgeschlossen; infolgedessen sehen wir, wie an denjenigen Stellen, die gewissermaßen als Gelenke dienen, zwischen den Hypodermis- und den typischen Schlauchzellen Plattenepithel mit sehr weichem Chitin eingeschaltet ist, um das Einziehen der Gabelbasis zu ermöglichen. Andererseits müssen Muskeln vorhanden sein, um dieses auszuführen. Da an der an dieser Stelle jedem Zuge nachgebenden Cuticula die Fibrillen keinen festen Ansatz gewinnen können, ist, um diesen zu ermöglichen, die oben besprochene komplizierte Art der Insertion eingetreten.

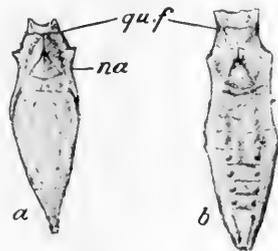
Damit der Hauptretractor die für den kleinen Muskel recht beträchtliche Arbeit des Zurückziehens des Schlauches leisten kann, ist vor allem ein fester Ansatz an der Körperwand notwendig. Dieser wird dadurch erreicht, daß die Fibrillen mit einer ganz kurzen und infolgedessen verhältnismäßig starren Sehne an dem Chitin inserieren. Am entgegengesetzten Ende muß der Muskel einerseits fest, andererseits aber möglichst beweglich befestigt sein, um beim Zurückbringen der Schläuche in die Ruhelage diese durch das Gewirr des Fettkörpers usw. hindurchzubugsieren. Ersteres ist verwirklicht, indem die einzelnen Bündelchen den Schlauch allseitig umfassen und sich etwas über dem distalen Gabelende an den beschriebenen Chitinklöppeln befestigen, letzteres dagegen dadurch, daß diese Befestigung durch eine relativ lange Sehne geschieht. Wir dürfen daher wohl mit Recht annehmen, daß ein Organ, das so kompliziert und zweckmäßig gebaut ist wie die Nackengabel der Papilionidenraupen, auch einen hohen Wert für das Leben ihrer Träger besitzen muß.

### IX. Histolyse der Gabel.

Um diese Bedeutung zu ermitteln, war es zunächst von Wichtigkeit, zu prüfen, ob die Gabel nur ein provisorisches Larvenorgan darstelle oder ob sie etwa umgebildet oder in Rudimenten auch in Puppe und Imago vorkomme. Die folgenden Untersuchungen wurden wieder hauptsächlich an *Pap. podalirius* angestellt, doch wurde auch *Pap. machaon* reichlich berücksichtigt. Bei *podalirius*-Puppen, die

Fig. E.

Frische Puppen a von *Pap. podalirius*, b von *Pap. machaon*.  
*qu. f* Querfurche, in der die Gabel mündet. *na* Nackengabel.



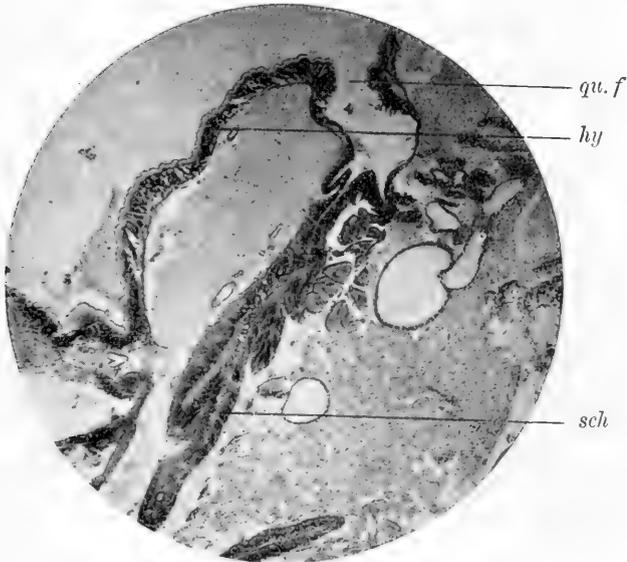
soeben die Larvenhaut abgeworfen haben, sieht man durch das noch weiche Chitin hindurch die Nackengabel in ihrer typischen bei der Larve besprochenen Ruhelage hindurch schimmern (Textfig. E a. *na*). Sie mündet in einer Quersfurche (Textfig. E *qu. f*), die sich unter dem rostralen Ende der Puppe befindet und sich ventral in

die äußere Begrenzung der Fühlerscheiden fortsetzt. Beim Schwalbenschwanz scheint die Gabel wegen des auch anfangs ziemlich festen und pigmentierten Chitins der Puppenhaut nicht durch diese hindurch, wohl aber sieht man sie in der Tiefe liegen, wenn man die die Einsenkung jederseits begrenzenden Ränder etwas auseinander biegt. Diese legen sich hier wie beim Segelfalter nach kurzer Zeit fest aufeinander, so daß bei der erhärteten Puppe ein Spalt zwischen ihnen nicht mehr wahrzunehmen ist. Ein Ausstülpen der Gabel gelingt schon bei der zum Verpuppen aufgehängten Raupe gewöhnlich nicht mehr. Hat man doch einmal damit Erfolg, so ist das Tier meist nicht in der Lage, sie zurückzuziehen.

Um die Resultate meiner Untersuchungen gleich vorweg zu nehmen, will ich bemerken, daß die Gabel ein ausschließlich der Larve zukommendes Organ ist und in der Puppe einer völligen Histolyse anheimfällt. Sehr verschieden dagegen ist der Termin der Zerstörung. Als ich beim täglichen Konservieren der unter gleichen Bedingungen gehaltenen Puppen bis zum 8. Tage gekommen war und nun Probeschnitte anfertigte, fand ich die Schläuche fast noch völlig intakt vor, ebenso bei einer Stichprobe am 10. Tage. Ich fixierte infolgedessen etwa bis zum 30. Tage, an dem mein Material zu Ende war. Als ich dann an das planmäßige Durcharbeiten ging, zeigte es sich, daß die Nackengabel am 10.—12. Tage gewöhnlich schon völlig zerfallen ist, die größte Hälfte meines Materials also für meine Zwecke verloren war. Und die gleiche Unregelmäßigkeit macht sich in allen Zwischenstadien geltend. Es ist infolgedessen auch nicht möglich, für die einzelnen Stufen der Auflösung einen bestimmten Zeitpunkt anzugeben. Diese Regellosigkeit hängt wohl mit der langen Dauer der Puppenruhe bei den verwendeten aus Regensburg stammenden einbrütigen Tieren zusammen, die vom September bis zum Anfang des Sommers dauert. Etwa vom 50. Breitengrade ab tritt ja der Segelfalter jährlich in zwei Generationen auf; möglicherweise zeigen die aus den Raupen der ersten Brut hervorgegangenen Puppen, die eine weit kürzere Puppenruhe haben, größere Regelmäßigkeit. Ich habe leider auch aus Süd-Tirol immer nur Larven der zweiten Generation bekommen können.

Auf Schnitten stellen wir folgende Lagebeziehungen des Organs fest. Die aus sehr hohen und schmalen Zellen gebildete Puppenhypodermis mit ihrer nicht sehr mächtigen, aber aus sehr hartem Chitin bestehenden Cuticula senkt sich an der besprochenen Rinne

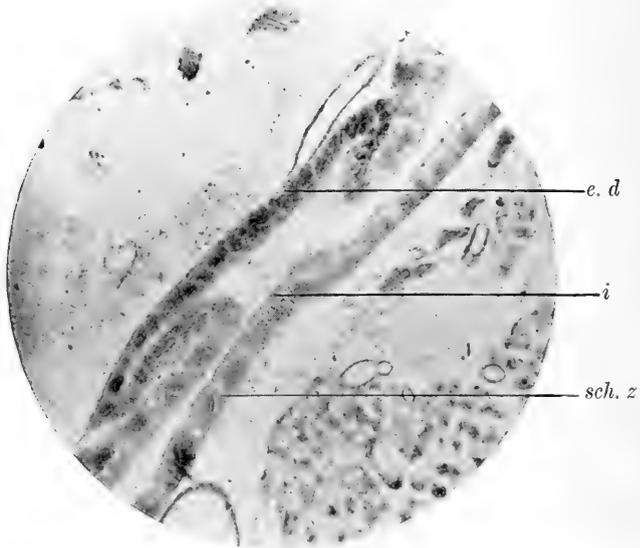
plötzlich in die Tiefe und legt sich in mehrere schwache Windungen; gleichzeitig sinken ihre Zellen an dieser Stelle auf die Hälfte ihrer normalen Höhe herab und sind nur mit einer sehr dünnen Chitinschicht bekleidet (Photogramm 15). Diese Elemente gehen dann unvermittelt in die Schlauchzellen über. Was bei Betrachtung des Bildes sofort in die Augen fällt, ist das Fehlen der so charakteristischen und nun bei der Häutung abgeworfenen Stachelcuticula (Photogramm 15). Sie ist durch eine ganz dünne strukturlose Intima ersetzt (Photogramm 16i). Alle Kerne der



Photogramm 15.

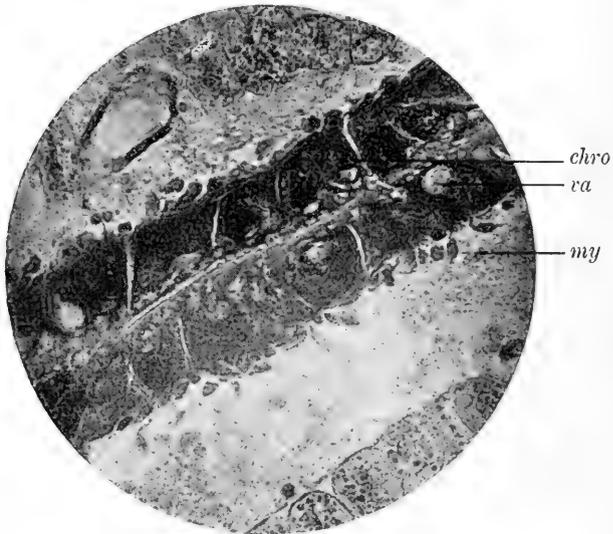
*Papilio machaon*. Frische Puppe sagittal. Gabelast. Umgekehrt CAJAL. *hy* Hypodermis. *qu.f* Querfurche, an der die Gabel mündet. *sch* Schlauchzellen. 40:1.

Schlauch- und der Drüsenzellen sind in ihre Ruhelage zurückgekehrt, indem sie sich abgerundet haben und regelmäßige Verteilung des Chromatins zeigen. Bisweilen sind jetzt bei *Pap. machaon* die Kerne in der Hauptachse stärker gestreckt als in der Nebenachse (Fig. 14). Das Lumen des Schlauches ist ferner auf ein Minimum reduziert, die gegenüberliegenden Zellschichten berühren sich fast (Photogramm 15 u. Fig. 14). Während sich in den Kernen meist noch keine Veränderungen zeigen, treten im Plasma sehr zahlreiche kleine Vacuolen auf (Fig. 14 *va*). Auf einem weiteren Stadium sehen wir



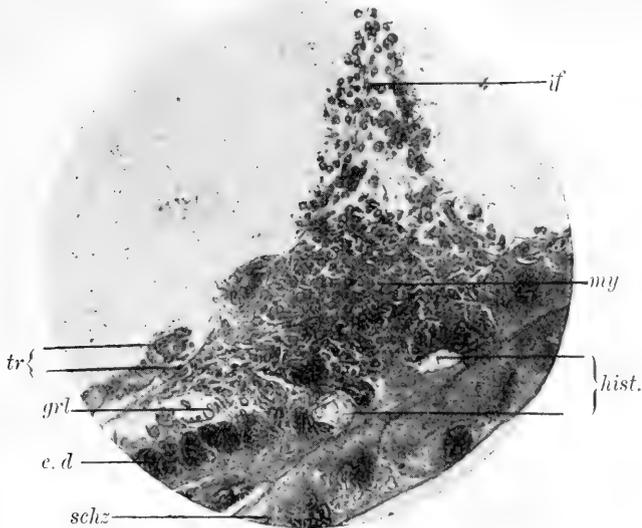
Photogramm 16.

*Papilio podalirius*. Frische Puppe sagittal. Gabelast und ellipsoide Drüse. *i* Intima des Schlauches. 45:1.



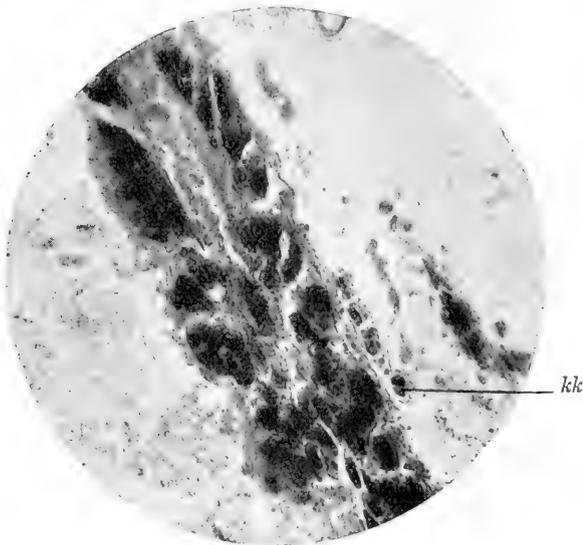
Photogramm 17.

*Papilio machaon*. Frische Puppe sagittal. Stück eines Gabelastes. Umgekehrt CAJAL. *chro* Chromatolyt. *va* Vacuole. *my* Myoblasten. 125:1.



Photogramm 18.

*Papilio podalirius*. 4 Tage alte Puppe frontal. *schz* Schlauchzellen. *my* Myoblasten. *hist* Histolyte. *e. d* ellipsoide Drüse. *tr* die sich auflösenden Tracheen derselben. *grl* Grenzlamelle. *if* Ausscheidung imaginaler Fibrillen durch Myoblasten. 120:1.



Photogramm 19.

*Papilio podalirius*. 12 Tage alte Puppe frontal; Gabelast in völliger Auflösung. *kk* Körnchenkugeln. 140:1.

die Zerstörung der Schläuche bei der Drüse ihren Anfang nehmen. Das Plasma bekommt Affinität zu Kernfarbstoffen und färbt sich mit Hämatoxylin schmutzig blau. Die Kerne geben eine tief dunkelblaue diffuse Färbung, und in ihnen und dem Plasma sammeln sich bald kleine glänzende Tröpfchen an, sogenannte Histolyten (Fig. 12 *hist*). Während dieser Zeit hat sich auch die Basalmembran in tiefe Falten gelegt und ist schließlich eingerissen (Fig. 12 *gr. l*). Die die Drüse versorgenden Tracheen zeigen auf Querschnitten eine ganz unregelmäßige Gestalt (Fig. 12 *tr*). In den im Schlauche entstandenen und jetzt durch Einreißen der Membran nach außen offenen Lücken finden sich einige wenige Blutzellen (Fig. 12 *l*). Jetzt werden die Vacuolen im Plasma des Schlauches immer größer und zahlreicher und zwar besonders in den Verbindungsstücken zwischen zwei Zellen, so daß diese nur noch durch dünne, sich schmutzig gelb färbende Plasmastränge zusammenhängen. Auch hier liegen zwischen dem dadurch gebildeten Maschenwerk einige Leucocyten (Fig. 13 *l*). In keinem Falle habe ich eine direkte Aufnahme geformter Bestandteile durch Blutzellen (Phagocytose), also eine Bildung sogenannter Körnchenkugeln, beobachten können. Wohl aber fand ich neben der in völliger Histolyse befindlichen Gabel einige wenige ganz vereinzelt „sphères de granules“ (Photogramm 19 *kk*).

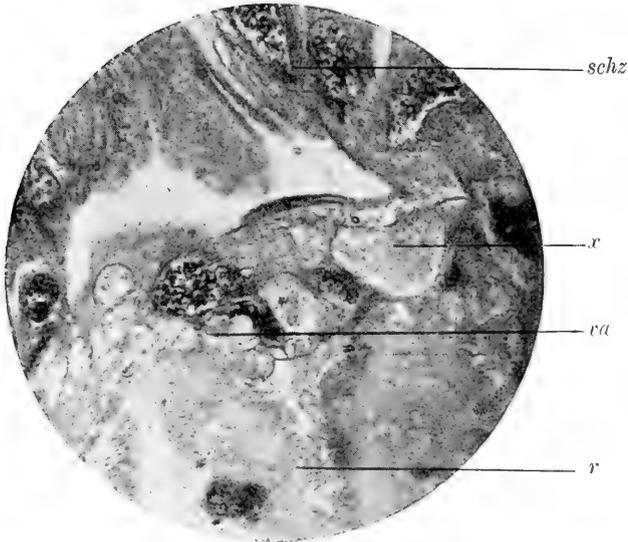
Besonders Flachschnitte liefern für diese Verhältnisse sehr instructive Bilder, die an gewisse Wirbeltierepithelien erinnern, z. B. an das Pharynxepithel des Menschen (Fig. 13). Der Verfall der Gabel macht jetzt rasche Fortschritte, auch in den Schlauchzellen treten rötliche Histolyten auf, die sich schnell vergrößern und sich dann gelb färben (Photogramm 18 *hist*). Schließlich ist zwar der Schlauch seiner äußeren Form nach noch vorhanden, im Innern aber hat er sich, indem auch die letzten Verbindungen reißen, in seine einzelnen Bestandteile aufgelöst (Photogramm 19). Daß ein solches äußerliche Zusammenhalten überhaupt möglich ist, deutet, wie schon PÉREZ (24) bemerkt, auf eine sehr träge Blutcirculation in der Puppe hin. In zwei Fällen beobachtete ich das Auftreten eines neuen Elements beim Histolyseprozeß; es sind dies jene kleinen spindelförmigen Zellen, die sich schon zahlreich in der Körperflüssigkeit der Raupen finden und die man gewöhnlich unter dem Namen Myoblasten zusammenfaßt, da von ähnlichen Zellen die Bildung der Muskeln ausgeht. In einer einen Tag alten *machaon*-Puppe zeigte sich eine große Anzahl dieser Spindelzellen längs der Schläuche, und zwar an einem Gabelast, der in der Zerstörung etwas weiter

vorgeschritten war und in den Schlauchkernen schon Chromatolyten (Photogramm 17 *chro*) aufwies, mehr als an dem anderen (Photogramm 17). Bei einer 4 Tage alten *podalirius*-Puppe fand ich dann diese Zellart wieder. Sie hatten sich in einem dichten Klumpen an der Grenze zwischen der ellipsoiden Drüse und Gabel gesammelt (Photogramm 18 *my*). Mich erinnerte das Bild lebhaft an eine Schar Ukeleie, die sich um ein Stück Brot balgt, so schienen hier die Myoblasten an der abgehobenen Grenzlamelle (Photogramm 18 *gr. l*) und an den Spiralen der sich auflösenden Tracheen (Photogramm 18 *tr*) herumzuzerren. Im Schlauche selbst zeigt sich dicht neben der Drüse ein großes Loch, das von Spindelzellen angefüllt ist. Auch an einigen anderen Stellen ist es ihnen gelungen, in das Innere zu gelangen, doch nur in spärlicher Anzahl. Zwischen Schlauch und Hypodermis hatte sich ein anderer Teil von ihnen in regelmäßigen Längsreihen angeordnet und mit dem Ausscheiden von Fibrillen begonnen (Photogramm 18 *if*). Eine Phagocytose durch diese Elemente konnte auch bei den in den Zellen liegenden nicht beobachtet werden.

### X. Histolyse des Retractors.

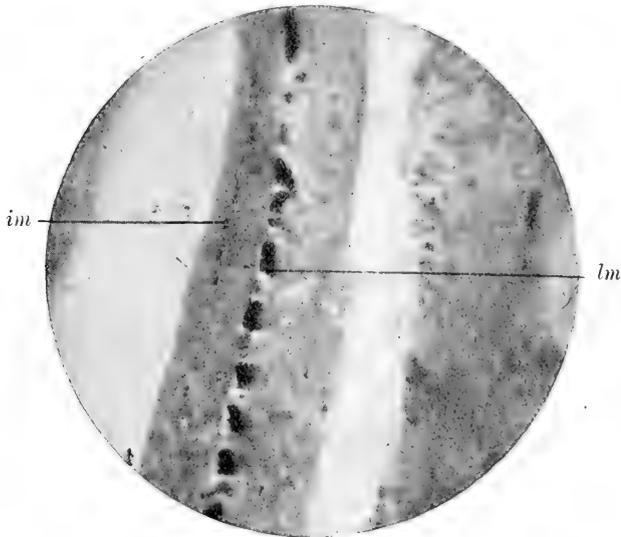
In der Insertion des Retractors sind natürlich durch das Abwerfen der Spitzencuticula einschneidende Veränderungen vor sich gegangen. „Hinsichtlich der Muskelansätze konnte man vermuten, daß sie jetzt wieder mit der neuen Intima in direkte Berührung treten würden. Es ist mir aber in keinem Falle gelungen, den Ansatz des Muskelkopfes an die Intima nachzuweisen; weiter als bis zur Epithelbasis lassen sich die Muskelfasern nicht verfolgen“, sagt DEGENER (2) von den Dilatatoren des Pharynx von *Malacosoma* am ersten Puppentage. Ganz ähnlich liegt das Verhältnis hier. In der Nähe der früheren Ansätze hat sich, wie überall im Schlauch, durch die Vacuolisierung der Zellen ein Wabenwerk gebildet, dessen Maschen aus dünnen Plasmasträngen gebildet werden. Mittels dieser Stränge tritt nun eine innige Verkittung zwischen Muskel und Gabel ein, und auch färberisch gehen beide ineinander über (Photogramm 20). Einige besonders große Löcher im Schlauch zeigen möglicherweise die Stellen an, wo die Chitinklöppel saßen (Photogramm 20 *x*). Am anderen Ende des Muskels an der Körperwand sind in der Insertion keine so großen Umwandlungen vor sich gegangen. Er befestigt sich an dem Chitin der Hypodermis wieder mit Hilfe von gelblichen (Pikrinsäure) Sehnenfäden, die die

Matrixzellen durchsetzen. Da aber letztere in der Puppe beträchtlich höher als in der Larve sind, sind auch die Tonomitome entsprechend länger. In den Muskelkernen sowohl als auch in den Gabelzellen in der Nähe der Muskulinserktion treten oft schon bei der sich zur Verpuppung aufhängenden Larve Chromatolyten auf. Gewöhnlich geht den Fibrillen ziemlich bald die Querstreifung verloren. Die Kerne nehmen unregelmäßige zackige Gestalt an, degenerieren immer mehr und verschwinden schließlich ganz. Der völlige Abbau des Rückziehungsmuskels geht nun auf folgende Weise vor sich. Schon in der Muskulatur ganz junger Larven finden sich zweierlei Kerne: im Myosarc große, in Längsreihen dicht nebeneinanderliegende und viel kleinere, meist ebenfalls in Reihen parallel den Fibrillen und oberflächlich zwischen ihnen liegende (Photogramm 21). So wie sich die ersten Veränderungen im Muskel zeigen, beginnen diese Kerne sich rapide zu vermehren, und zwar mitotisch, so daß man bald im Muskel zwischen den abortierenden Fibrillen Herde solcher Kerne sieht, um die herum Protoplasma kaum wahrzunehmen ist. Diese Elemente resorbieren die noch zwischen ihnen liegenden Fibrillen immer mehr. Zuletzt ist der Muskel wie vorhin der Schlauch seinen äußeren Konturen nach noch vorhanden, im Innern aber sind nur Tausende von kleinen Kernen mit sehr spärlichem randständigen Chromatin vorhanden. Jetzt ist auch um die Kerne herum deutlich Plasma wahrzunehmen, sie sind zu imaginalen Myoblasten geworden. Im ganzen geht die Auflösung des Retractors zunächst langsamer vor sich als die des Schlauches; hat aber erst einmal die Bildung der Myoblasten begonnen, schreitet sie rapide vor, so daß beide ungefähr zu gleicher Zeit am 10.—12. Tage verschwunden sind. Der Vorgang ist also analog dem von KARAWAIEW (1898, 13) bei *Lasius niger*, von TERRE (1899, 39) bei *Apis mellifica* und von PÉREZ (1903, 24) bei *Formica rufa* beobachteten. In Übereinstimmung mit diesen Autoren habe ich caryokinetische Teilungen der imaginalen Myoblasten während des Larvenstadiums nicht beobachtet. Aber auch Anzeichen für direkte Teilung konnte ich nicht konstatieren. Die Teilungen und zwar indirekte setzten erst in der jungen Puppe, frühestens in der zum Verpuppen aufgehängten Larve ein.



Photogramm 20.

*Papilio podalirius*. 2 Tage alte Puppe sagittal. Ansatz des Retractors an einen Gabelast. *schz* Schlauchzellen. *va* Vacuolen. *r* Retractor. *x* Loch, in dem der Chitinklöppel saß? 550:1.



Photogramm 21.

*Papilio machaon*. Junge Raupe; Muskel. *im* Kerne imaginaler Myoblasten. *lm* larvale Muskelkerne. 520:1.

## XI. Die Bedeutung der Phagocytose für den Histolyseprozeß der Gabel und des Retractors.

Als KOWALEWSKY und VAN REES, angeregt durch die Entdeckungen METSCHNIKOFF'S bei Dipteren, zuerst beobachteten, daß Blutzellen in die noch intakten Gewebe eindringen, sie zerstören, sich, indem sie zu sogenannten Körnchenkugeln werden, mit den Trümmern beladen und diese forttransportieren, um sie für den Aufbau der imaginalen Organe nutzbar zu machen, glaubte man in diesem Vorgange die Formel gefunden zu haben, nach der sich in allen Fällen, besonders aber in den Muskeln der Auflösungsprozeß bei den Insecten abspiele. MESNIL u. METSCHNIKOFF (21) faßten, die Ansichten der Gegenseite zurückweisend, ihre Anschauung schroff so zusammen: „D'abord au point de vue des faits d'histolyse musculaire dans les métamorphoses, il y a lieu de distinguer entre ceux qui considèrent la phagocytose comme intervenant dès le début de l'histolyse, avant toute altération du muscle constatable au microscope et ceux qui croient qu'il y a d'abord nécrobiose chimique suivie ou non d'englobement phagocytaire... ce qui pour nous est général et vraiment de première importance c'est l'intervention précoce de la phagocytose.“ Eingehende Untersuchungen in den verschiedenen Insectenordnungen haben einwandfrei gezeigt, daß der Phagocytose diese universelle Bedeutung nicht zukommt. Sie ist bei den Insecten zwar recht häufig, aber durchaus nicht notwendig und in allen Abstufungen vorhanden. Ob einfache Histolyse oder Phagocytose in Wirksamkeit tritt, scheint mit der Länge der Puppenruhe zusammenzuhängen. Im einzelnen verweise ich auf die ausführlichen Besprechungen der bis jetzt beobachteten Fälle für und wider bei HENNEGUY (9) und der Zusammenstellung der Literatur über Phagocytose bei Fliegen, wo diese Art der Zerstörung die Hauptrolle spielt, in der schönen Arbeit von PÉREZ (25). In unserem Falle sahen wir, wie der larvale Muskel ganz ohne aktives Eingreifen von Blutzellen der Auflösung anheimfiel. Ebenso gingen die Gabeläste so gut wie ganz ohne Phagocytose zugrunde. Diese spielt also bei der Histolyse der Nackengabel eine ganz untergeordnete Rolle und setzt sicher erst ein, wenn deutlich wahrnehmbare Veränderungen mit den Geweben vor sich gegangen sind. Sehr merkwürdig war das plötzliche Erscheinen der Spindelzellen. Nicht alle diese Zellen können Myoblasten, die aus dem Zerfall der larvalen Muskulatur hervorgegangen sind, sein; denn sie finden sich in der

Körperflüssigkeit auch bei Larven und ganz jungen Puppen. So waren bei ihrem ersten Auftauchen in der Nähe der Gabel noch alle Muskeln intakt. Bei dem massenhaften Auftreten bei der 4 Tage alten Puppe konnte ich dagegen ihren Ursprungsort auffinden. Während alle Muskeln nur geringe Veränderungen erfahren hatten, war ein Muskelbündel im 1. Segment in voller Myoblastenbildung. Ein Teil der peripher liegenden Zellen schwärmte gerade aus. Auffällig war die Ausscheidung der neuen Fibrillen zu so früher Zeit, da selbst bei 10 Tage alten Puppen mit der Neubildung



Photogramm 22.

*Papilio podalirius*. 4 Tage alte Puppe. Muskel mit Microsporidien. 520:1.

eines Muskels an dieser Stelle noch nicht begonnen ist. Ähnliche Zellen hat DEEGENER (2) am 2. Tage der Puppenruhe bei *Malacosoma* gefunden. Sie lagen hier an der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm, und es konnte an ihnen eine lebhaft mitotische Teilung wahrgenommen werden. In diesem Falle stammen sie wahrscheinlich vom hinteren Imaginalringe des Darmes. — Merkwürdigerweise beobachtete der Autor, daß ein Teil der angehäuften Zellen die Wand des Darmes durchbrach und im Lumen desselben degenerierte.

Die Natur der Spindelzellen ist also noch nicht ganz geklärt. Bei unserem Objekt hatten wir es mit Elementen zu tun, die durch extracytäre Verdauung (Lyocytose ANGLAS') zerfallende Gewebe resorbierten, sich reichlich vermehrten und die aufgenommenen Materialien zur Bildung neuer Fibrillen benutzten. Da sicher nicht alle zur Neubildung der Muskeln Verwendung finden, führen diese anderen vielleicht sich bildenden Gewebe Nährstoffe zu oder geben sie an die Körperflüssigkeit ab und degenerieren dann. In einigen Fällen fanden sich im Retractor sowie in fast allen anderen Muskeln von 3—4 Tage alten Puppen gewaltige Löcher, die dicht gedrängt Parasiten, offenbar Microsporidien, enthielten (Fig. 22 *mi*). Einzelheiten konnte ich nicht wahrnehmen. In den Larven habe ich sie merkwürdigerweise nie beobachtet.

## XII. Die Nackengabel als Abwehrorgan.

Schon 1730 machte FRITSCH (6) in seinem Insectenwerke mit dem langatmigen Titel über *Papilio machaon* folgende amüsante Angaben: „Die Raupe hat vor allen anderen Raupen etwas sonderbares an sich, dass sie oben am ersten Gelenke des Leibes am Hals einen Knopf und aus demselben zwei Pomerantzen-gelbe weiche Hörner her-austun kann, die man sonst nicht an ihr sieht. Sie wehrt sich damit gegen ihre Feinde, nicht durch die Stärke dieser Hörner, als welche innen leer und als zarte Läßlein sind, sondern durch den Gestank der aus und von denselben geht.“ Ihm folgen alle späteren Autoren, SCHÄFFER (30), SCHWARZ (33), KARSTEN (14), KLEMENSIEWICZ (6) usw., indem sie diese Organe als Abwehrwaffen ansprechen, die einerseits durch das plötzliche Hervorschnellen, andererseits durch den starken Geruch die Feinde verjagen sollen. Und WALLACE (Nat. Selection p. 135) ist sogar der Ansicht, daß das Osmeterium als Schutzorgan „is one of the causes which has led to the wide extension and maintained the permanence of this now dominant group“. Wer sind nun diese Feinde, gegen die die Gabel schützen soll, und wie reagieren sie auf das Organ? Als Feinde der Raupen haben wir — wenn wir von den sammelnden Entomologen absehen — in erster Linie die parasitischen Hymenopteren und Dipteren, dann die Vögel und bei glatten Raupen vereinzelt wohl auch Reptilien, Frösche und Kröten anzusehen.

Der ärgste Gegner der *machaon*-Raupe ist die Ichneumonide *Dinotomus coeruleator* F., die in sehr starker Weise die Tiere reduziert.

In Zuchten sind 50% mit Schmarotzern besetzte Puppen keine Seltenheit. Sehr interessant ist die Beobachtung von SCHULTZ (32), der den Angriff eines *lapidator*-Weibchens auf eine *machaon*-Raupe sah. Die Ichneumonide näherte sich in mehreren kurzen Sätzen, „um nach plötzlichem Endsprunge trotz des heftigen Sträubens der Raupe und Hervorschnellens der Nackengabel mittels des Legebohrers ihr Ei in den Körper des Opfers einzubohren“. Einen sehr extremen Fall teilte mir Herr O. RICHTER, Stettin, mit, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank sage. 110 gezogene Schwalbenschwanzpuppen ergaben nur 12 Falter; alle übrigen beherbergten in ihrem Innern je 20–30 kleine Hymenopterenlarven (Braconiden?). Leider konnte ich keinen der Parasiten zur Bestimmung erhalten. HAASE (8) erzog aus den Raupen von *Pap. pammon* und *erithonius* zum größten Teil Schmarotzer, trotzdem dieselben durch ihre Farbe ihrer Nahrungspflanze Citrus sehr gut angepaßt waren (Vol. 2, p. 104); und von seinen *Pap. turnus*-Raupen erhielt er nicht einen einzigen Falter, alle ergaben große rotleibige Ichneumoniden (Vol. 2, p. 48). Mittlerweile sind eine ganze Anzahl von Hymenopteren species als Parasiten aus Papilioniden, besonders aus nordamerikanischen, gemeldet worden. Ich führe hier alle mir bekannt gewordenen Arten mit ihren Wirten an.

*Pap. machaon* L.

*Dinotomus coeruleator* F., selten auch *D. lapidator* F., nach RUDOW (in: Entomol. Ztschr. Guben 1887), auch *Amblyteles camelinus* WESMAEL und *Ichneumon multiguttatus*?

*Pap. hospiton* GÉNÉ.

*Dinotomus violaceus* MOCS.

*Trogus lutorius* F. (SCHMIEDEKNECHT: Hymenopteren Mitteleuropas).

*Pap. xuthus* L.

*Dinotomus xuthi* KRCHB.

*Pap. alexanor* ESP.

*Dinotomus lapidator* F.

*Pap. ajax* L.

*Trogus exesorius* BRULLÉ = *Dinotomus vulpinus* GRAY. (nach FLOERSHEIM „the pest of the Nearctic Papilionids“).

*Pimpla annulipes* BRULLÉ.

*Pimpla marginata* PROV. = *annulipes* Aust. non BRULLÉ (Ann. Rep. New Jersey St. Mus. 1909, Trenton 1910).

*Exochilum mundum* SAY.

*Pap. glaucus* L.

*Trogus exesorius* BRULLÉ.

*Copidosoma turni* PACKARD.

*Trichogramma minutissimum* PACKARD (Eiparasit).

- Pap. troilus* L.  
*Trogus exesorius* BRULLÉ.  
*Cryptus* sp.  
*Apanteles emarginatus* RILEY.
- Pap. palamedes* DRURY.  
*Pteromalus vanessae* HARRIS.
- Pap. cressphontes* CRAM.  
*Hemiteles utilis* NORTON.  
*Chalcis robusta* CRESSON.  
*Pteromalus vanessae* HARRIS.
- Pap. polyxenes* F.  
*Trogus exesorius* BRULLÉ.  
*Trogus obsidianator* BRULLÉ.  
*Trogus nubilipennis* HALD. (Ann. Rep. l. c.).  
*Apanteles lunatus* PACKARD (HOWARD and RILEY, The Hymenopterous parasites of North American Butterflies, in: SCUDDER (34), Vol. 3, p. 1867).
- Pap. sp. Apanteles ensiger* SAY (Ann. Rep. l. c.).  
*Zerynthia polyxena* SCHIFF.  
*Dinotomus coeruleator* F.  
*Labrorychus polyxena*.  
*Metopiüs necatorius* (nach freundlicher Angabe von Herrn C. SCHIRMER, Buckow).  
*Anomalon brevicorne* (nach RUDOW l. c.).
- Archon apollinus* HRBST.  
*Labrorychus polyxena*.

Tachiniden kommen bei unseren Papilioniden nur sehr selten vor und spielen der Individuenzahl nach gar keine Rolle. Im KERTEZ'schen Katalog der paläarktischen Dipteren fand ich als Schmarotzer angegeben, für:

- Pap. machaon* L.  
*Peletiera prompta* MEIG (= *Echinomyia tessellata* ZETT.).  
*Epicampocera setifacies* ROND. (= *papilionis* BRISCHKE).  
*Tachina larvarum* L.
- Parnassius apollo* L.  
*Deuteramobia glabiventris* WULP.

Ferner sind an Raupenfliegen bekannt aus:

- Pap. glaucus* L.  
*Masicera frenchii* WILLISTON.
- Pap. cressphontes* CRAM.  
*Masicera rileyi* WILLISTON.
- Pap. sp.*  
*Masicera archippivora* RILEY. (WILLISTON, The Dipterous parasites of North American Butterflies in: SCUDDER (34), Vol. 3, p. 1912.)

Sehr selten finden sich Parasiten bei *Pap. demoleus* (VOSSELER 41), ebenso wird *Pap. podalirius* auffallend wenig angestochen. Unter mehreren Hundert von mir gezogenen Freilandraupen waren höchstens 2 oder 3 mit Tachinidenlarven besetzt. Ebenso leiden die *Parnassius*-Arten — ganz im Gegensatz zu ihrem nächsten Verwandten *Archon apollinus* — so gut wie gar nicht unter Schmarotzern, was HOFFMANN (10), indem er diese Tatsache mit der auffallend geringen Eiproduktion der Parnassier verknüpft, zu dem auch stilistisch recht gewagten Schlusse verleitete: „das Weibchen von *Parnassius mnemosyne* braucht nur zwei Dutzend Eier zu produzieren, weil die Raupen keinen Feinden ausgesetzt sind und umgekehrt“. Dagegen habe er bei dem von Schmarotzern stark befallenen Schwalbenschwanz eine Ablage von mehr als 200 Eiern beobachtet. Wie ich schon sagte, beherbergt der Segelfalter nur äußerst selten Parasiten. Da er seine Eier einzeln ablegt und so über die Anzahl der Eier nichts zu ersehen ist, öffnete ich den Leib eines *podalirius*-Weibchens; er enthielt gegen 300 reife Eier. Von *Pap. memnon* L. berichtet JACOBSON (12), daß ein Weibchen in 12 Tagen 440 Eier legte, ohne daß die Eierstöcke erschöpft waren. Sehr beachtenswert ist, daß die sogenannten Aristolochienfalter aus dem Genus *Papilio* immun zu sein scheinen. Aus dieser Gruppe sind Parasiten bis jetzt nicht bekannt geworden, selbst nicht von so gemeinen und in ihrer Heimat viel gezogenen Arten wie dem nordamerikanischen *Pap. philenor* L. *Z. polyxena* dagegen, die ebenfalls auf *Aristolochia* lebt, beherbergt recht häufig Ichneumoniden, ebenso, wie schon erwähnt, *A. apollinus*, dessen Raupe sich von *Aristolochia hastata* nährt.

Wir sehen also, hier wie in allen anderen Familien gibt es Raupen, die stark, und andere, die so gut wie gar nicht von Parasiten belästigt werden; und unter den Papilioniden findet sich trotz der Nackengabel derjenige Schmetterling unserer Fauna, der mit am meisten von Schmarotzern heimgesucht wird: der Schwalbenschwanz.

Unter einem anderen Feind aus dem Insectenreiche haben nach JACOBSON (12) die Raupen von *Pap. memnon* L. zu leiden. Er berichtet darüber Folgendes: „Die schlimmsten Feinde sind bei weitem die Ameisen. Hunderte von Raupen wurden mir oft in einer Nacht von meinem Citrusbäumchen geraubt. Von Ichneumoniden werden die Raupen, soweit ich feststellen konnte, selten angegriffen. Von den Eiern werden eine große Zahl von parasitischen Hymenopteren angestochen, so daß statt einer Raupe einige winzig kleine Schlupfwespchen aus der Hülle kriechen. Die bekannte Nackengabel der

Raupen hilft ihnen nichts gegen die Angriffe der Ameisen. Meistens suchen sie sich gegen diese Feinde zu wehren durch Hin- und Herschlagen des Vorderleibes, doch auch dieses Gebahren kann sie nicht retten, sobald sie von den Ameisen entdeckt sind. Da bei meinen Zuchtversuchen die Raupen auf den Futterpflanzen in Gazebeutel eingebunden waren, bissen die Ameisen große Löcher in den Stoff, damit sie die Raupe durch dieselben herausziehen konnten.“

Wie verhalten sich nun die Vögel den Papilionidenraupen gegenüber? Nach AUDUBON (Birds of North America, Vol. 4, p. 259) nährt sich der amerikanische Kuckuck *Coccyzus americanus* fast ausschließlich von den Raupen und Faltern von *Pap. turnus*. Nun sind allerdings die Kuckucke keine Kostverächter, die auch bei uns besonders diejenigen Insecten verzehren, die andere Vögel verschmähen. SCHULTZ (32) beobachtete aber auch, wie Drosseln und Sperlinge *machaon*-Raupen ohne Zögern sofort fraßen. Ein anderes Mal dagegen beachteten die Spatzen die Raupen gar nicht. Der Autor meint, da die Gabel die Tiere gegen Schlupfwespen und Vögel nicht schütze, sei sie wohl ein wirksames Mittel gegen kleinere Feinde, aber er weiß offenbar mit diesen „kleineren Feinden“ auch nichts Rechtes anzufangen.

SEITZ (35) hebt hervor, daß besonders auch die Reptilien Hauptfeinde vieler Raupen seien. Wenn nun auch für *machaon*- und *podalirius*-Raupen, die auf hohen Doldengewächsen und andererseits auf Bäumen und Sträuchern leben, diese Tiergruppe wohl kaum als Verfolger in Betracht kommt, so mußte es doch immerhin von Interesse sein, zu erfahren, wie sich zum Beispiel Eidechsen gegenüber Papilionidenraupen verhalten würden.

Für mich bot sich in dieser Hinsicht eine besonders günstige Gelegenheit insofern, als auf Anordnung von Herrn Geheimrat SCHULZE im Versuchsgarten des Zoologischen Instituts verschiedene Eidechsenarten angesiedelt wurden, die jetzt dort wie in freier Natur leben. Mit einigen *Lacerta agilis* stellte ich an verschiedenen Tagen meine Untersuchungen an, indem ich sie nach und nach mit etwa 15 Schwalbenschwanzraupen fütterte. Die Versuche verliefen fast immer folgendermaßen. Ich werfe einer auf einem Steinhaufen sich sonnenden Eidechse eine Larve vor. Das Tier hat den Aufprall gehört und wendet sich um. Die Raupe sitzt unbeweglich. Die Eidechse erkennt die Raupe nicht und wendet sich ab. Nach einiger Zeit fängt die Raupe an zu kriechen. Sobald sie von der *Lacerta* bemerkt wird, erfolgt der Angriff, und zwar wird die Beute meist in der Körpermitte gepackt. Augenblicklich findet von seiten

der Raupe das Ausstoßen der Gabel statt. Die Eidechse kümmert sich nicht darum, sie hält das Tier fest und wartet, bis dessen Bewegungen matter geworden sind. Nach einiger Zeit läßt sie die Raupe fallen und will sie nun mit dem Kopfe voran verschlingen. Dabei berührt sie die Nackengabel; sofort wirft sie die Raupe hin und zieht die durch die Säure verletzte Zunge durch den Mund. Aber nur einen Augenblick, dann packt sie ihr Opfer von neuem und verschlingt es ohne weiteres Zögern. So oder ähnlich spielt sich in allen Fällen der Vorgang ab, sämtliche Raupen werden gefressen. Einmal fiel eine Raupe nicht weit von einer Eidechse auf die Rückenseite. Diese bemerkte sie in dem Augenblicke, als sich die Larve gerade in die richtige Lage bringt und nun unbeweglich still sitzt. Das Reptil hat offenbar Verdacht geschöpft und betastet sie eifrig mit der Zunge. Die *machaon*-Raupe sitzt, ohne die Nackengabel auszustoßen, mit eingezogenem Kopfe ähnlich den Schwärmer-raupen in Sphinxstellung, ohne sich zu rühren. Volle 7 Minuten dauert diese Regungslosigkeit. Die daneben sitzende Eidechse ist sich ihrer Sache nicht ganz sicher, hin und wieder blinzelt sie zu dem fraglichen Etwas hinüber. Sowie die Raupe aber sich zu rühren beginnt, schnellt sie auf sie zu und verschlingt sie.

Also auch gegen die Eidechsen ist die Nackengabel wohl kaum ein wirksamer Schutz. Besonders hervorzuheben ist noch, daß nicht alle Species und unter diesen wieder nicht alle Individuen gleich prompt auf Reize hin das Organ ausstrecken. Am leichtesten tut es der von Schmarotzern so stark heimgesuchte *P. machaon*. Aber schon RÉAUMUR (27) sagt von dessen Gabel: „Quand on maine la chenille, quand on l'incommode, on la détermine asséz souvent à la faire sortir, mais j'en ai manié pendant des demi-heures qui ne laissoient pas de la tenir obstinement cachée.“ Bedeutend schwerer reagierten meine *podalirius*-Raupen, und zwar waren es nicht Exemplare, die im engen Zuchtkäfig halb gestorben waren, sondern frische Tiere, die ich im Freien unter einem großen Gazebeutel auf einer Weichselkirsche zog. Einige Exemplare waren auch durch die ärgsten Mißhandlungen, wenn man sie z. B. mit Nadeln stach, nicht zu bewegen, sich ihres Organs zu bedienen. Auch wenn man am caudalen Ende ziemlich stark drückte, erfolgte keine Reaktion — wie ja gewöhnlich erwachsene Raupen, die man auf diese Weise faßt, nicht imstande sind, das Blut in die Schläuche zu pressen, den Jungen gelingt es dagegen leicht —, erst ein Druck am vorderen Körperteil besorgte mechanisch das Ausstoßen. Noch träger ist die

*Parnassius apollo*-Raupe. Diese scheint sich auch des Schutzes, den ihr ihre unscheinbare Gabel gewährt, vollkommen bewußt zu sein. Berührt man eine solche, so stößt sie zwar bisweilen das Organ aus, gleichzeitig rollt sie sich aber zusammen, so daß man nichts mehr von diesem sieht, und läßt sich von der Futterpflanze fallen, und doch findet sich unter Hunderten nicht eine angestochene. Ebenso ist die Larve von *Pap. ajax* L. nach FLOERSHEIM (5) „less inclined to use its osmeterium than those of *P. philenor* and *P. machaon*, rarely doing so if subjected to rough treatment when full grown“.

Was nun ferner den Geruch des abgesonderten Secrets anbelangt, so herrscht bei den Autoren keineswegs Klarheit darüber. Bei *Parnassius* ist überhaupt kein Geruch wahrzunehmen. Die Angabe bei SCHWARTZ (33) beruht wohl auf einem Irrtum. Während FRITSCH (6) den Duft der *machaon*-Raupe unerträglich nennt, findet ihn KLEMENSIEWICZ (16) melonenähnlich. FLOERSHEIM (5) sagt von *Papilio ajax*: „EDWARDS' account of the stench produced by the acrid secretions of this larva is to my mind greatly exaggerated. To my nostrils, though stronger than that of *P. machaon* it is no whit more disagreeable, yet he talks of the stench being so strong as nearly to turn one's stomach (quoted by SCUDDER, Butts. New Engl., Vol. 2, p. 1273).“ Ich kann aus eigener Erfahrung bestätigen, daß sich ein bestimmtes Urteil über die Art des Geruches schwer geben läßt, da er selbst bei den Individuen ein und derselben Species wechselt. Ich beobachtete eine mit Mohrrübenkraut gefütterte Schwalbenschwanzraupe, die entschieden angenehm nach frisch geschabten Mohrrüben roch; gewöhnlich steigert sich aber der aromatische Geruch so, daß er für unsere Nase unangenehm wirkt. Wenn öfter erwähnt wird, Puppen von *Thais polyxena* röchen nach der Futterpflanze der Larve, *Aristolochia*, so bezieht sich dies vielleicht auf frische Exemplare, bei denen die Gabel noch vorhanden ist. Von der *machaon*-Raupe sagt RÉAUMUR (27): „elle sent effectivement le fenouil comme le sentiroient des doigts qui auroient touché ses feuilles“. „Der Duft der Tentakeln ist angenehm“ schreibt KÜHN (18) von der Larve des *Pap. gigon*. PIEPERS (25) berichtet von der Gabel des *Pap. memnon*, daß ihn der Geruch derselben nicht sonderlich unangenehm berührt hätte, dagegen wäre dieser seinem Diener, einem eingeborenen Javaner, die sich durch besonders guten Geruchssinn auszeichnen, sehr lästig gewesen, und er habe oft darüber geklagt. Ganz besonders übel aber scheint die Raupe von *Pap. anchisiades* zu riechen. Nach DEWITZ (3) ist der Geruch so

penetrant, daß man sich seiner auf einen Schritt Entfernung nicht erwehren kann. Da nun das Abwehrsecret nicht immer gleich duftet und oft auch bei derselben Raupe von verschiedenen Personen ganz verschieden aufgenommen wird, so erscheint es mindestens sehr zweifelhaft, ob Vögel und Ichneumoniden das Secret überhaupt wahrnehmen und, wenn dies der Fall ist, ob es auf sie abschreckend wirkt. Ich erinnere nur daran, daß man bei eingebauerten Vögeln zur Vertreibung von Milben die Käfige mit Kreolin bestreicht. Der Geruch ist für den Menschen höchst unangenehm, während er die Vögel allem Anschein nach nicht im geringsten belästigt.

Aber noch ein anderer Umstand ist zu berücksichtigen. Die überwiegende Mehrzahl aller Papilionidenlarven ist auffallend bunt gefärbt, besitzt sogenannte Warnfarben. SLATER (36) wies wohl zuerst darauf hin, daß die Raupen mit grellen Farben und Zeichnungen fast ausnahmslos auf giftigen oder aromatischen Pflanzen leben. Man denke an die Raupe des Totenkopfes auf Solanaceen, an die des Wolfmilchschwärmers, an die prächtigen Raupen der Gattung *Cucullia*, die meist an Scrophularineen leben, usw. Natürlich gibt es auch Pflanzen, die unter diese Kategorien nicht zu fallen scheinen und doch Raupen mit Warnfarben beherbergen, z. B. die Stachelbeere mit dem Stachelbeerspanner *Abraxas grossulariata*. Es mögen also gewisse für das Tier mit der Nahrung aufgenommene schädliche Stoffe aus dem Blut ausgeschieden und als Pigment unschädlich gemacht werden, ähnlich etwa wie manche Pflanzen, die für sie tödliche als Stoffwechselprodukt auftretende Oxalsäure durch Bindung an Kalk unschädlich machen und als Krystalle von oxalsaurem Kalk in den Blättern und bei manchen Bäumen in der grünen Rinde ablagern.

Sehen wir uns unter diesem Gesichtspunkt die Gattung *Papilio* an, so finden wir eine ganze Sektion mit zahlreichen Arten, die ausschließlich auf den stark giftigen Aristolochiaceen leben. HAASE prägte für diese Untergattung den bezeichnenden Namen *Pharmacophagus*. Und die *machaon*-Gruppe mit ihren bunten Raupen lebt hauptsächlich auf den aromatischen Umbelliferen. Nach der landläufigen Meinung besteht der Nutzen der auffallenden Färbung für den Träger darin, daß ein Feind, z. B. ein Vogel, wenn er mehrere Male buntfarbige und schlecht schmeckende Larven angegriffen hat, nach und nach lernt, sie an ihrer charakteristischen Färbung wiederzuerkennen und sie fernerhin verschmäht.

Der Schwerpunkt des Gegenstandes scheint mir an einer ganz

anderen Stelle zu liegen. Zunächst möchte ich hervorheben, daß auffallenderweise die Raupen mit Warnfarben im allgemeinen merkwürdig träge sind und den größten Teil ihres Lebens unbeweglich an ihrer Futterpflanze sitzen, so z. B. unsere Schwalbenschwanzraupe, die Raupe von *Deilephila euphorbiae*, die Zygaenenraupen und auch deren Falter usw. (s. auch S. 238). TRIMEN (40) schreibt über die auffallenden purpurroten Raupen von *Pap. nox, coon* und *polydorus*: „They are exceedingly inactive, only moving from one leaf to another as food is required.“ Möglicherweise ist diese Schwerfälligkeit ebenso wie die Färbung eine Folge der mit der Futterpflanze aufgenommenen Stoffe, die im Laufe der Zeiten die Art mit allen ihren Individuen gleichsam narkotisiert haben. Gestützt nun auf zahlreiche Beobachtungen komme ich in bezug auf die sogenannten Warnfarben zu folgendem Ergebnis: Die regungslos sitzenden, so auffallend gefärbten Raupen werden von den Feinden überhaupt nicht als Lebewesen, besonders aber nicht als solche, die ihnen zur Nahrung dienen könnten, erkannt. Bewegt sich aber einmal ein Tier, so ist der Reflex, der das Auge eines Vogels oder einer Eidechse trifft, infolge der Kontrastfarben um so größer, und der Feind wird augenblicklich aufmerksam. Hierin würde also der biologische Wert der trägen Lebensweise dieser Tiere liegen.

So erkläre ich mir auch die Tatsache, daß die Eidechsen in keinem Falle von dicht vor ihnen regungslos sitzenden *machaon*-Raupen überhaupt auch nur Notiz nehmen, und ihren sofortigen Angriff auf die sich Bewegenden. Hierin ist wahrscheinlich auch der Grund für den widersprechenden Ausfall vieler Fütterungsversuche mit Tieren, die Warnfarbe tragen, zu nennen. (Der etwaige Einwand, *Lacerta agilis* fresse überhaupt nur sich bewegende Beute, ist nicht stichhaltig. Ist dies auch hauptsächlich der Fall, so verschmäht sie doch keineswegs unbewegliche Nahrung, wenn sie ihr, wie z. B. weiche Schmetterlingspuppen, zusagt. Auch DÜRIGEN [Deutschlands Amphibien und Reptilien. Magdeburg 1897] sagt: „In der Regel genießt die Eidechse nur kleine Tiere und zwar lebende. Indess geschieht es auch, dass erfahrene Lacerten tote Kerbthiere und Würmer, die sie in diesem Zustande gleichfalls zu erkennen und zu schätzen wissen, als Nahrung an- und aufnehmen.“)

Warum also die Papilionidenraupen — um zu unseren Untersuchungen zurückzukehren — trotz der Warnfarbe auch noch obendrein die allen anderen Schmetterlingsfamilien fehlende Nackengabel als Schreckorgan erworben haben sollten, ist nicht recht einzusehen.

Das Gesamtergebnis ist also: Die Nackengabel mag wohl in gewissen Fällen als Wehrdrüse in Aktion treten, die Ansicht aber; welche in dieser Funktion die primäre Bedeutung des fraglichen Organs sieht, ist zurückzuweisen.

### XIII. Die Phylogenese der Nackengabel und ihre mutmaßliche biologische Bedeutung.

„Die Stammform der Nymphalidae dürfte eine Raupe besessen haben ungefähr von der Form, wie sie uns heute *Acraea* bietet, eine Raupe, besetzt mit 6 Reihen unverzweigter Dornen“, sagt W. MÜLLER (23) in seiner grundlegenden Arbeit „Südamerikanische Nymphalidenraupen“. Bei typischer Anordnung stehen auf jedem Segment zwei Dornen links und rechts der Rückenlinie, je eine jederseits in der Nähe, meist unterhalb des Stigmas, infrastigmal, und eine dritte suprastigmal auf jeder Seite in der Mitte zwischen der dorsalen und der infrastigmalen. Diese 6 Reihen Ausstülpungen der Körperhaut in sehr verschiedener Gestalt und Konsistenz scheinen überhaupt ein sehr altes Merkmal der Lepidopterenlarven zu sein, und sie finden sich mehr oder minder deutlich auch in anderen Familien wieder. Oft wird die regelmäßige Anordnung auf den ersten und letzten Segmenten gestört, während die mittleren Ringe 6 Dornen tragen, so z. B. bei dem südamerikanischen Spinner *Adelophaga argyrantha* BOISD. (Fig. 15). Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt die Raupe des größten europäischen Spinners *Saturnia pyri* SCHIFF. An Stelle von Borsten oder Dornen haben wir auf jedem Segment 6 gestielte secerniernde Sternwarzen. Nur auf dem 1. und 12. Ringe finden sich deren nur 4. Ebenso fallen bisweilen die Elemente der mittleren Reihe ganz oder auf einzelnen Segmenten aus, so z. B. bei *Acraea mamita* BURM. auf den ersten 3 Segmenten (Fig. 16). Oder aber die suprastigmale rückt in die Nähe des Stigmas und die infrastigmale dicht auf die Pedes spurii herab, z. B. bei dem später zu besprechenden *Pap. polydamas* (Fig. 18). Am konstantesten gegen Störungen erweisen sich immer die beiden Dorsalreihen.

Wenden wir uns nun den Papilioniden zu, so finden wir bei *Thais polyxena* SCHIFF eine Raupe, die mit aller Regelmäßigkeit auf jedem Segment 6 Reihen behaarter Fleischzapfen in typischer Anordnung trägt, nur auf dem 1. Segment befinden sich 4, wovon die infrastigmalen etwas reduziert sind, an Stelle der dorsalen aber steht — die Nackengabel (Fig. 17). Bei *Papilio (Ornithoptera) pompeus*

CRAMER ist die sechszeitige Anordnung insofern gestört, als die Zahl der fleischigen Auswächse eine Vermehrung erfahren hat. Wieder finden wir jedoch an Stelle der beiden dorsalen des 1. Ringes das Nackenorgan (Fig. 21). Diese Regelmäßigkeit ließ in mir die Vermutung entstehen, ob nicht etwa die beiden Zapfen des 1. Segments durch Erlangung der Einstülpbarkeit in das Körperinnere und durch Verwachsung an der Basis zur Nackengabel wurden. Als ich im Museum für Naturkunde die Bestände auf Papilionidenraupen hin durchsah<sup>1)</sup>, wurde ich auf einige sehr gut präparierte „Biologien“ südamerikanischer Falter aufmerksam gemacht. Und hier wurde meine Vermutung zur Gewißheit vor der Raupe von *Pap. polydamas* (Fig. 18).

Diese, etwa von der Größe unserer Schwalbenschwanzraupe, ist violettbraun [die Farben, die auf den geblasenen Stücken nicht recht zu erkennen waren, verdanke ich DEWITZ (3)], auf jedem Segment befinden sich lateral einige dunklere Wellenlinien. Sie ist mit fast 1 cm langen ziegelroten Fleischzapfen mit violetter Spitze ausgestattet. Besonders gut sind die der dorsalen Doppelreihe ausgebildet; auf dem 1. Segment steht vikariierend für sie die Nackengabel. (Hier sowie bei *Papilio pompeus* ist die Spitzencuticula noch stärker als bei *podalirius* ausgebildet.) Die mittlere Reihe dagegen ist ganz in Fortfall gekommen. Die Elemente der infrastigmalen Reihe stehen in verschiedener Höhe, und zwar ist von ihnen die auf Segment 1, 2, 3 und 5 typisch, der Zapfen auf Ring 1 besonders lang und schwarz pigmentiert. Am 4. Ringe steht der Zapfen hypostigmal. Zapfen 6—12 inserieren unter sich wieder in gleicher Höhe, und zwar 6—9 dicht über den Nachschiebern. Der Zapfen auf dem vorletzten Segment ist wie der erste besonders lang und wird nach DEWITZ (3) fortwährend hin und her bewegt. [Bei der Raupe von *Pap. philenor* werden die großen Zapfen des 1. Segments nach GIRAULT (7) beim Kriechen fortwährend hin und her bewegt, und er ist der Ansicht, daß sie Tastfunktion hätten.]

Uns interessiert vor allem die oberste Doppelreihe. Die Zapfen machen ganz den Eindruck wie die Schläuche der Nackengabel, sie zeigen an der Basis auch eine kleine Anschwellung und verjüngen sich nach oben, nur sind sie etwas kleiner und an der Spitze dunkel pigmentiert. Besonders bemerkenswert aber ist, daß sie zurück-

1) Für die freundliche Erlaubnis hierzu sage ich Herrn Professor Dr. BRAUER, dem Direktor des Museums, und Herrn Professor Dr. KARSCH, dem Kustos der lepidopterologischen Abteilung, meinen verbindlichsten Dank.

ziehbar sind und einen Retractor wie die Gabel besitzen, den man an den ausgeblasenen Raupen deutlich hindurchschimmern sieht. Dagegen kann man an ihnen eine ellipsoide Drüse nicht wahrnehmen. [Die bei BURMEISTER (1) als *Pap. polydamas* abgebildete Raupe gehört nicht dieser, sondern wohl einer verwandten Art an; denn außer der Verschiedenheit der Zeichnung ist auch die Anordnung der Zapfen eine andere.]

Es unterliegt also wohl kaum einem Zweifel, daß die Nackengabel 2 basal zusammengewachsene ein- und ausstülpbar gewordene, aus Dornen hervorgegangene fleischige Zapfen darstellt.

Schon 1857 erkannten HORSFIELD u. MOORE (11), daß die Gattung *Papilio* sowohl nach Faltern als auch nach Raupen und Puppen in 3 gut gesonderte Gruppen zerfällt. Die Einteilung der indischen Entomologen wurde dann von HAASE (8) und ROTHSCILD u. JORDAN (29) weiter ausgebaut. Ihren Raupen nach lassen sich die 3 Sektionen kurz folgendermaßen unterscheiden: 1. Aristolochienfalter (*Pharmacophagus* HAASE). Die Larven leben ausschließlich auf Aristolochien oder nahe verwandten Pflanzen und tragen die bei *Pap. polydamas* beschriebenen fleischigen (nie dornigen) Zapfen (Fig. 18). 2. Segelfalter (*Cosmodesmus* HAASE). Die Raupen sind gebuckelt, gewöhnlich glatt und nach hinten verjüngt. Hierher *Pap. podalirius* (Fig. 19). 3. Schwalbenschwänze (*Papilio s. st.*). Die Raupen sind mehr zylindrisch und meist glatt. Hierher *Pap. machaon* (Fig. 20).

Kommen bei den Raupen der beiden letzten Abteilungen Auswüchse vor, so sind diese dornig und hart, nie fleischig.

Die Tatsache, daß die Schläuche, von denen wir die Nackengabel ableiteten, nur bei den auf *Aristolochia* lebenden *Papilio*-Raupen vorkommen, brachte mich zuerst auf den Gedanken, daß das Nackenorgan wohl etwas mit der Futterpflanze zu tun haben müßte. Hierfür schien ferner zu sprechen, daß die Larven des Genus *Zerynthia* OCHS. (*Thais* F.), welche ebenfalls nur *Aristolochia* fressen, ganz ähnliche Zapfen aufweisen<sup>1)</sup>, und auch der Umstand, daß der Geruch des Gabelsecrets — wie ich oben hervorgehoben habe — oft dem der Futterpflanze der Raupe gleicht. (Die Zapfen fehlen

1) Nach Abschluß meiner Untersuchungen fand ich durch Zufall in dem rein systematischen Werke von TRIMEN (48) in einer Anmerkung folgende Angabe. „These latter species (*Pap. nox*, *coon* und *polydorus*) feed on *Aristolochia* and it is curious to find that the larvae of the genera *Ornithoptera* and *Thais*, which live on the same group of plants, are similarly coloured and tuberculated.“

dagegen der behaarten Raupe von *Archon apollinus*, die sich auch von einer *Aristolochia*-Art nährt, und den *Asarum* fressenden bärenraupenähnlichen Larven der Gattung *Luehdorfia*.) Ich möchte deshalb über die primäre biologische Bedeutung der Nackengabel in aller Vorsicht folgende Ansicht äußern: Die mit der Nahrung aus den giftigen<sup>1)</sup> *Aristolochiaceen* aufgenommenen, für die Tiere schädlichen Stoffe werden durch die Körperflüssigkeit an das Nackenorgan abgegeben, von diesem ausgeschieden und zur Verdunstung gebracht.<sup>2)</sup> Möglicherweise findet eine Secretion auch durch die Fleischzapfen statt. Hierfür könnte ihre Ein- und Ausstülpbarkeit und das fortwährende Bewegen der großen Schläuche am vorletzten Segment von *Pap. polydamas* sprechen. Für die oben geäußerte Ansicht läßt sich ferner noch anführen, daß die ellipsoide Drüse bei dem (auf *Aristolochia Ghiberti*) lebenden *Polydamas* auch bei der ausgewachsenen Raupe gut die Hälfte der Gabeläste einnimmt, ein Verhalten, wie es bei *P. machaon* und *podalirius* nur die jungen Raupen zeigen, bei denen obendrein im Verhältnis zur Körpergröße das Nackenorgan weit stärker entwickelt ist. Diese weisen auch noch nicht die bunten und lebhaften Farben auf, sondern sind schwärzlich. In Verbindung mit dem auf S. 234 Gesagten ist besonders beachtenswert, daß die kleine schwarze Raupe von *Pap. urvilliana* GÜÉR. sehr lebhaft ist und sich schnell von Blatt zu Blatt bewegt; die erwachsene, schwarz, weiß und rot gefärbte Larve, welche auch die typischen 6 Reihen Zapfen trägt, im Gegensatz zu dem nahe verwandten *Pap. pompeus*, scheint dagegen ihre Lebhaftigkeit ganz und gar verloren zu haben (RIBBEE in: *Iris* Vol. 8, 1895, p. 105). Sollte etwa mit dem Augenblicke, wo ein Teil der schädlichen Stoffe in Pigment umgewandelt wird, die Nackengabel im Vergleich mit dem Raupenkörper ihr Wachstum verzögern und das Hauptausscheidungsorgan für diese Substanzen, die ellipsoide Drüse, ohne Schaden für das Tier eine Verkleinerung erfahren dürfen?

In der Gattung *Papilio* wären also hiernach die Raupen der Sectio *Pharmacophagus* die ursprünglichst gebauten, während die von *Papilio s. str.* und *Cosmodesmus* schon stark abgeändert sind. Doch

1) Die ganze Pflanze von *A. grandiflora* SWARTZ (Jamaica) z. B. verbreitet nach SWARTZ „a powerful narcotic unpleasant smell“, und ihr Genuß wirkt selbst auf Schweine tödlich [HAASE (8), Teil 2, p. 100].

2) Eine ähnliche Funktion haben wahrscheinlich auch die Hautdrüsen bei den *Salix*arten fressenden Larven der Käfergattung *Melasoma*. Diese scheiden *Salicylaldehyd* aus.

treten während der metembryonalen Entwicklung z. B. beim Schwalbenschwanz noch rote Dörnchen auf, und die erwachsene Larve zeigt an Stelle der Fleischzapfen der Aristolochienfalter 6 Reihen roter Tüpfel.

Eine wichtige Frage war nun noch folgende: Strecken die Raupen, wenn sie nicht belästigt werden, freiwillig ihr Organ hervor? Dies ist in der Tat der Fall. Verschiedentlich konnte ich beobachten, wie *machaon*-Raupen ohne ersichtlichen Grund mehrere Male kurz hintereinander die Gabel hervorstülpten, aber nur so weit, daß die Drüse außerhalb des Körpers lag. Raupen, denen ich die Gabel amputierte, gingen auch, wenn ich die Wunde sofort mit einem Kollodiumhäutchen schloß, zugrunde, es ist aber zweifelhaft, ob durch den Verlust des Organs oder durch den nicht ganz zu vermeidenden Blutverlust. Ebenso erging es SCHÖFEER (30) bei den Raupen von *Parnassius apollo*, dagegen sagt OKEN (Naturgeschichte, Vol. 2, 3, p. 1405) von der Gabel der Schwalbenschwanzraupe: „das Abschneiden derselben schadet nichts“. Als ich Raupen, welche kurz vor der Verpuppung standen, die Nackengabel wegschnitt, waren die Tiere nicht imstande, die Larvenhaut abzuwerfen. [Ganz ähnliche Erfahrungen machte MEISENHEIMER bei seinen bekannten Kastrationsversuchen (Studien zur Soma und Geschlechtsbestimmung, Jena, 1909): „Ein hoher Prozentsatz der eingegangenen Operationstiere fiel einzig und allein dem Mißgeschick zum Opfer, daß infolge unvollkommener Wundheilung ein Abstreifen der Haut bei der nächsten Häutung unmöglich war.“]

Als ich einer so behandelten Raupe künstlich die Larvenhaut entfernte, fand ich darunter eine sonst normale Puppe, die aber einen auf einer Seite etwas verkrüppelten neuen Raupenkopf mit Ocellen trug. Doch messe ich diesen Versuchen keinerlei Beweiskraft bei, sie müssen mit größerem Material planmäßig durchgeführt werden.

Wir sind am Ende unserer Untersuchungen angelangt; es war uns vergönnt, einige neue Tatsachen über das rätselhafte Organ der Papilionidenraupen zu ermitteln, aber ein gut Teil bleibt noch zu tun übrig. Für den Zoologen wird es vor allem darauf ankommen, die Raupen exotischer Arten wie *Pap. polydamas* zu untersuchen, um in anatomisch-histologischer Beziehung die Phylogenese der Nackengabel und ihrer wichtigsten Teile, der ellipsoiden Drüse, der Retractoren usw., zu ermitteln. Da aber gut konserviertes Material von diesen wohl kaum zu erlangen sein wird, würde wahrscheinlich

die Untersuchung von *Thais polyxena* schon neue Momente zutage fördern. Vor allen Dingen aber müßte durch chemische Analysen die Natur der durch die Gabel ausgeschiedenen Stoffe, ebenso wie die Zusammensetzung der farbigen Pigmente und ihre Beziehungen zur Futterpflanze festgestellt werden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. BURMEISTER, Description de la république Argentine, Sect. 5, Lépid., Text 1878, Atlas 1879.
2. DEEGENER, P., Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose. Teil II, Malacosoma castrensis L., in: Zool. Jahrb., Vol. 26, Anat. 1908.
3. DEWITZ, H., Entwicklung einiger venezolanischer Schmetterlinge, in: Arch. Naturg., Jg. 44, Bd. 1, 1878.
4. FAWCETT, J. M., Transformations of some African Lepidoptera, in: Trans. zool. Soc. London, Vol. 15, 1901.
5. FLOERSHEIM, C., Larval habits of Iphiclides ajax, in: Entomol. Record, Vol. 21, 1909.
6. FRITSCH, Beschreibung von allerley Insekten in Teutsch-Land, nebst nützlichen Anmerkungen und nöthigen Abbildungen von diesem kriechenden und fliegenden inländischen Gewürme, zur Bestätigung und Fortsetzung der gründlichen Entdeckung, so Einige von der Natur dieser Creaturen herausgegeben und zur Ergänzung und Verbesserung der anderen, 1730.
7. GIRAULT, A., Laertias (*Papilio*) philenor (LINNAEUS), in: Canadian Entomol., Vol. 39, 1907.
8. HAASE, Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden. Teil I und II, in: Bibl. zool., Vol. 8, 1892.
9. HENNEGUY, L. F., Les Insectes, 1904.
10. HOFFMANN, F., Weitere biologische Mitteilungen über *Parnassius mnemosyne* L., in: Entomol. Jahrb. für 1910.
11. HORSFIELD and MOORE, A catalogue of the Lepid. Insects in the Museum of the East India Company, 1857.
12. JACOBSON, E., Beobachtungen über den Polymorphismus von *Papilio memnon* L., in: Tijdschr. Entomol., Vol. 52, 1909.

13. KARAWAIEW, W., Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64, 1898.
14. KARSTEN, H., Bemerkungen über einige scharfe und brennende Absonderungen bei Raupen, in: Arch. Anat. Physiol., 1848.
15. KLEEMANN, C. FL., Natur- und Insektengeschichte, 1792.
16. KLEMENSIEWICZ, ST., Zur Kenntnis der Hautdrüsen bei den Raupen und bei *Malachius*, in: Verh. zool. bot. Ges. Wien, Vol. 32, 1882.
17. KORSCHOLT, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat., 1891.
18. KÜHN, H., Zur Kenntnis indischer Lepidopterenlarven, in: Correspondenzbl. entomol. Ver. Iris Dresden, Vol. 1, 1884—1888.
19. LEYDIG, Lehrbuch der Histologie, 1857.
20. MAZIARSKI, ST., Sur les rapports des muscles et de la cuticule chez les Crustacés, in: Bull. internat. Acad. Sc. Cracovie (Math. et Nat.) 1904.
21. MESNIL (et METSCHNIKOFF), Quelques remarques au sujet du déterminisme de la métamorphose, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 52, 1900.
22. MERIAN, M. S., Verandering der Surinamsche Insecten, Amsterdam 1705.
23. MÜLLER, W., Südamerikanische Nymphalidenraupen, in: Zool. Jahrb., Vol. 1, 1886.
24. PÉREZ, CH., Contribution à l'étude des métamorphoses, in: Bull. sc. France Belg., Vol. 37, 1903.
25. —, Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* MEIG.), in: Arch. Zool. exper., Vol. 44, 1910.
26. PIEPERS, M. C., Über die Entwicklungsgeschichte einiger javanischer Papilionidenraupen, in: Tijdschr. Entomol., Vol. 31, 1887—1888.
27. RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, No. 3, 1734.
28. RÜSEL VON ROSENHOF, A. J., Insektenbelustigungen, 1746—1761.
29. ROTHSCHILD, W. and K. JORDAN, A revision of the American Papilios, in: Novit. zool., Vol. 13, 1906.
30. SCHÄFFER J. CH., Neuentdeckte Theile an Raupen und Zweyfaltern, 1754.
31. SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, 1902.
32. SCHULTZ, Biologisches über *Papilio machaon* III und IV, in: Ill. Ztschr. Entomol., Vol. 5, 1900.
33. SCHWARZ, Neuer Raupenkalender, 1791.
34. SCUDDER, S. H., The butterflies of the Eastern United States and Canada, Vol. 2 u. 3, 1889.

35. SEITZ, in: Allg. Forst- und Jagdzeitung, 1892 (ist mir nicht zugänglich gewesen).
  36. SLATER, J. W., On the food of gaily coloured caterpillars, in: Trans. entomol. Soc. London, 1877.
  37. STAMM, R. H., Ueber die Muskelinsertionen am Chitin der Arthropoden, in: Anat. Anz., Vol. 34, 1909.
  38. STUDER, TH., Ueber Nervenendigung bei Insekten, in: Mitth. naturf. Ges. Bern, No. 812—827, 1874.
  39. TERRE, M. L., Contribution à l'étude de l'histolyse et de histogénèse du tissu musculaire chez l'abeille, in: CR. Soc. de Biol. Paris (11), 1899.
  40. TRIMEN, R., South African butterflies, Vol. 3, 1889.
  41. VOSSELER, J., Abnorme Eiablage und Entwicklung von *Papilio demoleus* L., in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., 1907.
  42. WEGE, Ueber die Insertionsweise des Arthropodenmuskels nach Beobachtungen an *Asellus*, in: Zool. Anz., Vol. 35, 1909.
-

## Tafelerklärung.

Wenn nichts anderes bemerkt ist, sind die Präparate mit „DELAFIELD-VAN GIESON“ gefärbt.

## Tafel 12.

Fig. 1. *Papilio podalirius*. Raupe sagittal. Gabelast mit Retractor. „HEIDENHAIN-VAN GIESON“. *g* Gabelast. *r* Retractor. *c* Cuticula flächenhaft getroffen. *ch. k* Chitinklöppel. *se* Sehne. *hy* Hypodermis. 45 : 1.

Fig. 2. *Papilio podalirius*. Raupe frontal, Stück eines Gabelastes, bei *fl* flächenhaft getroffen, mit ellipsoiden Drüse. *lei* Leisten der Cuticula. *d* die Dämme, welche das Lumen der Drüse einengen. 120 : 1.

Fig. 3. *Papilio podalirius*. Junge Raupe. 2 Zellen der Gabel. *c* Cuticula. 700 : 1.

Fig. 4. *Papilio podalirius*. Raupe. Innervierung des Retractors. 500 : 1.

Fig. 5. *Papilio podalirius*. Raupe frontal. Muskelansatz an einem Gabelast. *sch. z* Schlauchzellen. *c* Cuticula derselben. *ch. k* Chitinklöppel. *r* Retractor. *se* Sehne. 500 : 1.

Fig. 6. *Papilio podalirius*. Stück des Retractors. „HEIDENHAIN-VAN GIESON“. *im* Kerne imaginaler Myoblasten. *ger* Gerüst. 850 : 1.

Fig. 7. *Papilio machaon*. Gabel sagittal. Zellen, welche den Übergang zwischen Hypodermis und Schlauchzellen vermitteln. *hy* Hypodermis. *vz* vacuolisierte Zellen. *w* blaue Wellenlinie im Chitin. 40 : 1

## Tafel 13.

Fig. 8. *Parnassius apollo*. Sagittalschnitt durch die Nackengabel (die Gabeläste sind, um beide auf einen Schnitt zu treffen, etwas herabgebogen). *sch. z* Schlauchzellen. *c. ein* Cuticulareinsenkung. *aufs* der Aufsatz der ellipsoiden Drüse. *cap* Secretcapillaren. 50 : 1.

Fig. 9. *Papilio machaon*. Raupe. Ausgestülpter Gabelast in Höhe der ellipsoiden Drüse quer. *sch. z* Schlauchzellen. *c* Cuticula derselben.

*ap.* *P* apicale Plasmamasse der ellipsoiden Drüse. *c. dr* Cuticula derselben. *r. k* rektigförmiger Kern. *pl* Plasmosom. *iz* Intercellularlücken. *grl* Grenzlamelle. *tr* Tracheen. *g. z* gelbe, *bl. z* blaue Secretzone. 100 : 1.

## Tafel 14.

Fig. 10. *Parnassius apollo*. Ausgestülpte Gabel sagittal. Ellipsoide Drüse. *aufs* Aufsatz. *va* Vacuolen. *ger* Gerüstfäden in der apicalen Plasmamasse. *kd* Kerne der Drüsenzellen. *pl* Plasmosom. *s. h* Secretionsherde. *ca* Secretcapillaren. *kgrl* Kerne der Grenzlamellen. *sch. z* Schlauchzellen. *c. sch. z* Cuticula derselben. 150 : 1.

Fig. 11. *Parnassius apollo*. Der Deckel der ellipsoiden Drüse in Aufsicht.

Fig. 12. *Papilio podalirius*. 2 Tage alte Puppe; Gabelast. Beginn der Histolyse an der ellipsoiden Drüse. *sch. z* Schlauchzellen. *ed* ellipsoide Drüse. *grl* Grenzlamelle. *tr* Tracheen. *hist* Histolyte. *l* Leucocyten. 125 : 1.

Fig. 13. *Papilio podalirius*. 2 Tage alte Puppe. Schlauchzellen flächenhaft. *k* Kerne. *pb* Plasmabrücken. *l* Leucocyten. 325 : 1.

Fig. 14. *Papilio machaon*. 1½ Tag alte Puppe. Gabelast quer. *sch. z* Schlauchzellen. *e. d* ellipsoide Drüse. *tr* Tracheen. *va* Vacuolen. 150 : 1.

Fig. 15. Raupe von *Adelophaga argyrantha* BOISD. [nach BURMEISTER (1)].

Fig. 16. Raupe von *Acraea mamita* BURM. [nach BURMEISTER (1)].

Fig. 17. Raupe von *Zerynthia polyxena* SCHIFF *na* Nackengabel (nach einer präp. Raupe des Zool. Instituts).

Fig. 18. Raupe von *Papilio polydamas* L. *na* Nackengabel (nach einer präp. Raupe im Berliner Museum für Naturkunde).

Fig. 19. Raupe von *Papilio podalirius* L.

Fig. 20. Raupe von *Papilio machaon* L. *na* Nackengabel.

Fig. 21. Raupe von *Papilio pompeus* CRAMER. *na* Nackengabel. Unter Zugrundelegung der Abbildung bei HORSFIELD u. MOORE (11) nach einer in Spiritus befindlichen Raupe im Berliner Museum für Naturkunde. <sup>1)</sup>

1) Die in Fig. 18 und 21 dargestellten Raupen haben selbstverständlich nur die 9 typischen Stigmen, die in den Abbildungen überzählig gezeichneten Stigmen beruhen auf einem Versehen.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Untersuchungen über niedrigere Organismen.

## II. Die Xenophyophoren des Indischen Ozeans.

Von

**Dr. Alexander Schepotieff,**  
Privatdozent in St. Petersburg.

Mit Tafel 15—16.

— —

Im Frühjahr 1908 hatte ich Gelegenheit gehabt, die Korallenriffe Ceylons und Südindiens zu besuchen. Unter anderm besuchte ich auch Kankesanturai, einen kleinen Hafenort auf der Nordspitze Ceylons, an der Küste der Palk-Straße gelegen. Dort wurde während vorgenommener Dredgezüge in 1—5 m Tiefe eine Anzahl linsenförmiger und fächerförmiger Organismen von 1 bis ca. 5 cm Länge erbeutet, die ich damals beim Sammeln als Spongien betrachtete. Einige von ihnen wurden eine Zeitlang in Gefäßen aufbewahrt, die übrigen sofort nach dem Dredgen mit GILSON'scher Flüssigkeit oder mit Sublimataalkohol fixiert. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte dieser fraglichen Organismen konnten in irgendeinem größeren Maßstabe nicht ausgeführt werden, infolge meines zu kurzen Aufenthalts in Kankesanturai. Nach meiner Rückkehr nach Europa ergab sich bei genauerer Untersuchung des tropischen Materials, daß die erwähnten Organismen nur mit den von F. E. SCHULZE (1905) kürzlich beschriebenen Xenophyophoren verglichen werden können. Diese letztern waren bis jetzt nur aus der Tiefe von 980 bis 5325 m aus den tropischen Meeren bekannt. Um mir über die

Organisation der gefundenen Organismen besser Aufklärung verschaffen zu können und die „echten Xenophyophoren“ aus eigener Anschauung kennen zu lernen, wandte ich mich an Herrn Prof. F. E. SCHULZE. Dank seiner außerordentlichen Liebenswürdigkeit gelang es mir einige Präparate und Spiritusexemplare von Xenophyophoren zu bekommen, wofür ich Herrn Prof. F. E. SCHULZE meinen verbindlichsten Dank ausspreche. Nachdem ich die wirklichen Tiefsee-Xenophyophoren kennen gelernt hatte, unterlag es für mich keinem Zweifel mehr, daß die aus geringen Tiefen stammenden fraglichen Organismen von Kankasanturai nichts anderes darstellen als die echten Xenophyophoren. Die von mir erbeuteten Exemplare gehören zu *Psammetta globosa* F. E. SCH. und zu *Stannophyllum zonarium* HKL.

Dieser Fund hat mich bewogen, mein gesamtes Material aus Indien nochmals einer genauesten Prüfung zu unterziehen, indem ich annahm, es könnten sich zwischen den verschiedenen, während des Sammelns als Spongien u. dgl. m. angesehenen Fragmenten ähnliche Organismen vorfinden. Es ergab sich hierbei, daß auf Korallenproben aus Mahé (Malabar-Küste), die von einem großen Barrierenriff aus einer Tiefe von ca. 20 m stammten, eine Anzahl von Organismen angeheftet waren, die einerseits zu der Gattung *Cerelasma*, andererseits zu einigen *Ammoconidae* (den HAECKEL'schen „Deep-Sea Keratosa“) gehörten und zwar speziell zu *Ammosolenia rhizammina* HKL. Genauere Untersuchungen haben später gezeigt, daß die Ammocoriden, wie dies auch HAECKEL (1889) annahm, wirklich niedere, an *Olynthus* erinnernde Spongien darstellen.

F. E. SCHULZE bezeichnet bekanntlich die Xenophyophoren als eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Sie bestehen aus einem stark verzweigten Plasmodium mit zahlreichen Einschlüssen von Kryställchen aus Baryumsulphat oder Granellen, mit einem System verzweigter Stercomaren, die mit Stercomen und Xanthosomen erfüllt sind. Die protoplasmatischen Zweige oder Granellaren samt den Stercomaren bilden ein Ganzes, da alle Zwischenräume bei ihnen mit Fremdkörpern oder Xenophyten erfüllt sind, welche miteinander durch feine Stränge der Kittsubstanz verbunden bleiben. Dieser Komplex von Granellaren, Stercomaren und Xenophyten bildet zusammen den „Körper“ der Xenophyophoren; den wahren Körper derselben stellen jedoch nur solche Teile dar, die einen protoplasmatischen Inhalt besitzen und deshalb mit dem Körper der Protozoen vergleichbar sind. Zwischen den Xenophyten einiger Gattungen liegt noch ein System besonderer Fäden oder Linellen.

In der weiteren Beschreibung behalte ich alle diese Benennungen bei. Um Wiederholungen zu vermeiden, spreche ich von vornherein die Annahme aus, daß alle plasmatischen Verzweigungen oder Granellaren von einer bei verschiedenen Arten verschieden gebauten Plasmamasse ausgehen, die ich als *Grundplasmodium* bezeichne.

### 1. *Psammetta globosa* F. E. SCH.

#### Allgemeiner Bau.

*Psammetta* hat ein ovales oder linsenförmiges Aussehen mit flacher unterer und gewölbter oberer Körperfläche. In der Mitte der flachen Seite befindet sich eine kleine Vertiefung (*Vt*, Fig. 2 u. 3, Taf. 15). Der Körper liegt auf dem Sandboden ganz frei auf seiner Unterfläche. Die Breite der größten Exemplare erreicht bis ca. 1½ cm (Fig. 1, Taf. 15). Die jungen Exemplare mit kleiner, wenn auch erkennbarer unterer Körperfläche erreichen bis 2 mm im Durchmesser. Die kleinsten beobachteten Exemplare (bis 1 mm breit) sind kuglig (Fig. 4). Die Farbe der großen Exemplare ist olivengrün oder graubraun, der kleinen gelblich.

Die Oberfläche des Körpers ist rauh, aber ohne starke Wölbungen oder Ecken. Auf der oberen Körperfläche erkennt man zahlreiche kleine Spongiennadeln, Sandkörnchen oder Bruchstücke von Schalen, die alle ziemlich fest durch das feine Netz der organischen Kittsubstanz miteinander verbunden sind (*Sdk*, *Spn*, u. *Ks*, Fig. 5). Im allgemeinen erinnert die obere Fläche von *Psammetta* bei schwachen Vergrößerungen an ein Stück gewöhnlichen Schwammes ohne große Poren. Die abgerundeten Ecken der unteren Fläche sind den oberen gleich. Die untere Vertiefung ist dadurch charakterisiert, daß außer Spongiennadeln und anderen Einschlüssen noch große Schalen von Foraminiferen und einige größere Sandkörner vorhanden sind. Da *Psammetta* selbst ganz frei auf dem Sandboden liegt und ihre Unterlage keine besondere Verbindungsstränge zum Anheften besitzt, so hilft wahrscheinlich die Ansammlung von größeren und demnach schwereren Fremdkörpern in ihrer unteren Vertiefung die Lage des Körpers stabiler zu gestalten und letzteren am Umdrehen zu verhindern. Für das Studium der inneren Organisation des Körpers von *Psammetta* erscheint die Maceration, die Decalcinierung oder irgendeine mechanische Trennung der einzelnen Teile, wie sie größtenteils von F. E. SCHULZE angewendet wurden, sehr ungünstig und unbequem, indem viele wichtige Körperteile dabei zerstört werden. Das einzige, aller-

dings umständliche Mittel für das Studium des Körperbaues bleibt die Anfertigung dicker (bis  $25 \mu$ ) Schnittserien durch den ganzen Körper. Die Vergleichung solcher Serien miteinander gibt die Möglichkeit, sich in den Richtungen und Beziehungen der einzelnen Körperteile zu orientieren. Die bedeutende Dicke der Schnitte vermindert die Unbequemlichkeit, die durch die Anwesenheit von großen Sandkörnchen verursacht wird.

Die vergleichende Untersuchung verschiedener Schnittserien zeigt, daß um die erwähnte Vertiefung der unteren Körperpartie das Grundplasmodium angeordnet ist, und zwar entweder in Gestalt eines breiten Halbkreises (*Gpl*, Fig. 5 u. 6) oder eines dünnen geschlossenen Ringes (*Gpl*, Fig. 71). Vom äußeren Rande des Ringes gehen zahlreiche Granellaren (*Gr1*) aus, die strahlenartig, mit zahlreichen Verzweigungen versehen, sich bis zur Körperoberfläche fortsetzen. An der Peripherie des Körpers treten an reifen Exemplaren neben den zahlreichen sekundären Erweiterungen und Verzweigungen der Granellaren (*Gr1<sup>2</sup>*, *Ezw*, Fig. 19) auch noch besondere Enderweiterungen der Zweige auf — die Fruchtkörper (*Frk*), in denen die Gametenbildung stattfindet. Von den proximalen Partien der Granellaren zweigen sich besondere Seitenäste ab (*Stk*, *Gr1*, Fig. 18), die später vollständig abreißen — Stercomare; sie stellen abgestorbene Zweige der Granellaren dar.

### Das Grundplasmodium und die Granellare.

Das allgemeine Aussehen der Grundplasmodien hängt von dem Alter der Individuen ab und erscheint ziemlich mannigfaltig. Unter 8 Exemplaren fand ich 3 ringförmige und 5 hufeisenförmige Grundplasmodien, deren Breite von  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  m variierte. Dünne ringförmige Plasmodien sind im Querschnitt rund, hufeisenförmige dagegen stark abgeplattet und sehen dann wie plasmatische Platten aus.

Jedes Granellar beginnt in Form eines breiten (bis  $\frac{1}{3}$  mm) Stammes, der ursprünglich als eine einfache Wölbung oder als ein Seitenzweig des Grundplasmodiums erscheint (Fig. 5 u. 6). Bald nach seinem Austritt fängt das Granellar an sich dichotomisch in zahlreiche sekundäre usw. Zweige zu verästeln; bis es die Oberfläche des Körpers erreicht, verzweigt sich das Granellar zu einem kleinen Sträuchchen aus vielen (manchmal bis 50) einzelnen Stämmchen (Fig. 19). Die Dicke der einzelnen Zweige ist im allgemeinen überall ein und dieselbe (ca.  $\frac{1}{3}$  mm). Die Verzweigungsart ist

ziemlich unregelmäßig; sehr zahlreich sind kurze seitliche Äste oder Knoten, deren Länge nicht die Breite der Hauptstämme erreicht. Alle Stämme und Zweige der Granellare sind im Querschnitt gewöhnlich rund. SCHULZE bezeichnet dies Verzweigungssystem der Granellare als „hirschgeweihähnlich“; diese Benennung entspricht, wie man aus Fig. 19, Taf. 15 sieht, ganz genau der Wirklichkeit.

Alle Granellare samt ihren Verzweigungen und dem Grundplasmodium stellen also ein Ganzes, eine protoplasmatische Masse, dar, die mit einer kontinuierlichen Membran bedeckt ist; sie sind der „eigentliche Körper“ von *Psammitta*.

Die Membran (*Mb*, Fig. 7 u. 8) hat bei schwachen Vergrößerungen das Aussehen einer feinen gelblichen, homogenen Hülle (bis ca. 2  $\mu$  dick); bei starken Vergrößerungen erscheint sie feinkörnig. Die Membran ist elastisch und gestattet es mit Leichtigkeit die feinsten Schnitte anzufertigen. Nach Behandlung mit schwachen Alkalien oder Mineralsäuren, besonders aber nach einer kurzen Wirkung von Eau de Javelle maceriert sich diese Membran in feinste Fädchen (Fig. 35). Vor der Maceration sieht sie netzförmig gestrichelt aus (Fig. 34). In künstlichen Magensaft bleibt sie unverändert; sie ist löslich in Alkalien bei Erwärmung, wird rot nach MILLON'S Reagens und gelblich nach der Xanthoproteinprobe. Die Substanz der Membran gehört also wahrscheinlich zu den Keratinen.

Die Membran liegt dem protoplasmatischen Inhalt des Grundplasmodiums und den Granellaren dicht an; niemals ist es gelungen, einen freien Raum zwischen beiden zu erkennen. Das Protoplasma des Organismus hat das Aussehen einer vollständig gleichförmigen Masse mit sehr zahlreichen und mannigfaltigen Einschlüssen, so daß sie auf Schnitten nur in Gestalt schmaler Zwischenschichten zwischen den Einschlüssen zu erkennen ist (*Pl*, Fig. 7). Überall zeigt sie sich als eine hyaline gleichförmige Masse, ohne irgendeine erkennbare Struktur oder Körnelung.

Selten findet man Organismen, deren Plasma so zahlreiche und mannigfaltige Einschlüsse enthält wie die Xenophyophoren. Alle diese Plasmaeinschlüsse, von den Kernen abgesehen, lassen sich in zwei Gruppen zerlegen; einerseits sind es die sogenannten Granellen, die nur bei den Xenophyophoren und bei keiner andern Gruppe von Organismen vorkommen, andererseits die übrigen Einschlüsse, die auch bei verschiedenen Protozoen und Protophyten existieren.

a) **Die Granellen.** Als „Granellen“ bezeichnete SCHULZE (1905) kleinere, stark lichtbrechende und vollständig farblose, durchsichtige

Kryställchen, die in sehr großer Zahl alle Plasmapartien der Xenophyophoren ausfüllen (*Gr*, Fig. 7 u. 8). Sie sind von sehr verschiedener Größe (von 1—25  $\mu$ ) und Form. Die kleinsten sehen wie Körnchen aus, die größeren (Fig. 13 u. 14) stellen hexagonale Plättchen oder rhombische Krystalle dar, gewöhnlich aber rhombische Bipyramiden oder rhombische tafelförmige Krystalle. Außerdem finden sich nicht selten Granellen mit abgerundeten Ecken, deren krystallinische Natur unklar bleibt. Letztere erscheinen nach SCHULZE besonders zahlreich in Tiefseeformen und sind durch sehr schwache Polarisation des Lichtes charakterisiert. Manchmal kommen bei *Psammetta* auch dünne polygonale Platten vor, die allen Merkmalen nach den anderen Granellen gleich sind (Fig. 51).

Bekanntlich haben die genauen chemischen und spektroskopischen Untersuchungen von F. E. SCHULZE u. TIERFELDER (1905) gezeigt, daß die Granellen aus schwefelsäurem Baryum,  $\text{BaSO}_4$ , bestehen. Das Vorhandensein des Baryums in den Xenophyophoren bietet ein sehr seltenes Beispiel für die Anwesenheit dieses Elements in Organismen überhaupt. Bis jetzt wurde Baryum nur von FORCHHAMMER (1859) in Organismen beobachtet. SCHULZE vergleicht die Granellen der Xenophyophoren mit den Calciumkrystallen in den Flagellosporen der Radiolarien. Außerdem tritt in der Skeletsubstanz einiger *Acantharia* Strontium ( $\text{SrSO}_4$ ; BÜTSCHLI 1906) auf. Diese Beispiele zeigen uns demnach die Anwesenheit von Verbindungen einer ganzen chemischen Reihe von Erdalkalien in niedern marinen Organismen: Ca, Sr, Ba.

Man wird nicht umhin können, an dieser Stelle die biologischen Phantasien eines gewissen MARTIN KUCKUCK (1907) zu erwähnen. Unter dem Eindruck der eine Zeitlang sehr bekannten Mitteilungen von BUTLER-BURKE (1905) über die sogenannten „Radioben“ versuchte der oben genannte Autor die durchaus ähnlichen Gebilde — Globuliten und Sphärokrystalle — auch in Lösungen von Baryumsalzen in Gelatine hervorzu- bringen.

Bekanntlich erhielt BUTLER-BURKE sehr interessante Globuliten (bis 0,3  $\mu$  breit) aus einer Lösung von  $2\frac{1}{2}$  mg Bromradium in Gelatine nach 24 Stunden noch aus einer Lösung von Chlorradium — nach 4 Tagen. Diese Gebilde, die er als Radioben bezeichnete, wurden zuerst als Organismen, die durch Urzeugung entstanden waren, aufgefaßt. Die nähere Untersuchung zeigte aber, daß die Radioben bei Erwärmung verschwinden, später aber nach Abkühlung wieder auftreten, also nicht mit Organismen verglichen werden konnten. RUDGE (1906) fand, daß ähnliche Gebilde sehr leicht nach der Auflösung von Schwefelsalzen von Ca, Sr und Ba in Gelatine auftreten; sie bestehen aus einer äußern Hülle und einem

Zentralkorn. Genauere Untersuchungen haben gezeigt, daß diese Globuliten sich nur in Lösungen von Schwefelsalzen bilden; beim Fehlen des Schwefels bilden sie sich nicht. Außer in der Gelatine bilden sich ähnliche, nur viel kleinere Globuliten auch im Gummi arabicum. Alle solche Gebilde wurden als „künstliche Zellen“, und zwar entweder als echte niedere Organismen oder als Analogien derselben aus der anorganischen Welt, endlich als Übergangsstadien zwischen der organischen und der anorganischen Welt aufgefaßt.

Es gehören hierher: die sich teilenden und pseudopodienbildenden Massen, welche LITTLEFIELD (s. ROUX, 1906) in der Mischung einer 33%igen Lösung von Kochsalz in 90° Alkohol nach Wirkung einiger Tröpfchen Ammoniak erhalten hat, die zellenähnlichen Sphärokrystalle in Niederschlägen von Kupfersulfat in Malachitgrün (WIELER 1904), die Gebilde, welche in verschiedenen gesättigten Lösungen von Krystallen von v. SCHROEN (nach NACCIARONE 1899) beobachtet wurden, die künstlichen Zellen von LEDUC (1905, 1906), die Bioide von DUBOIS (1904), die Gebilde von STADELMANN (1904) und HERRERA (1908) etc.<sup>1)</sup>

Von allen diesen Verbindungen sind die Lösungen von Baryumsulfat in Gelatine und die Bioiden von DUBOIS (1907) besonders groß und leicht erhältlich. Erstere betrachtete KUCKUCK als Urganismen, und deshalb bezeichnete er die Xenophyophoren, wegen der sehr großen Zahl von Granellen in ihrem Plasma, als eine Art von Bathybien, die durch Urzeugung auf dem Boden des Ozeans entstehen. Nach Einwirkung von BaCl<sup>2</sup> auf Lösungen von 10% Gelatine, 1% Pepton, 1% Glycerin und  $\frac{1}{2}$ % Asparagin in Seewasser bekam er eigentümliche Niederschläge aus Globuliten und Sphärokrystallen, die äußerlich große Ähnlichkeit mit den „Körpern“ von verschiedenen Xenophyophoren zeigten, nämlich von *Psammetta*, *Stannophyllum* und *Stannoma*. Die Angaben von KUCKUCK sind in dem Sinne wichtig, als es ihm gelungen ist, die allgemeine Körperform der Xenophyophoren künstlich zu reproduzieren, ebenso wie es RHUMBLER gelungen ist, die Körperformen von Rhizopoden, Heliozoen, Diffugienschalen usw. zu erhalten.

Was die Natur der Globuliten, Bioide oder Sphärokrystalle betrifft, so stellen sie organische Metallverbindungen dar. Physikalisch entsprechen sie den bekannten flüssigen Krystallen LEHMANN's (1889, 1908 1–3); wie diese zeichnen sie sich durch ihre schnellen Bewegungen, ihr Wachstum mittels Quellung, ihre Teilbarkeit in einzelne sekundäre Körper durch Querteilung, endlich durch ihre Copulation<sup>2)</sup> miteinander aus. In diesen Erscheinungen scheint viel Ähnlichkeit mit den Lebensprozessen vorzuliegen. Doch von einer genauern Analogie zwischen beiden kann keine Rede sein. Alle theoretischen Betrachtungen über solche Erscheinungen,

1) Siehe auch Übersichte von RHUMBLER (1906) und PRZIBRAM (1906), ihre Kritik bei ROUX (1906).

2) Die Copulation der Bioide beobachtete DUBOIS (1907), der microbioide mâle von den microbioide femelle unterscheidet. Das Copulationsprodukt teilt sich nachher in kleinere Körper.

wie z. B. die Theorien von KUCKUCK, der Chtonoblast MÜNDEN's (1907), die Anschauungen von BENEDIKT (1904), LEDUC u. a., leiden an dem Grundfehler, daß sie zum Vergleich nur einzelne Merkmale heranziehen, nicht aber die allgemeine Konzeption des Lebens, als ein Stoffwechsel im Eiweißsubstrat, das reizbar und fortpflanzungs- und assimilationsfähig ist. Diese Vorstellung steht im Gegensatz zu allen „Lebenserscheinungen“ der Radioben, flüssigen Krystalle, Bioide usw.

Die Bioide aus Gelatinebaryum sind wahrlich sehr geeignete Objekte für die Ausführung von Versuchen und Demonstrationen, da sie sehr leicht zu erhalten sind. Wenn man ein kleines Kryställchen von Baryumsulfat in zähflüssige Gelatine wirft, bildet sich sofort ein Niederschlag, welcher aus einer Menge von kleinen ovalen oder kugligen, einfachen oder doppelten „Bioiden“ besteht, von 2—10  $\mu$  im Durchmesser. Ihre Bildung hängt von der Anwesenheit des Schwefels ab; die übrigen Baryumverbindungen, die ohne Schwefel sind, z. B. das Baryumcarbonat, bilden in Gelatinelösungen keine „Bioide“ aus.

b) **Die Plasmaeinschlüsse** von *Psammetta*, die auch in andern Organismen vorkommen, sind, gleich den Granellen, nicht selten. Im allgemeinen sind Granellen zahlreicher in den Granellaren als im Grundplasmodium, die übrigen Einschlüsse dagegen umgekehrt.

Fast in jedem Schmitte durch ein Plasmodium oder durch ein Granellar kann man folgende Einschlüsse unterscheiden:

1. Große (bis 50  $\mu$ ), weißliche, kuglige, doppelte oder lappige Gebilde, die nach MILLON's Reagens intensiv rot werden — Eiweißeinschlüsse (Fig. 36). Bei schwachen Vergrößerungen haben sie das Aussehen von dunkleren Körpern (*E*, Fig. 8) oder Kügelchen (*Ft.* Fig. 7).

2. Braune undurchsichtige Körner organischer Substanz, vielleicht Reservestoffe. Sie haben entweder das Aussehen von kleinen Kügelchen oder länglichen Körnchen (Fig. 49) oder aber von Aggregaten von Körnern verschiedener (Fig. 47) oder gleicher (Fig. 68) Größe.

3. Gefärbte Einschlüsse, in Gestalt von kleinsten Kryställchen (Fig. 60) oder Körnchen mit abgerundeten (Fig. 48) oder eckigen (Fig. 33) Umrissen. Ihre Farbe ist hellgelb oder bräunlich. Nach Einwirkung von schwachen Säuren entfärben sie sich sehr schnell und lösen sich allmählich auf.

Außerdem sind noch längliche, geradlinige (Fig. 32) oder gebogene (Fig. 32) Stäbchen nicht selten — Trichiten, die bis 25  $\mu$  lang sind bei  $\frac{1}{2}$ —1  $\mu$  Breite. Nach MILLON's Reagens werden sie hellrosa. Seltner sind vorhanden: Ketten sehr kleiner Kügel-

chen (Fig. 58) und größere Blasen mit innerem Körnchen (Fig. 59) — vielleicht Bakterien und Cysten irgendwelcher Organismen.

**Die Kerne.** Im ganzen Protoplasma, sowohl des Grundplasmodiums wie auch aller Granellare, finden sich gleichmäßig sehr zahlreiche kleine Kerne zerstreut, deren Zahl für ca.  $1\frac{1}{2}$  cm breite Exemplare mehrere Tausende erreichen mag.

Im Grundplasmodium sind sie spindelförmig oder oval (Fig. 28) und von  $3-5 \mu$  Länge. In den Granellaren sind sie etwas größer, bläschenförmig und ganz kuglig (Fig. 27); ihre Breite erreicht  $5-7 \mu$  (also weniger als bei den Granellen). In beiden Fällen charakterisieren sich die Kerne durch die geringe Menge von Chromatin, welches in Gestalt sehr kleiner Körnchen in der ganzen homogenen oder alveolären Grundsubstanz zerstreut ist. Die Kernmembran erscheint sehr dünn und schwer erkennbar.

Die von SCHULZE als „terminale Spaltöffnungen“ beschriebenen Öffnungen der Membran an den Spitzen der Granellarverzweigungen fehlen. Man kann manchmal die Abwesenheit der Membran an einigen Stellen erkennen, wo der protoplasmatische Inhalt sich in Gestalt eines Tröpfchens nach außen erhebt; allein die genauere Untersuchung zeigt, daß hier entweder die Membran zerrissen oder die Spitze des Granellars abgebrochen wurde. Die Membran auf der Protoplasma-masse der Xenophyophoren ist ununterbrochen ohne Öffnungen. Der Ernährungsmodus der Xenophyophoren bleibt also noch unklar. Der Mangel an Pseudopodien und die Kontinuität der Membran lassen das Bestehen einer pflanzlichen Nahrungsassimilation durch die Membran hindurch vermuten, nicht aber eine unmittelbare Aufnahme von Organismen durch Pseudopodien oder Cilien, wie dies bei vielen Protozoen der Fall ist.

### Die Stercomare.

Gleich den Granellaren stellen auch die Stercomare von *Psammetta* (Stk, Fig. 5, 6, 18 u. 71, Taf. 15) Systeme sich dichotomisch verzweigender Stämme dar. Ein jedes besteht aus einer äußeren Membran, die ursprünglich mit denen der Granellare in direkter Verbindung steht, und aus dem inneren Inhalt, einer Ansammlung von einzelnen Körnern oder Stercomen und kleinen rötlichen Xanthosomen besteht.

In betreff der äußeren Gestalt der Stercomare habe ich den Angaben F. E. SCHULZE'S (1905, 1906<sup>1</sup>) nichts Neues hinzuzufügen. Die

Stercomare stellen in Wirklichkeit nichts anderes dar als Granellare, bei denen das Protoplasma mit allen seinen Einschlüssen allmählich durch Stercome und Xanthosome verdrängt wird. In kleinen Exemplaren von *Psammitta* kann man diesen Übergang unmittelbar beobachten. Später aber sondern sich die leer gewordenen Granellare von denen, die ihren Plasmainhalt beibehalten haben, und verwandeln sich in die Stercomare, die von den Granellaren unabhängig werden (*Zn*, Fig. 18). An der Sonderungsstelle bedeckt sich der Plasmainhalt mit einer frischen Membran.

Das Innere der Exemplare aus Ceylon unterscheidet sich von dem der Tiefseeformen SCHULZE'S durch den Mangel an Nahrungsresten; er besteht nur aus 3 Arten von Gebilden: Stercomen, Xanthosomen und kleinen ovalen dunklern Sphärokrystallen (Fig. 56).

Die Stercome haben das Aussehen bräunlicher oder olivengrüner glatter Körnchen von 10—200  $\mu$  Breite. Jedes Stercom stellt eine elastische Masse dar, die, ähnlich den Protozoen-Stercomen, gegen stärkste Reagentien äußerst widerstandsfähig ist. Sie bestehen aus einer farblosen Grundsubstanz, die mit kleineren braunen und grünlichen Körnchen erfüllt ist, und aus zweierlei Einschlüssen — schwarzen undurchsichtigen Körnern (welche von SCHULZE als Melanellen bezeichnet werden) und farblosen Kryställchen, die den Granellen entsprechen. Man kann 4 Typen von Stercomen unterscheiden:

1. Stercome mit vielen großen Melanellen (*Kp*, Fig. 64) und Granellen (*E*).
2. Stercome ohne Granellen mit vielen kleinen Melanellen (*Kp*, Fig. 65).
3. Stercome mit großen Granellen und wenigen Melanellen (Fig. 67).
4. Stercome mit kleinen Melanellen und Granellen (Fig. 66).

Diese Stercomtypen treten gleichzeitig in allen Stercomaren auf. Die Natur der Melanellen bleibt unklar, da sie stets nur innerhalb der Stercomensubstanz vorkommen. Sie sind wahrscheinlich Gebilde mineralischer Natur.

Die Xanthosome von *Psammitta* sind nach ihrer Form und Größe sehr mannigfaltig und wegen ihrer gelbroten oder karminroten Farbe leicht erkennbar. Alle Xanthosome sind große (bis 10  $\mu$ ) oder kleine (3—5  $\mu$ ) Kügelchen, die isoliert (Fig. 37) oder zu Aggregaten verbunden auftreten. In letzterem Falle kann man sehr verschiedene Xanthosomaggregate unterscheiden, die in Fig.

38—46, 50, 57 und 59 dargestellt sind. Diese Formen treten manchmal in einem Querschnitt durch das Stercomar auf. Die Zahl der Xanthosome ist nicht geringer als die der Stercome.

Die Farbe der Xanthosome verschwindet nach der Einwirkung von Mineralsäuren, in welchen sie sich langsam auflösen. In KOH und Essigsäure lösen sie sich meist und verändern auch ihre Farbe nicht. Ebenso bleiben sie in Wasser, Äther, Alkohol und, nach SCHULZE (1905), in Schwefelwasserstoff unverändert. Nach 10—15 % HCl oder 5 %  $\text{NO}^3\text{H}$  entfärben sich die Xanthosome schnell und lösen sich auf. Vor der Auflösung quillt die Peripherie der Xanthosome auf, in deren Zentrum ein kleines farbloses ovales (Fig. 52) oder polygonales (Fig. 53) Zentralkorn längere Zeit hindurch erhalten bleibt. Die gequollene Peripherie sieht dann entweder homogen aus oder läßt noch eine äußere Membran unterscheiden. Nach Hämatoxylin wird die gequollene Substanz rosa, nach Methyleneblau blau. Nach 1 % HCl wird die Substanz der Xanthosome farblos und durchsichtig und läßt einen feineren Bau aus mehreren konzentrischen Schichten (Fig. 62) erkennen. Bei starken Vergrößerungen und längerer Einwirkung des  $\frac{1}{2}$  % HCl kann man sehen, daß jede Schicht aus einer Anzahl länglicher Prismen besteht (Fig. 63).

Die erwähnten schwarzen Sphärokrystalle (Fig. 56) erreichen bis 15—20  $\mu$  Länge und sind ganz undurchsichtig. Nach Mineralsäuren lösen sie sich ebenso wie die Xanthosome: ihre Peripherie quillt und wird durchsichtig (Fig. 54 u. 55).

### Die Xenophyen.

Die Fremdkörper, welche zwischen den Verzweigungen der Granellare und der Stercomare liegen, bestehen, außer den erwähnten großen Foraminiferenschalen, größtenteils aus einachsigen Spongiennadeln (*Spn*, Fig. 5, 6 u. 8) und aus Sandkörnchen (*Sdk*).

Auf der „Körperoberfläche“ von *Psammitta* liegen alle Xenophyen in Gestalt einer Schicht zwischen den Endspitzen der Granellare und der Stercomare und sind miteinander durch ein Netz organischer Kittsubstanz (*Ks*, Fig. 5) verbunden. Diese Kittsubstanz umfaßt nur die Ränder der Fremdkörper oder die Endspitzen der Spongiennadeln (*Ks*, *Spn*, Fig. 9), keine breiteren Hüllen um dieselben bildend. Die breitesten Schichten der Kittsubstanz erreichen kaum 100  $\mu$  bei 15—25  $\mu$  Dicke.

Die Zahl der Xenophyen ist besonders an der Peripherie des

„Körpers“ groß, wo sie ziemlich dicht nebeneinander liegen, wie auch mit der Membran der Granellare und Stercomare durch Kittsubstanz verbunden sind. Innerhalb des „Körpers“ liegen die Xenophyten spärlicher zerstreut.

Die Kittsubstanz hat das Aussehen einer gelblichen feinkörnigen Masse. Nach SCHULZE besteht sie aus denselben Substanzen wie die Membran der Granellare oder der Stercomare und hat mehr Ähnlichkeit mit Spongin als mit Chitin. Am leichtesten läßt sich die Kittsubstanz nach Ammoniak und Eau de Javelle macerieren; dabei zerfällt die Substanz in feinere sich verzweigende Fädchen (Fig. 10). Schwächer wirken auf die Kittsubstanz dünne Lösungen von HCl oder NO<sup>3</sup>H. Nach Behandlung mit 10—15 % Salzsäure und Austrocknen in Xylol, besonders unter der Luftpumpe, treten in der Kittsubstanz zahlreiche Bläschen auf (Fig. 11), was auf die Anwesenheit einer feinwabigen Struktur hindeutet. Unmittelbar tritt eine solche Struktur auf feinen Schnitten durch die Substanz auf, welche zuerst 12—24 Stunden mit sehr schwacher Salzsäure behandelt und mit Eisenhämatoxylin gefärbt werden (Fig. 12).<sup>1)</sup>

### Die Fruchtkörper.

Die kleineren ( $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  cm Breite) Exemplare lassen keine besondere Differenzierungen der Granellare erkennen, bei größeren dagegen treten an den distalen Zweigen der Granellare noch besondere Wölbungen an den Seitenästen auf, in denen die Bildung der Fortpflanzungskörper stattfindet (*Frk*, Fig. 19). Solche Wölbungen bezeichne ich als „Fruchtkörper“.

Jüngere Fruchtkörper von *Psammetta* haben das Aussehen kleinerer seitlicher Bläschen, die auf kurzem und sehr feinem Stiel (*Vg*, Fig. 20) sitzen. Ihr Durchmesser erreicht bis ca. 100  $\mu$ . Mit

1) F. E. SCHULZE (1905) wandte seine Aufmerksamkeit gewissen Höhlungen zu, einer Art von Bohrungen in der Substanz der Spongiennadeln von Xenophyophoren, welche wahrscheinlich durch irgendeinen bohrenden parasitischen Organismus verursacht waren. Etwas Ähnliches fand ich in der Grundsubstanz der Wohnröhren von *Rhabdopleura* (s. SCHEPOTIEFF, Die Pterobranchier, in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat., 1906, tab. 23, fig. 26, *Lr.*). Auch in den Spongiennadeln der indischen Xenophyophoren kommen solche Gebilde nicht selten vor. Es sind entweder geradlinige Vertiefungen (Fig. 15) oder eine Art hohler Bläschenreihen, die in die Nadelsubstanz hineindringen (Fig. 17). Seltner sind Bläschenreihen in Gestalt äußerer Anhänge vorhanden (Fig. 16). Möglich, daß es irgendwelche Bohrralgen sind.

weiterer Reifung wächst der Stiel in einen kleinen Ast aus, der den übrigen Granellarverästelungen vollständig gleich ist. Auch die Breite des eigentlichen Fruchtkörpers nimmt bedeutend zu (Fig. 21). Die Stiele der Fruchtkörper sind sehr brüchig, so daß sie beim Präparieren der einzelnen Granellen größtenteils abbrechen. Es bleiben dabei nur die proximalen Abschnitte des Stieles erhalten, aus denen der protoplasmatische Inhalt nach außen heraustritt. Ähnliches sah auch SCHULZE (1905, tab. 2, fig. 1 u. 2), der das frei nach außen ausgetretene Plasma als „Vorstoss hyalinen Plasmas“ bezeichnete. Solche Bilder stellen meiner Ansicht nach nichts anderes dar als die Reste des abgebrochenen Fruchtkörpers.

Bei *Psammetta* kann man in der Entwicklung der Fruchtkörper 4 Stadien unterscheiden:

1. Die jüngsten Fruchtkörper (Fig. 20) sehen ursprünglich wie einfache Seitenwölbungen der Granellare aus: ihr Inhalt ist mit ähnlicher Plasmamasse samt Granellen, den übrigen Einschlüssen und kleinen Kernen (*K*) erfüllt wie derjenige der Granellare. Die Kerne (Fig. 29) sehen aber etwas anders aus, da sie eine deutliche Membran (*Km*) erkennen lassen. An der Peripherie der Kerne liegen Chromatinkörper, die etwas größer als in den Kernen der Granellare sind, in der Mitte eine zentrale Anhäufung von Chromatin [möglicherweise ein Caryosom (*Cm*)].

2. Das 2. Stadium in der Entwicklung der Fruchtkörper (Fig. 21) charakterisiert sich durch die vollständige Absonderung (*Zn*) ihres plasmatischen Inhalts von dem der Granellare (*K*, *Gr*). Der plasmatische Inhalt des Fruchtkörpers stellt eine feinkörnige hyaline Masse dar, die nur Kerne und keine anderen Einschlüsse enthält. Bei den Kernen beginnt dann der Austritt des Chromatins in das Plasma hinein (*Chr*, Fig. 30) — Bildung der Chromidialsubstanz in dem Fruchtkörper (*Chm*, Fig. 21).

3. Das nächste Stadium in der Entwicklung der Fruchtkörper bei *Psammetta* ist auf Fig. 22 dargestellt. Hier hat ein Zerfall des plasmatischen Inhalts in einzelne Körper stattgefunden — Bildung der Gameten (*G*).

Die Gameten (Fig. 24 u. 25) stellen ovale Körper dar, mit stark lichtbrechendem und vollständig homogenem Plasma, kleinem zentral liegendem Kern (*K*) und zwei stark entwickelten Geißeln (*Gs*). Die Größe der Gameten ist ca. 20  $\mu$  in der Länge.

4. Die reifen Fruchtkörper (Fig. 23). Nach vollständiger Ausbildung der Gameten platzt die Membran des Fruchtkörpers,

welche die direkte Fortsetzung der Granellarenmembran darstellt, in einem länglichen Spalt, aus welchem die Gameten nach außen treten.

Die weiteren Schicksale der Gameten bleiben unbekannt. In einem Exemplar, wo fast alle Fruchtkörper leer waren, fand ich zahlreiche plasmodienähnliche vielkernige Plasmamassen, die wahrscheinlich durch Zusammenfließen der einkernigen Amöben entstanden sind (A, Fig. 26). Sie stellen vielleicht zufällig zwischen den Ästen der Granellare gebliebene weitere Entwicklungsstadien dar, da auch bei *Stannophyllum* und *Cerelasma* einkernige amöbenähnliche Stadien auftreten.

Als junge Psammetten kann man auch kleinere hufeisenförmig gebogene Plasmodien bezeichnen (Fig. 70), die mit Sandkörnchen (*Xen*) und Spongiennadeln (*Spn*) umhüllt sind und neben den erwachsenen Organismen gefunden wurden.

## 2. *Stannophyllum zonarium* H.KL.

### Die allgemeine Organisation.

*Stannophyllum zonarium* hat ein blätter- oder fächerförmiges Aussehen (Fig. 72 u. 73, Taf. 15) und erreicht einige cm in der Breite und in der Höhe, dabei mit ganz unbedeutender (2—3 mm) Dicke. Solche Fächer sitzen auf einem sehr feinen Stiel; die sich verschmälernden proximalen Partien heften sich mittels seitlicher Wurzeln oder Rhizome (*Rhiz*) ebenfalls auf der Unterlage an. Der ganze Körper von *Stannophyllum* ist äußerlich mit einer dichten Hülle bedeckt, die aus besonderen Fäden oder Linellen (*Ll*, Fig. 4, Taf. 16) besteht. An der Oberfläche kann man deutlich scharf entwickelte Querlinien (*Ql*, Fig. 72 u. 73, Taf. 15) erkennen, die den ganzen Körper in eine Anzahl von Querschichten oder Zonen zerlegen, deren Breite von  $\frac{1}{2}$  bis 3 mm erreicht. Die jüngsten Exemplare von *Stannophyllum* haben das Aussehen einfacher ovaler, länglicher oder dreieckiger Gebilde ohne Querschichtung (Fig. 32, Taf. 16). Bei weiterem Wachstum bleibt die neugebildete Körperpartie von der vorigen durch eine Querlinie abgesondert. Danach stellen die Körperzonen von *Stannophyllum* dessen Wachstumszonen dar. Gewöhnlich ist jede folgende Zone breiter als die vorhergehende, weshalb ein fächerartiges Aussehen des Körpers entsteht. Ein regelmäßiges Wachstum tritt bei Tiefseeformen auf, die wie dünne

Fächer aussehen. In Kankesanturai fand ich dickere Exemplare (bis 5 mm) mit etwas unregelmäßigen Wachstumszonen, auf welchen auch eine feine Längsstreifung zu erkennen ist. Die Farbe des Körpers von *Stannophyllum* ist braun.

Innerhalb der Linellenhüllen (Fig. 4, Taf. 16) liegen die Granellare (*GrI*), die Stercomare (*Stk*) und die zahlreichen Xenophyen (*Xen*).

Der Unterschied von *Psammietta* besteht in der Form des Grundplasmodiums, das bei *Stannophyllum zonarium* wie ein sich frei erhebender Stamm aussieht (*Gpl*, Fig. 33, Taf. 16). Bis zur ersten Querlinie besitzt derselbe nur kleine Seitenästchen, in der nächsten Zone aber zerfällt er gleichzeitig in mehrere sich weiter dichotomisch verästelnde Granellare (*GrI*, Fig. 31). Die Granellare stellen hier also die direkten Fortsetzungen des Grundplasmodiums dar.

Die Zahl der Stercomare ist geringer als bei *Psammietta*. Die Xenophyen sind größtenteils Radiolarien- und Foraminiferenschalen, auch kleinere Sandkörnchen und einachsige Spongiennadeln (*Spm*, Fig. 2, Taf. 16); es befanden sich dabei auch Diatomeenschalen. Alle diese Fremdkörper sind gleichmäßig über den ganzen „Körper“ zerstreut und bleiben nur durch sehr feine Fäden der Kittsubstanz miteinander verbunden. Die Kittsubstanz ist hier derjenigen von *Psammietta* vollkommen gleich.

Die innere Organisation, die Verzweigungsweise usw. der Stercomare von *Stannophyllum* sind denen bei *Psammietta* vollständig gleich. Die Xanthosome (Fig. 35, Taf. 16) und Sphärokrystalle (Fig. 39) sind auch in den Stercomaren nicht selten.

Die Organisation der Granellaren bei *Stannophyllum* unterscheidet sich von derjenigen bei *Psammietta* durch geringere Zahl und bedeutende Größe der Granellen (Fig. 36a—c; auch *Gr*, Fig. 1, Taf. 16). Die letzteren sind gleichmäßig zerstreut, in Gestalt großer (bis 50  $\mu$ ) hexagonaler, rhombischer oder trapezoider Platten, die manchmal stark verlängert sind (Fig. 36b). Nebenbei sind spärliche kleinere Granellen vorhanden, die denen bei *Psammietta* ganz gleich sind. Das Protoplasma stellt eine vollständig homogene, hyaline Masse dar, ohne eine Spur von innerer Struktur.

Die Plasmaeinschlüsse von *Stannophyllum* sind ebenso mannigfaltig wie die von *Psammietta*, nur treten sie nicht so massenhaft auf. Am zahlreichsten sind große Eiweißkörper (*E*, Fig. 1) vorhanden, die bis 5  $\mu$  breit sind und sich nach MILLON's Reagens intensiv rot färben. Von den übrigen Einschlüssen sind kleinere (bis 3  $\mu$ ) Körnchen zahlreich (Fig. 42), die nach MILLON's Reagens

farblos bleiben (Anlagen der Granellen?). Seltner sind Aggregate dunklerer Kryställchen (Fig. 38) und einzelne (Fig. 43) oder kettenförmig (Fig. 41) verbundene gelbliche Kügelchen vorhanden. Außerdem sind noch zu unterscheiden: besondere lappige Körperchen (Fig. 37) mit inneren Körnchen und bräunliche Stäbchen [kurze (Fig. 44a), lange (Fig. 44b) oder doppelte (Fig. 44c)], die vielleicht parasitärer Natur sind.

Die Kerne von *Stannophyllum* (Fig. 3, Taf. 16) sind ebenso klein wie bei *Psammetta* (bis  $5 \mu$ ), kuglig oder eiförmig, mit sehr feiner Membran (*Km*). Die Chromatinkörnchen (*Chr*) sind gleichmäßig über den ganzen Kern zerstreut.

### Die Linellen.

Als Linellen bezeichnete SCHULZE (1905) besondere Fibrillen, die alle miteinander zu einem kontinuierlichen System verbunden sind und bei *Stannophyllum*, *Stannoma* und *Stannarium* auftreten, wo sie entweder gleichmäßig den ganzen Körper durchlaufen oder aber die äußere Umhüllung bilden. Solche Fibrillen haben das Aussehen von vollständig glatten, gleichsam breiten, im Querschnitt kugligen, gelben und stark lichtbrechenden Fäden, die nirgends blind enden, sondern alle miteinander zu einem kontinuierlichen Netzwerk verbunden sind (*Ll*, Fig. 5 u. 6, Taf. 16).

Die Verzweigungen oder, besser gesagt, die Verbindungsstellen der Linellen sind von zweierlei Art. In einem Falle verzweigt sich ein Faden dichotomisch, ohne irgendwelche Verdickungen zu bilden, in zwei oder mehrere neue Fäden; dies ist die einfache Verzweigungsweise (Fig. 5, 6, 9, 10 u. 12, Taf. 16). Im anderen Falle haben wir eine breitere flache Platte vor uns (*Erw* Fig. 7; *Ax*, Fig. 11), aus welcher mehrere gleichbreite Linellen radiär ausgehen — Verzweigung mit Zentralplatte (Fig. 14).

Die Breite der Linellen beträgt ca.  $5 \mu$ , und selten treten in ihnen lokale Verdickungen auf (*Hl*, Fig. 8). Die Breite der Zentralplatten variiert von  $30-55 \mu$ , ihre Dicke ist derjenigen der Linellen gleich (ca.  $5 \mu$ ). Die Substanz der Linellen ist schwach doppeltlichtbrechend. Sie wurde von F. E. SCHULZE u. THIERFELDER (1905) untersucht, und es ergab sich, daß sie eine organische Substanz ist, die 16% anorganischer Substanz enthält, eine Mischung von stickstoffhaltigen, schwefligen und Iod-Substanzen darstellend. Sie steht also dem Spongine oder dem Gorgonine nahe.

Bei schwachen Vergrößerungen erscheinen die Linellen wie

feine Stämmchen mit einer Axiallinie (*Ax*, Fig. 8); die genauere Untersuchung zeigt, daß jede Linelle einen Axialkanal besitzt, der mit weicherer Substanz erfüllt ist, als die Wände desselben.

Auf Querschnitten kann man erkennen: eine äußere homogene, stark lichtbrechende Zone [eine Art äußerer Hülle (*Hl*, Fig. 15 u. 16)], eine breitere feinkörnige mittlere Zone (*iS*) und den Axialkanal (*Ax*), der sowohl zentral wie auch exzentrisch liegen kann.

Es ist oft um den Axialkanal noch eine besondere schmale Zone zu erkennen, eine Art innerer Kanalscheibe. Der Kanalinhalt ist weich und färbt sich stark mit Hämatoxylin. Während des Austrocknens in Xylol füllt sich der Axialkanal gewöhnlich mit Luft an (*Ax*, Fig. 13). Überall bleibt die Breite des Axialkanals eine und dieselbe. An den einfachen Verzweigungsstellen zerfällt auch der Axialkanal in zwei neue Kanäle. Die Zentralplatten dagegen sind hohl; ihre Höhlung ist durch das Zusammenfließen der Räume aller Axialkanäle der entsprechenden Linellen gebildet (*Ax*, Fig. 11 u. 13). Die Axialkanäle des Linellennetzes kommunizieren demnach alle untereinander.

Nach der Einwirkung von Eau de Javelle, von schwacher Säure und von Ammoniak quellen die Linellen etwas auf (Fig. 7), lösen sich aber nur während des Kochens mit Salpetersäure oder mit Alkalien. Die innere Struktur der Linellensubstanz ist nur nach Austrocknung der ganzen Linellen oder einzelner Schmitte (Fig. 16) in Xylol, in der Kälte oder unter der Luftpumpe (Fig. 18) erkennbar; am deutlichsten tritt dabei der Alveolarsaum der mittleren Zone zutage (*Alv*); die mittlere Zone läßt dann ihren Bau aus einzelnen konzentrischen Schichten erkennen (*üS*, Fig. 17). Im trocknen Zustande erinnert das ganze Linellennetz an die Seitenhülle.

HAECKEL (1889) vergleicht diese eigentümlichen Gebilde mit den Filamenten von *Hircinia*. Obwohl die Linellen eine Ähnlichkeit mit denselben in der Form, dem inneren Bau, dem Vorhandensein eines Axialkanals, der Dicke und in den optischen Eigenschaften aufweisen, bleibt doch diese Ähnlichkeit eine rein äußerliche. Alle Filamente, die bis 5 mm lang sein können, stellen vollständig voneinander unabhängige Gebilde dar; jedes Filament endet an beiden Seiten mit einer besonderen kolbenähnlichen Verdickung. Außerdem zeigen die Filamente infolge ihrer Entstehung aus mehreren Zellen keine weitere Ähnlichkeit mit Linellen. Nach SCHULZE besteht eine größere Ähnlichkeit zwischen Linellen und dem Capillitium der Myxomyceten, doch fehlt in den Linellen jede Spur von Cellulose.

Es ist wahrscheinlicher, daß die Linellen das Endprodukt einer Differenzierung der Kittsubstanz der Xenophyen darstellen. Für diese Vermutung spricht das Vorhandensein bei den Linellen von *Stannophyllum reticulatum* von besonderen Seitenmembranen, die die Ränder der Linellen miteinander verbinden und den Schichten der Kittsubstanz der Xenophyen vollkommen gleichen. Auch ist bei allen Formen, die Linellen besitzen, die Kittsubstanz sehr schwach entwickelt.

### Die Entwicklung.

An der Peripherie des Körpers von *Stannophyllum*, besonders in den letzten Wachstumszonen, treten, wie dies bei *Psammetta* der Fall war, an den Seitenzweigen der Granellaren Fruchtkörper von sehr verschiedenem Aussehen auf (*Frk*, Fig. 5, Taf. 16).

Zuerst muß ich aber noch das eigentümliche Vorhandensein von Chromidialsubstanz (*Chrm*, Fig. 2) in dem protoplasmatischen Inhalt der Granellare erwähnen. An einigen Stellen der distalen Granellarästchen fehlen die Kerne, und an ihrer Stelle treten, neben allen übrigen Einschlüssen, Chromidien auf. Eine ähnliche Erscheinung beobachtete SCHULZE (1905) bei *Cerelasma gyrosphaera*. In diesem Falle vermutete er, daß die Bildung der Chromidialsubstanz den Zerfall des Granellarinhaltes in einkernige amöbenähnliche Körper verursacht. Möglich daß das Auftreten der Chromidien in den Granellaren von *Stannophyllum* als eine Vorbereitung für die Gamogonie angesehen werden kann.

Die Fruchtkörper von *Stannophyllum* sind von zweierlei Art: kleine, kuglige einfache (Fig. 24) oder abgeplattete doppelte (Fig. 25), die mittels einer breiten Verbindungsschicht (*Lst*) miteinander verbunden sind. Die Doppelkörper sehen an der Seite wie platte Scheiben aus. Außerdem gibt es Fruchtkörper mit sehr langem (Fig. 19), ziemlich langem (Fig. 21) oder kurzem (Fig. 20) Stiel (*St*).

Der Unterschied von den Fruchtkörpern bei *Psammetta* besteht in der Anwesenheit zahlreicher Vacuolen (*V*, Fig. 25) bei *Stannophyllum*. Einfache Körper mit kurzem Stiel haben Vacuolen von geringer Größe (*V*, Fig. 24); der übrige Plasmahalt ist mit Kernen (*K*), Granellen (*Gr*) und sonstigen Einschlüssen erfüllt. In den reiferen Körpern hat das Protoplasma das Aussehen eines feinen Netzes (*Pl*, Fig. 22), in dessen Knoten die Kerne (*K*) liegen, dagegen die Granellen und sonstigen Einschlüsse fehlen.

Der Zerfall des Plasmahalts der Fruchtkörper von *Stanno-*

*phyllum* in die Gametenanlagen wurde nur einmal beobachtet und zwar bei einem nicht besonders gut erhaltenen Exemplare, so daß ihr Bau und ihre Form unaufgeklärt geblieben sind.

Ich war nur imstande festzustellen, daß die einfachen und die doppelten Körper sich an verschiedenen Exemplaren bilden. Man wird hier demnach das Bestehen eines Generationswechsels vermuten können.

Jüngere Stadien von *Stannophyllum* wurden dagegen zahlreicher angetroffen, als dies bei *Psammetta* der Fall war (Fig. 29—32, Taf. 2). Auch die in Gefäßen sich entwickelnden Organismen, wo die großen Exemplare von *Stannophyllum* eine Woche lang lebten, bezeichne ich als junge Stadien von *Stannophyllum*, und zwar:

a) Komplexe von einkernigen Amöben (Fig. 26), die an die Labyrinthuloidea einerseits und an die Plasmodien in der Peripherie der *Psammetta* andererseits erinnern.

b) Vielkernige lappige Plasmodien (Verschmelzungsprodukte der einkernigen Amöben?; Fig. 27).

c) Vielkernige Plasmamassen (Fig. 28) mit deutlicher Differenzierung in Ecto- und Endoplasma (*End. Ect*), die mit Fremdkörpern bedeckt sind.

Die zweifellos an junge Stannophyllen erinnernden Stadien haben das Aussehen von kurzen (bis 1 mm), sich frei erhebenden Plasmakörpern (Fig. 29), deren Basalpartie mit einer dünnen Membran umhüllt ist (*Hl*), um welche die Xenophyen (*Xen*) sich ansammeln. Solche Körper sind vielkernig mit caryokinetisch sich teilenden Kernen.

Die auf Fig. 31 u. 32 dargestellten Organismen sind schon wohlentwickelte Exemplare von *Stannophyllum*, die nur aus einer Wachstumszone bestehen. Bei einem von ihnen bildet sich die zweite Wachstumszone in Gestalt sich frei erhebender Granellarstämme (*GrI*).

### 3. Zur Organisation von *Cerelasma* sp.

Unter dem Namen *Cerelasma* beschrieb HAECKEL (1889) große kuglige oder becherförmige Körper (bis 2 cm Breite), die aus einer Anzahl von einzelnen Stämmen bestehen, welche entweder miteinander verflochten sind (*C. gyrosphaera*) oder zu einem Netzwerk verschmelzen (*C. lamellosa*). Ihre Xenophyen sind vorwiegend Radiolarienschalen. Jeder Stamm stellt ein System von Stercomaren und Granellaren dar, die mit Xenophyen umhüllt sind. Charakteristisch für *Cerelasma* ist, daß wie die Granellare so auch die Sterco-

mare alle miteinander zu einem Netzwerk zusammenfließen, ein kontinuierliches Netz bildend. Die Kittsubstanz der Xenophyen ist sehr stark entwickelt, und oft umhüllt sie fast die ganze Oberfläche derselben. Die Xenophyen sind also größtenteils in besonderen Scheiben oder „sacculi“ der Kittsubstanz eingeschlossen.

Ich habe nur Bruchstücke der einzelnen Stämme gehabt (Fig. 45, Taf. 16), die ich wegen des Vorhandenseins der netzartigen Verbindungen und der größeren Zahl von Radiolarienschalen zwischen den Xenophyen und der „sacculi“ zu der Gattung *Cerelasma* und speziell zu *C. gyrosphaera* stelle.

Auf Querschnitten durch jeden Stamm des „Körpers“ (Fig. 46 u. 47) kann man zweierlei Formen von Granellaren erkennen: zentral liegende schmalere Granellare, die in der Längsrichtung des Stammes angeordnet sind, und periphere, lappige, breitere, die mehr senkrecht zur Oberfläche des Stammes gerichtet sind (*GrI*). An den seitlichen kurzen Zweigen der peripheren Granellare sitzen die Fruchtkörper (*Frk*, Fig. 48) und noch besondere eigentümliche Organe, die ich als „Zerfallstellen“ bezeichne (Fig. 51 u. 52).

Die Granellare (Fig. 49 u. 50; *GrI*, Fig. 52) sind im allgemeinen denen von *Psammetta* ganz gleich und bestehen aus einer dünnen Membran und dem protoplasmatischen Inhalt mit kleinen Granellen (*Gr*, Fig. 49 u. 50), kleinen Kernen (*K*) und zahlreichen Einschlüssen (*E*). Man kann folgende Einschlüsse unterscheiden: Eiweißkörner (sie werden nach MILLON'S Reagens intensiv rot; Fig. 55), kleinere Körnchen, die gewöhnlich in Haufen liegen mit abgerundeten (Fig. 58) oder eckigen (Fig. 61) Umrissen, Aggregate der länglichen Kryställchen (Fig. 57), die rötlich oder bräunlich sind, und endlich kleine cystenähnliche Einschlüsse mit inneren Körnchen (Fig. 62).

Das Protoplasma von *Cerelasma* läßt an Stellen, wo sich wenig Einschlüsse befinden, deutlich eine feinwabige Struktur erkennen (Fig. 59).

Die Stercomare sind denen von *Psammetta* und *Stannophyllum* ganz gleich, mit zahlreichen Xanthosomen (Fig. 56, 60 u. 33, Taf. 16), Stercomen und grauen ovalen Sphärokrystallen (Fig. 64).

Die Fruchtkörper von *Cerelasma* wurden nur in seltenen Fällen beobachtet. Sie stellen sehr große (bis 1 mm breite) Kugeln dar, die an dünnen Stielen sitzen (*St*, Fig. 48). Auf Querschnitten waren alle Fruchtkörper mit kleinen dünnwandigen Cysten erfüllt, deren Zahl stets 8 betrug (*C*, Fig. 53).

Jede Cyste (Fig. 54) läßt auf Schnitten eine periphere kon-

tinuierliche Plasmazone mit vielen Kernen (*K*), Granellen (*Gn*) und anderen Einschlüssen und eine zentrale Partie mit sehr großen Vacuolen (*V*) erkennen. Unter den Einschlüssen sind die schwarzen Krystalle und die Aggregate von feinen Trichiten (Fig. 65) sehr eigentümlich. Die Kerne sind in den Granellen, wie auch in den Cysten denen von *Stannophyllum* ganz gleich.

Die Zerfallstellen.<sup>1)</sup> An der Peripherie des Körpers kann man zwischen den lappigen peripher gerichteten Granellaren besondere Stellen auffinden, wo der protoplasmatische Inhalt unmittelbar in einkernige Amöben zerfällt. Solche Stellen sind entweder einfache oder doppelte.

Die einfachen Zerfallstellen (Fig. 52) haben das Aussehen kurzer Ästchen, die sich am Ende erweitern; distal an der Spitze derselben liegt eine kreisförmige Öffnung (*Oef*), deren Ränder eine Membranverdickung aufweisen.

Die doppelten Zerfallstellen (Fig. 51) stellen sich dichotomisch spaltende Stämmchen dar; jeder Ast biegt etwas seitwärts um und besitzt an seinem Ende eine breite Spaltöffnung (*Oef*), deren Ränder ebenfalls mit einer Membranverdickung (*Mb*) versehen sind.

Die infolge unmittelbaren Plasmazerfalles des Granellareninhalts sich bildenden einkernigen amöbenähnlichen Körper (*A*) verlieren ihre Einschlüsse und bekommen ein feinkörniges gleichförmiges Protoplasma. Bei den neben Zerfallstellen gefundenen ähnlichen Körpern sind caryokinetische Kernteilungsfiguren (*Kth*, Fig. 52) erkennbar.

Aus der oben dargelegten Beschreibung der Organisation der Xenophyophoren geht deutlich hervor, daß man die vielkernigen Grundplasmodien als die Ausgangsform für alle übrigen Stadien betrachten kann. Der Zerfall des Fruchtkörperinhalts von *Cerelasma* in 8 vielkernige Cysten erinnert an die Bildung der Flagellosporen bei *Chlamydomyxa montana* nach PENARD (1904). Die Bildung der Gameten, das Vorhandensein von Chromidien, der eigentümliche Zerfall in einkernige Amöben, alles dies gestattet uns einen komplizierten Generationswechsel bei den Xenophyophoren zu vermuten. F. E. SCHULZE war der Meinung, daß nach der Copulation der sporenähnlichen Zerfallsprodukte des plasmatischen Inhalts der Granellare

1) Ähnliches bemerkte auch SCHULZE bei *Stannoma dendroides*, aber an sehr schlecht erhaltenen Exemplaren.

die vielkernigen verzweigten Plasmodien entstehen, welche sich später in echte Xenophyophoren umwandeln. Er bezeichnete die Entwicklungsstadien als: sporular, plasmatar, stercomar und granellar.

Auf Grund meiner Beobachtungen gebe ich folgende Charakteristik der Gruppe *Xenophyophora*:

Große Protozoen von kugliger, blattförmiger oder unregelmäßiger Gestalt, die aus einem Aggregat von stark verzweigten Protoplasma-stämmen bestehen, welche mit einer kontinuierlichen feinen Membran umhüllt sind. Der Zwischenraum zwischen diesen Stämmen ist mit Sandkörnchen, Spongiennadeln und sonstigen Fremdkörpern (*Xenophyten*) erfüllt. Die *Xenophyten* sind untereinander durch Schichten von Kittsubstanz oder besondere Linellen zu einer brüchigen Masse verbunden, die scharf von der Oberfläche abgegrenzt erscheint und die Plasmastämme stützt. Alle Plasmastämme gehen von einem ursprünglich nackten, lappigen, vielkernigen Plasmodium (Grundplasmodium) aus; bei erwachsenen Exemplaren sind sie teilweise mit Protoplasma, welches zahlreiche kleinere Kerne, mannigfaltige Einschlüsse und Kryställchen von Baryumsulfat („Granellen“) enthält (*Granellaren*), teilweise mit Excretionsprodukten, Stercomen und Xanthosomen (*Stercomaren*), erfüllt. Entwicklung durch Generationswechsel. Die Gameten bilden sich innerhalb besonderer Zweige der *Granellaren* (Fruchtkörper); außerdem sind noch einkernige Amöben (vielleicht Agameten?) vorhanden, die durch unmittelbaren Zerfall des Plasmainhalts der *Granellaren* entstehen.

Aus dieser Diagnose kann man schließen, daß die *Xenophyophoren* nur mit den *Myxomyceten* zu vergleichen sind. Zugunsten dieser Ansicht spricht auch einige Ähnlichkeit der Entwicklungsstadien der *Xenophyophoren* mit denen von *Chlamydomyxa montana*, die nach PENARD ebenfalls den *Myxomyceten* nahe steht. Ich bezeichne deshalb die *Xenophyophoren* und *Chlamydomyxa* als *Mycetozoiden* im Gegensatz zu den *Mycetozoen*, die aus echten *Myxomyceten* oder *Eumycetozoen* (mit Sporangien) und *Plasmodiophoraceen* bestehen. Zu den *Mycetozoiden* gehörten aller Wahrscheinlichkeit nach auch *Labyrinthula* CIENK. Die *Mycetozoa* und *Mycetozoida* bilden eine Gruppe der niederen Organismen — *Myxozoa* —, die aus den Flagellaten ihren Ursprung nehmen. Die Beziehungen der einzelnen Gruppen der *Myxozoen* kann man folgenderweise darstellen:

Myxozoa	{	Mycetozoa	{	a) Eumycetozoa	{	Myxomycetes (inkl. Myxobacteriaceae) <sup>1)</sup>
		Acrasieae				
				b) Plasmodiophoraceae		Ceratiomyxa
		Mycetozoida	{	Chlamydomyxa	Labyrinthula	
				.....	Xenophyphora.	

#### 4. Historische Übersicht unserer Kenntnisse über die Xenophyphora.

Im Jahre 1880 beschrieb MARSHALL einen besondern Hornschwamm aus Tasmanien und Capland, den er als *Psammopemma densum* n. g. n. sp. (*Dysidea densa* HCKL. in sched.; MARSHALL, 1880, p. 113) bezeichnete. Derselbe war durch das Vorhandensein zahlreicher Fremdkörper in seiner „sarkodenähnliche Grundsubstanz“ charakterisiert, wo zahlreiche Kerne erkennbar sind, ferner durch den völligen Mangel an Fasern in derselben Grundsubstanz und endlich durch das „ganz rückgebildete Gastrovascular-System, das kaum bemerkbar ist“. Deshalb konnte MARSHALL *Psammopemma* nur mit Vorbehalt als eine Spongie ansehen.

Im Jahre 1884 beschrieb RIDLEY eine neue Varietät von *Psammopemma*, *P. densum* var. *subfibrosa*, aus der Torres-Straße. In demselben Jahre beschrieb auch POLEJAEFF eine andere Art, *Ps. porosum*, aus Australien. Beide Forscher gaben aber nur sehr unvollkommene und kurze Beschreibungen der neuen Arten, die von ihnen als echte Spongien betrachtet wurden.

Im Jahre 1885 beschrieb CARTER eine neue besondere Gattung der Hornschwämme, *Holopsamma*, die von ihm folgenderweise charakterisiert wurde: „Arenaceous sponges without fibre, whose composition consists of foreign microscopic objects (sand, fragments of sponge-spicules etc.) diffused in the flaves of the parenchymatous sarcode“ (CARTER, p. 211). Er unterscheidet 5 Arten von *Holopsamma*: *H. crassa*, *H. laevis*, *H. laminaefavosa*, *H. fuliginosa* und *H. turbo*, die alle aus Süd-Australien stammten. Er gab aber keine Zeichnungen von ihnen und begnügte sich mit nur ganz allgemeinen und kurzen Artdiagnosen, so daß ihre Unterscheidung recht schwierig war. Nach CARTER stellt *Holopsamma* einen echten Hornschwamm dar, der mit den Gattungen *Spongelia*, *Dysidea* und *Sarcocornea* (n. g.)

1) Nach VAHLE (1909) schließen sich die Myxobacteriaceae den Myxomyceten an.

eine besondere Familie der „Ceratosa“ bildet, welche er als „Psammomemata“ bezeichnete.

Die Systematik der Arten von *Holopsamma* und *Psammopemma* wurde von LENDENFELD in seinen vorläufigen Berichten (1886, 1887) und in seiner Monographie der Hornschwämme (1889) gründlich bearbeitet. Es ergab sich, daß die Gattung *Holopsamma* CARTER mit *Psammopemma* MARSHALL identisch ist. Ferner bewies er, daß unter dem Namen *Holopsamma crassa* CARTER und *H. laevis* CARTER Bruchstücke von anderen Spongien beschrieben wurden.<sup>1)</sup> und unter dem Namen *H. laminaefavosa* CARTER eine ganze Anzahl von Bruchstücken sehr verschiedener Gattungen und Arten der Ceratosa, die mit dem echten *Holopsamma* nichts zu tun haben.<sup>2)</sup> Außerdem beschrieb LENDENFELD noch neue Arten von *Psammopemma*<sup>3)</sup>, die von ihm folgenderweise charakterisiert wurden (1889, p. 629): „Spongelidae with a skeleton compound of abundant large sand grains, which are partly joined by slender spongin fibres. Without proper spicules“. Nach LENDENFELD gehört *Psammopemma* mit den Gattungen *Haastia* und *Spongelia* zu der Familie *Spongelidae*, wo sie eine besondere Unterfamilie *Spongelinae* bilden. Trotz der genauesten Bearbeitung der Synonymik aller Arten konnte LENDENFELD in vielen Fällen

1) Es sind dies: *Aulena crassa* LEND. und *Stigmatella turbo* LEND.

2) Hierher gehören: *Psammoclemma* sp. MARSHALL; *Halme micropora* LEND., *Halme irregularis* LEND.; *Halme nidus-vesparum* LEND.; *Aulena gigantea* var. *micropora* LEND. und *Stigmatella corticata* var. *papillosa* LEND.

3) Arten von *Psammopemma* mit vollständiger Synonymik, nach LENDENFELD:

1. *Ps. commune* LEND. (1889, p. 634). Syn.: *Hircinia communis* CARTER (1885, p. 314); *Hircinia pulchra* CARTER (ib. p. 314).
2. *Ps. marshalli* LEND. (1889, p. 635) n. sp.
3. *Ps. fuliginosum* LEND. (p. 635). Syn.: *Holopsamma fuliginosa* CARTER (p. 213); *Aplysina purpurea* CARTER (1881, p. 103); *Pseudoceratina durissima* CARTER (p. 204).
4. *Ps. tuberculatum* LEND. (p. 637) n. sp.
5. *Ps. crassum* LEND. (p. 638). Syn.: *Holopsamma crassa* CARTER (1885, p. 211).
6. *Ps. digitiferum* LEND. (p. 639). Syn.: *Dysidea digitifera* RIDLEY (1884, p. 389).
7. *Ps. rugosum* LEND. (p. 639) n. sp.
8. *Ps. densum* LEND. (p. 640). Syn.: *Psammopemma densum* MARSHALL (1880, p. 113); *Ps. densum* POLEJAEFF (1884, p. 46); *Ps. densum* var. *subfibrosa* RIDLEY (1884, p. 390); *Holopsamma laevis* CARTER (1885, p. 212); *Holopsamma laminaefavosa* pars, CARTER (p. 212).

nicht ganz sicher gehen, da die Angaben der früheren Forscher zu kurz oder zu allgemein gehalten waren. Die genauere Zahl der Arten von *Psammopemma* bleibt also noch unsicher.

Im Jahre 1889 veröffentlichte HAECKEL seinen „Report on the Deep-Sea Keratosa“. Unter dieser allgemeinen Bezeichnung beschrieb er 26 Arten von neuen besondern Organismen, die vom „Challenger“ aus beträchtlichen Tiefen der tropischen Meere (2013—5352 m) erbeutet wurden. Diese Organismen erinnern an die Hornschwämme, jedoch konnten Kragengeißeln bei ihnen nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Besonders eigentümlich für dieselben war das Vorhandensein zahlreicher Fremdkörper (Xenophyen), Schalen von Foraminiferen und Radiolarien, Sandkörnern, Mineralkonkretionen des roten Tiefseetons usw., die den ganzen Körper dieser Organismen durchsetzten. Nach HAECKEL'S Ansicht gehören auch die beiden Gattungen *Halopsamma* CARTER und *Psammopemma* MARSHALL, die aus geringen Tiefen stammten, zu derselben Gruppe wie die „Deep-Sea Keratosa“. Außerdem meinte HAECKEL, daß einige Arten der großen Tiefseeforaminiferen der Challenger Expedition wie *Rhabdammina*, *Rhizammina* und *Sagenella*, nicht Foraminiferen seien, sondern ebenfalls zu den „Deep-Sea Keratosa“ gehören.

Die ganze Gruppe „Deep-Sea Keratosa“ zerlegte HAECKEL in 2 Ordnungen: Cannocoela und Dematocoela mit 4 Familien, 11 Gattungen und 26 Arten.

Die „Cannocoela“ charakterisierte er folgenderweise: „Tubular canal-system on the Asconal-Type (similar to the Asconidae). No spongin skeleton“ (1889, p. 8). Hierher gehört die einzige Familie „*Ammoconidae*“ mit den Gattungen *Ammolynthus*, *Ammosolenia* und *Ammoconia*.

Die „Domatocoela“ charakterisierte er folgenderweise: „Vesicular canal-system on the Leuconal-Type with large flagello-chambers (similar to the *Spongelidae*)“ (p. 8). Hierher gehören 3 Familien: *Psamminidae* (mit 3 Gattungen: *Psammina* HKL., *Halopsamma* CARTER und *Psammopemma* MARSHALL), *Stannomidae* (mit 3 Gattungen: *Stannophyllum* HKL., *Stannoma* HKL. und *Stannarium* HKL.) und *Spongelidae* (mit 2 Gattungen: *Cerelasma* HKL. und *Psammophyllum* HKL.).

Die Spongiennatur der „Deep-Sea Keratosa“ wurde von HAECKEL nicht bezweifelt. Besonders die Ammoconiden scheinen den niedern Spongien ähnlich zu sein, und speziell erinnert noch HAECKEL sein *Ammolynthus* an *Calcolynthus* und *Ammoconia* an *Auloplegma*. Außer-

dem können auch die sogen. Gastraeaden HAECKEL'S und einige große Foraminiferen mit den Ammoconiden verglichen werden. So zeigen z. B. *Rhabdammina abyssorum* M. SARS, *Rh. discreta* BRADY, *Rh. linearis* BRADY und *Rh. cornuta* BRADY, deren Durchmesser von 6—25 mm variiert, viel Ähnlichkeit mit *Ammolyntus*. Die zweite Gattung, *Ammosolenia* HKL. kann mit *Rhizammia algaeformis* BRADY und *Rh. indivisa* BRADY verglichen werden, ebenso die 3., *Ammoconia* HKL., mit *Sagenella frondescens* BRADY. Deshalb bezweifelte HAECKEL die Zugehörigkeit der erwähnten Foraminiferenarten zu den Protozoen überhaupt und verglich sie mit *Haliphysema* und *Gastrophysema*, die er damals bekanntlich als niedere Spongien auffaßte.

Weitere Untersuchungen haben die Ähnlichkeit zwischen den „Deep-Sea Keratosa“ und den Foraminiferen bestätigt, jedoch in ganz anderem Sinne, als HAECKEL dies vermutet hatte.

Im Jahre 1893 beschrieb GOËS unter dem Namen *Neusina agassizi* eine große Foraminifere aus dem Material der „Albatross“-Expedition im westlichen Pazifik. Dieselbe war durch das reichliche Vorkommen feiner chitinartiger Fäden gekennzeichnet, welche ein den ganzen Körper durchsetzendes Netzwerk bilden. Er stellte *Neusina* im System neben *Julienella foetida*. Diese letztere Art wurde im Jahre 1890 von SCHLUMBERGER aus dem von JULLIEN an der Küste von Liberia gesammelten Material beschrieben und als eine neue Gattung der Familie *Astrorhizidae* bezeichnet.

HANITSCH und PEARCEY haben 1893 gezeigt, daß *Neusina* GOËS mit *Stannophyllum zonarium* HKL. aus den „Deep-Sea Keratosa“ identisch ist, was später von GOËS selbst (1893) anerkannt wurde. HANITSCH (1893<sup>2</sup>) bezeichnete deshalb *Neusina* als eine Spongie, nicht aber als eine Foraminifere. PEARCEY dagegen sprach die Vermutung aus, ob nicht alle „Deep-Sea Keratosa“ HAECKEL'S Protozoen seien, da bei ihnen deutlich erkennbare Geißelzellen und überhaupt Zellgrenzen nicht nachgewiesen worden seien. Es ist also nur der schlechten Konservierung des Tiefseematerials zuzuschreiben, daß die wahre Natur dieser Organismen nicht sofort erkannt wurde.

Die Domatocoela oder *Ammoconidae* HKL. wurden nach 1889 nicht mehr beobachtet. Wie erwähnt, stellen sie nach meinen noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen echte Spongien dar.

Die Cannocölen wurden von den Expeditionen „Siboga“, „Valdivia“ und besonders massenhaft von „Albatross“ wieder aufgefunden. Das Material dieser Expeditionen wurde von F. E. SCHULZE (1905,

1906<sup>1</sup>, 1906<sup>2</sup>) untersucht, dem wir mannigfache Aufklärungen über die Frage nach der wahren Natur der „Deep-Sea Keratosa“ HAECKEL's, der *Neusina* GOËS, der *Julienella* SCHLUMBERGER, der *Psammodemna* MARSHALL und der *Holopsamma* CARTER verdanken. Alle von HAECKEL beschriebenen und die von den erwähnten Expeditionen gefundenen Cannocoela erwiesen sich als Protozoen, die F. E. SCHULZE bekanntlich als „Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden“ bezeichnete. *Julienella*, die er durch persönliche Anschauung kennen gelernt hatte, gehört nicht zu den Xenophyophoren, sondern zu den echten Rhizopoden; *Neusina* dagegen stellt ein *Stannophyllum zonarium* HKL. dar. Die HAECKEL'sche Gattung *Psammodemna* ist mit *Stannophyllum* identisch. SCHULZE beschrieb außerdem noch 2 neue Gattungen und 5 neue Arten von Xenophyophoren. Er teilt dieselben in 2 Gruppen ein, je nach dem Vorhandensein oder dem Fehlen von Linellen. Ohne Linellen sind die *Psamminidae* (mit 5 Gattungen: *Psammetta* F. E. SCH., *Psammina* HKL., *Cerelasma* HKL., *Psammodemna* MARSHALL und *Holopsamma* CARTER). Mit Linellen sind die *Stannomidae* (mit 3 Gattungen: *Stannoma* HKL., *Stannophyllum* HKL. und *Stannarium* HKL.).

Alle Arten der Xenophyophoren stammten aus großen Tiefen (980—5353 m). Deshalb behält F. E. SCHULZE die Namen „*Holopsamma*“ und „*Psammodemna*“ nur für die Tiefseearten des Challenger-Materials bei, d. h. für *Holopsamma cretaceum* HKL., *H. argillaceum* HKL., *Psammodemna radiolarium* HKL., und *Ps. calcareum* HKL., deren Zugehörigkeit zu den Xenophyophoren außer Zweifel setzt. Was aber die Arten der beiden Gattungen betrifft, die aus geringeren Tiefen stammen (die Arten von LENDENFELD, POLEJAEFF, MARSHALL und CARTER), so scheint F. E. SCHULZE ihre Angehörigkeit zu den Xenophyophoren noch fraglich. Er bemerkt dazu über die CARTER'sche Gattung *Holopsamma*: „Trotz der Unsicherheit dieser Annahme lasse ich sie einstweilen als richtig gelten, da ich ihre Unrichtigkeit nicht beweisen kann“ (1905, p. 25). Über die *Psammodemna*-Arten aus geringen Tiefen sagt er überhaupt nichts. Für einige Arten von *Psammodemna* beschreibt LENDENFELD zweifellose Geißelkammern (z. B. bei *Ps. commune*, *Ps. marshalli*, *Ps. tuberculatum* und *Ps. crassum*). Da aber in Kankasanturai und in Mahé echte Xenophyophoren in geringeren Tiefen vorkommen, so kann man nicht alle Xenophyophoren als spezielle Tiefseeorganismen betrachten. Wie man aus den Zeichnungen von MARSHALL erkennen kann (MARSHALL 1880, tab. 8, fig. 7 u. 8), erinnert sein *Ps. densum* sehr an echte Xenophyophoren.

Andrerseits konnte LENDENFELD bei einigen Arten von *Psammopemma* (bei *Ps. fuliginosum* LEND., *Ps. rugosum* LEND., *Ps. digitiferum* LEND.) die Anwesenheit von Geißelkammern nicht mit Sicherheit festzustellen, so daß ihre Zugehörigkeit zu den Spongien oder zu den Xenophyophoren nur dann aufgeklärt werden wird, wenn dieselben wieder aufgefunden und nochmals untersucht worden sind. Ebenfalls fraglich erscheint die kürzlich von KIRKPATRICK (1904) beschriebene Art *Ps. inordinatum* n. sp. aus Natal. Wir müssen also die Frage nach der Zahl der Arten der Xenophyophoren noch offen lassen.

### 5. Systematische und geographische Verbreitung.

Die Xenophyophoren sind wahrscheinlich viel weiter verbreitet, als bis jetzt angenommen wurde. Ihre äußere Ähnlichkeit mit den Spongien, der Mangel an charakteristischen leicht erkennbaren äußeren Formen, unsere noch ungenügende Kenntnis der tropischen Meere — alles dies sind die Ursachen, weshalb diese Gruppe so spät kennen gelernt wurde und so lange Zeit den Augen der Forscher entging.

Hier gebe ich eine kurze Übersicht von allen bis zum Ende des Jahres 1910 bekannten Arten von Xenophyophoren, auf Grund des Systems von F. E. SCHULZE.

1. Familie *Psammínidae* LENDENFELD, 1886, p. 511; HAECKEL, 1889, p. 8 u. 32; F. E. SCHULZE, 1905, p. 6.

*Xenophyophora* ohne Linellen.

Unter dem Namen „*Psammína*“ bezeichnete LENDENFELD (1886) eine besondere Subfamilie der *Spongelidae* mit 3 Gattungen: *Psammopemma* MARSHALL, *Holopsamma* CARTER und *Psammella* LEND.<sup>1)</sup> Diese Subfamilie wurde von ihm folgenderweise charakterisiert (1889, p. 569): „ohne Fleischnadeln. Das Skelet besteht aus Fremdkörpern, welche durch eine sehr geringe, kaum nachweisbare Menge von Spongin zusammengehalten werden.“ HAECKEL schließt dieselbe Subfamilie aus den Spongeliden aus, unter dem Namen „*Psammínidae* LENDENFELD“, und gliedert sie an seine „Deep-Sea Keratosa“ an, mit folgender Beschreibung (1889, p. 8): *Keratosa* without spongin fibres. Pseudoskeleton composed of Xenophya (or manifold foreign bodies), which are cemented together and enclosed by the transparent maltha. Canal-system vesicular, developed on the Leuconal-type (similar to that of the *Spongelidae*).“ F. E. SCHULZE bezeichnet sie als (1905, p. 49): „Xenophyophoren ohne Linellen, nicht biegsam“.

Die Gattungen unterscheiden sich nach der äußeren Körperform, nach

1) Diese Gattung (*Psammella*) ist von LENDENFELD später nicht beschrieben und nirgends mehr erwähnt worden.

dem Fehlen oder dem Vorhandensein einer besonderen Rindenschicht und nach den Beziehungen der Xenophyen zu dem eigentlichen Körper.

1. Gen. *Psammetta* F. E. SCHULZE (1905, p. 49). „Körper stellt eine kreisrunde, bikonvexe Scheibe ohne Rindenschicht“ dar.

1. *Ps. globosa* F. E. SCH.

Körper kreisrund; Xenophyen fast nur Foraminiferenschalen.

Siboga St. 211 (südl. v. Celebes 5° 40' 7" s. Br., 120° 45' 5" ö. L.).

1158 m.

Kankasanturai. Küstenzone bis 5 m.

2. *Ps. erythrocytomorpha* F. E. SCH.

Körper bikonvex; Xenophyen fast nur Kieselspoggiennadeln.

Valdivia St. 250 (ost-afrik. Küste 1° 47' 8" s. Br., 41° 58' 8" ö. L.).

1668 m.

2. Gen. *Psammina* HKL. (1889, p. 34). „Dünne Platten mit starrer, aus fest verlöteten Xenophyen bestehender Rindenschicht“ F. E. SCHULZE (1905, p. 49).

1. *Ps. plakina* HKL.

Xenophyen fast nur Foraminiferenschalen. Rindenschicht hart.

Challenger St. 331 (Süd-Atlantik 37° 47' s. Br., 30° 20' w. L.).

3138 m.

2. *Ps. globigerina* HKL.

Xenophyen fast nur Foraminiferenschalen. Rindenschicht brüchig.

Challenger St. 220 (Admiralitäts-Ins. 0° 42' s. Br., 147° 0' ö. L.).

Siboga St. 211 (südl. v. Celebes). 1158 m.

Siboga St. 227 (Banda-See 4° 50' 5" s. Br., 127° 59' ö. L.). 2081 m.

3. *Ps. nummulina* HKL.

Xenophyen fast nur Radiolarienschalen.

Challenger St. 274 (nördl. v. Tahiti 7° 25' s. Br., 152° 15' w. L.).

5033 m.

3. Gen. *Psammopemma* MARSHALL (1880). Körper unregelmäßig mit Wülsten und Höckern.

1. *Ps. calcareum* HKL.

Syn.: *Sigmatella turbo* LEND. (1889, p. 617),

*Holopsamma turbo* CARTER (1885, p. 213).

Xenophyen fast nur Foraminiferenschalen.

Challenger St. 89 (nördl. Capverde-Ins. 22° 18' n. Br., 22° 2' w. L.).

4392 m.

Port Philipp, Nord-Südwest-Australien. 35 m.

2. *Ps. radiolarium* HKL.

Xenophyen fast nur Radiolarienschalen.

Challenger St. 272 (Tropik. Pacifik 3° 48' s. Br., 152° 56' w. L.).

4758 m.

Challenger St. 270 (Tropik. Pacifik  $2^{\circ} 34'$  s. Br.,  $149^{\circ} 9'$  w. L.),  
5352 m (nur Bruchstücke).

Challenger St. 271 ( $0^{\circ} 33'$  s. Br.,  $151^{\circ} 34'$  w. L.). 4438 m (nur  
Bruchstücke).

Challenger St. 274 (nördl. v. Tahiti  $7^{\circ} 25'$  s. Br.,  $152^{\circ} 15'$  w. L.).  
5033 m (nur Bruchstücke).

3. *Ps. fuliginosum* LEND. (1889, p. 636).

Syn.: *Holopsamma fuliginosa* CARTER (1885, p. 213),

*Aplysina purpurea* CARTER (1881, p. 103),

*Pseudoceratina durissima* CARTER (1885, p. 204).

Xenophyten fast nur große Sandkörnchen.

Süd-Australien, Port Philipp. 35 m.

Insel Ceylon, Trinkomalee, „shallow water“ CARTER (1881, p. 104).

4. *Ps. densum* MARSHALL (1880, p. 113).

Syn.: *Psammopemna densum* LEND. (1889, p. 640).

*Psammopemna densum* POLEJAEFF (1884, p. 46).

*Ps. densum* var. *subfibrosa* RIDLEY (1884, p. 390),

*Holopsamma laevis* CARTER (1885, p. 212).

*H. laminaefavosa* pars CARTER (1885, p. 212).

Die Xenophyten bestehen aus Sandkörnern und Spongiennadeln.

Challenger St. 49 (bei Nova Scotia  $43^{\circ} 3'$  n. Br.,  $63^{\circ} 39'$  w. L.;  
nördl. Fundort der Xenophyophoren). 155 m.

Torres-Str., Thursday-Insel. 7 m.

Tasmanien (Tiefe?).

Port Philipp, Süd-Australien. 36 m.

Challenger, Port Jackson, Australien. 7 m.

5. *Ps. rugosum* LENDENFELD (1889, p. 639).

Die Xenophyten bestehen aus Sandkörnern und besonderen Fasern  
(„uniform network of fibres 0,006 mm thick“; Linellen?).

Süd-Australien, Port Jackson. 30 m.

6. *Ps. digitiferum* LEND. (1884, p. 639).

Syn.: *Dysidea digitifera* RIDLEY (1884, p. 639).

Die Xenophyten bestehen aus Sandkörnern und Spongiennadeln.

Torres-Str., Albany-Ins. 15 m.

Queensland, Pt. Denison (Tiefe?).

7. *Ps. inordinatum* KIRKPATRICK (1904, p. 257).

Die Xenophyten bestehen aus „confused masses of various kinds of  
foreign bodies (pieces of shell, Polyzoa, lumps of sand etc.) without areniferous  
fibres“ (p. 258).

Süd-Afrika, Natal. 65—80 m.

Süd-Afrika, C. Vidal. 80—100 m.

Zweifelhafte Arten, deren Angehörigkeit zu den Xenophyophoren nur  
nach nochmaliger Untersuchung erklärt werden kann, sind:

*Ps. commune* LEND. (1889, p. 634),

*Ps. marshalli* LEND. (p. 635),

*Ps. tuberculatum* LEND. (p. 637).

*Ps. crassum* LEND. (p. 638).

4. Gen. *Holopsamma* CARTER (1885, p. 211); HAECKEL (1889), Körperform unregelmäßig mit Wülsten und Höckern. „Nur auf der Außenfläche der Höcker oder Windungen kommen Öffnungen vor“ (F. E. SCHULZE, 1905, p. 49).

1. *H. cretaceum* HKL.

Xenophyen fast nur Foraminiferenschalen. Körper mit becherförmigen Windungen.

Challenger St. 70 (Azoren-Inseln 38° 25' n. Br., 35° 50' w. L.). 3065 m.

2. *H. argillaceum* HKL.

Die Xenophyen bestehen aus Mineralkonkretionen des roten Tiefseetones.

Challenger St. 294 (Süd-Pazifik 39° 22' s. Br., 93° 46' w. L.). 4154 m.

5. Gen. *Cerelasma* HKL. Körperform unregelmäßig mit Höckern. Xenophyen mit „sacculi“.

1. *C. gyrosphaera* HKL.

Xenophyen fast nur Radiolarienschalen.

Challenger St. 271 (Tropik. Pazifik 0° 33' s. Br., 151° 34' w. L.). 4438 m.

Mahé. 20 m (nur Bruchstücke).

2. *C. lamellosa* HKL.

Die Xenophyen bestehen aus Globigerinenschalen und Spongiennadeln.

Challenger St. 216 (nördl. von Neuguinea 2° 56' n. Br., 134° 11' ö. L.). 3660 m.

*C. porosa*.

Syn. *Psammopemma porosum* POLEJAEFF (1884, p. 48).

Nach HAECKEL (1889, p. 46) gehört diese Art zu der Gattung *Cerelasma*. Die Xenophyen bestehen aus Sandkörnchen und Spongiennadeln.

Challenger. Bahia, „shallow water“.

2. Familie *Stannomidae* HAECKEL, 1889, p. 54; F. E. SCHULZE, 1905, p. 49.

Xenophyophoren mit Linellen.

Als „*Stannomidae*“ bezeichnete HAECKEL: „Keratoso with a fibrillar spongin skeleton composed of thin, simple or branched, spongiofibrillae, never anastomosing or reticulated. Pseudoskeleton composed of Xenophya (or diverse foreign bodies), which are crowded in the transparent maltha, never in the homogeneous fibrillae. Canal-system vesicular, developed on the Leuconal-type (similar to that of the *Spongelidae*).“ F. E. SCHULZE (1905, p. 29) gab folgende Diagnose: „Xenophyophoren mit Linellen in dem biegsamen Körper und Stiel.“

1. Gen. *Stannoma* HKL. Körper verzweigt, mit abgerundeten Ästen.

1. *St. dendroides* HKL.

Xenophyten fast nur Radiolarienschalen und Hexactinellidennadeln. Die Körperäste teilen sich dichotomisch.

Challenger St. 271 (Tropik. Pacifik). 4438 m.

Challenger St. 272 (Tropik. Pacifik). 4758 m.

Albatross St. I 17 (Tropik. Pacifik 0° 50' n. Br., 137° 54' w. L.). 4507 m.

Albatross St. 4649 (Galapagos-Inseln 5° 17' s. Br., 85° 19' 5" w. L.). 4090 m.

Albatross St. 4717 (westl. von den Galapagos-Inseln 5° 10' s. Br., 98° 56' w. L.). 3937 m.

Albatross St. 4742 (Tropik. Pacifik 0° 34' n. Br., 117° 15' 8" w. L.). 4243 m.

2. *St. coralloides* HKL.

Xenophyten fast nur Radiolarienschalen. Die Körperäste teilen sich netzförmig.

Challenger St. 271 (Tropik. Pacifik). 4438 m.

Challenger St. 272 (Tropik. Pacifik). 4758 m.

Albatross St. I 17 (Tropik. Pacifik). 4507 m.

Albatross St. 4742 (Tropik. Pacifik). 4243 m.

2. Gen. *Stannarium* HKL. Der Körper besteht aus einer Anzahl von Lamellen, die auf einem Stiele sitzen.

Eine Art: *St. concretum* HKL.

Xenophyten fast nur Foraminiferenschalen.

Challenger St. 270 (Tropik. Pacifik). 5353 m.

3. Gen. *Stannophyllum* HKL. Körper blattförmig oder fächerartig, mit einem feinen Stiel.

1. *St. zonarium* HKL.

Syn. *Neusina agassizi* GOES (1892, p. 195).

Xenophyten bestehen aus Radiolarienschalen, Foraminiferenschalen und Spongiennadeln. Die Linellen bilden eine feine äußere Schicht.

Challenger St. 271 (Tropik. Pacifik). 4438 m.

Albatross St. 3399 (Äquat. Küste 1° 7' n. Br., 81° 4' w. L.). 3097 m.

Albatross St. 3414 (südl. Küste Mexicos 10° 14' n. Br., 96° 28' w. L.). 3972 m.

Albatross St. 3415 (südl. Küste Mexicos 16° 46' n. Br., 98° 40' w. L.). 3344 m.

Albatross St. 4647 (Ecuador Küste 4° 33' s. Br., 87° 42' 5" w. L.). 3667 m.

Albatross St. 4649 (Ecuador Küste 5° 17' s. Br., 85° 19' 5" w. L.). 4090 m.

Albatross St. 4651 (Peruan. Küste 5° 41' s. Br., 82° 59' 7" w. L.). 4066 mm.

Albatross St. 4653 (Peruan. Küste 5° 47' s. Br., 81° 24' w. L.).  
980 m.

Albatross St. 4658 (Peruan. Küste 8° 29' s. Br., 85° 35' 6" w. L.).  
4334 m.

Albatross St. 4666 (Peruan. Küste 11° 55' s. Br., 84° 20' 3" w. L.).  
4755 m.

Albatross St. 4717 (westl. v. d. Galapagos-Insel). 3937 m.

Albatross St. 4721 (westl. v. d. Galapagos-Insel 8° 7' 5" s. Br., 104°  
10' 5" w. L.). 3814 m.

Albatross St. I 17 (Tropik. Pacifik). 4507 m.

Kankasanturai, Küstenzone bis 5 m.

Mahé. Ein Bruchstück.

### 2. *St. radiolarium* HKL.

Xenophyen fast nur Radiolarienschalen. Keine äußere Linellenschicht.

Challenger St. 271 (Tropik. Pacifik). 4438 m.

Albatross St. I 17 (Tropik. Pacifik). 4507 m.

### 3. *St. pertusum* HKL.

Die Xenophyen bestehen aus Radiolarienschalen, Foraminiferenschalen  
und Spongiennadeln. Ohne äußere Linellenschicht. Körper blattförmig  
mit seitlichen Verdickungen.

Challenger St. 271 (Tropik. Pacifik). 4438 m.

### 4. *St. globigerinum* HKL.

Körper flach, weich ohne äußere Linellenschicht. Xenophyen nur  
Globigerinenschalen.

Challenger St. 271 (Tropik. Pacifik). 4438 m.

Valdivia St. 240 (Seychellen 6° 12' 9" s. Br., 41° 17' 3" ö. L.).  
2959 m.

Siboga St. 211 (südl. von Celebes). 1158 m.

Siboga St. 221 (Java-Meer 6° 41' s. Br., 124° 39' ö. L.). 2798 m.

Siboga St. 295 (Timor-Insel 10° 35' 6" s. Br., 124° 11' 7" ö. L.).  
2050 m.

Albatross St. I 17 (Tropik. Pacifik). 4507 m.

Albatross St. 4647 (Äquator-Küste). 3667 m.

Albatross St. 4717 (westl. v. d. Galapagos-Insel). 3937 m.

Albatross St. 4726 (Tropik. Pacifik 0° 34' n. Br., 117° 15' 3" w. L.).  
4243 m.

Albatross St. 4721 (Tropik. Pacifik). 3814 m.

### 5. *St. venosum* HKL.

Körper mit äußeren Verdickungen. Die Xenophyen bestehen aus  
Foraminiferen- und Radiolarienschalen.

Challenger St. 271 (Tropik. Pacifik). 4438 m.

### 6. *St. reticulatum* (HKL) F. E. SCH.

Syn.: *Psamrophyllum reticulatum* HKL.

Linellen mit zahlreichen Zentralplatten. Xenophyen fast nur Spongiennadeln.

Challenger St. 198 (Tropik. Pacifik  $2^{\circ} 55'$  n. Br.,  $124^{\circ} 53'$  w. L.).  
3935 m.

7. *St. flustraceum* (HKL.) F. E. SCH.

Syn.: *Psammophyllum flustraceum* HKL.

Besondere seitliche Verdickungen nur auf der Stieloberfläche. Xenophyten fast nur Radiolarienschalen.

Challenger St. 241 (östl. v. Japan  $35^{\circ} 41'$  n. Br.,  $157^{\circ} 42'$  ö. L.).  
4209 m.

8. *St. annectens* (HKL.) F. E. SCH.

Syn.: *Psammophyllum annectens* HKL.

Körper mit sehr stark entwickelter Linellschicht Xenophyten fast nur Radiolarienschalen.

Challenger St. 244 (Nord-Pacifik  $35^{\circ} 22'$  n. Br.,  $169^{\circ} 53'$  ö. L.).  
5307 m.

9. *St. alatum* (HKL.) F. E. SCH.

Syn.: *Stannarium alatum* HKL.

Xenophyten aus Radiolarienschalen. Körper aus mehreren sich frei auf einem gemeinsamen Stiel erhebenden Platten.

Challenger St. 272 (Tropik. Pacifik  $3^{\circ} 48'$  s. Br.,  $152^{\circ} 56'$  w. L.).  
4768 m.

Albatross St. 4742 (Tropik. Pacifik  $0^{\circ} 34'$  n. Br.,  $117^{\circ} 15'$  w. L.).  
4243 m.

## Literaturverzeichnis.

1904. BENEDIKT, M., Krystallisation und Morphogenesis, Wien.
1905. BUTLER-BURKE, J., On the spontaneous action of radioactive bodies on gelatine media, in: Nature, Vol. 78.
1906. BÜTSCHLI, O., Ueber die chemische Natur der Skeletsubstanz der Acantharia, in: Zool. Anz., Vol. 30.
1881. CARTER, H., Contribution to our knowledge of the Spongida, in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 8.
1885. —, Description of Sponges from the neighbourhood of Post Philipp Heads, South Australia, *ibid.* (5), Vol. 15.
1904. DUBOIS, R., Cultures minerales sur bouillons gélatineux, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 56.
1907. —, Sur un phénomène de simili-conjugation chez les microbioïdes, *ibid.*, Vol. 62.
1859. FORCHHAMMER (zit. nach F. E. SCHULZE, 1905, non vidi).
1893. GOËS, A., On a peculiar type of arenaceous Foraminifera from the American tropical Pacific, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 23.
1889. HAECKEL, E., Report on the Deep-Sea Keratosa, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 32.
- 1893<sup>1</sup>. HANITSCH, R., Foraminifer or Sponge? in: Nature, Vol. 47 (p. 365).
- 1893<sup>2</sup>. —, *ibid.*, p. 439.
1908. HERRERA, in: Rev. Soc. Act. Alzate. Mexico, Vol. 26 (non vidi).
1904. KIRKPATRICK, R., Descriptions of south African Sponges, Part. III, in: Marine Invest. South Africa, Vol. 2.

1907. KUCKUCK, M., Die Lösung des Problems der Urzeugung (Archigonie, Generatio spontanea), Leipzig.
1905. LEDUC, S., in: Congr. Ass. Tr. Adv. sc. (non vidi).
1906. —, Production par les forces physiques de phénomènes de nutrition, d'organisation et des croissances, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 60.
1889. LEHMANN, O., Ueber fließende Krystalle, in: Ztschr. phys. Chem. Vol. 4.
1904. —, Flüssige Krystalle, Leipzig.
1908. —, Künstliche Zellen mit flüssig-kristallinen Wänden, in: Verh. phys. Ges., Vol. 10.
1886. LENDENFELD, R., Note to the Australian Sponges recently described by CARTER, in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. 10 (auch in: Ann. Mag. nat. Hist. [5], Vol. 16).
1887. —, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnis der Spongien, in: Zool. Jahrb., Vol. 2.
1889. —, A monograph of the horny Sponges, London.
1880. MARSHALL, W., Untersuchungen über Dysideiden und Phoriospongien: in: Z. wiss. Zool., Vol. 35.
1907. MÜNDEN, M., Der Chtonoblast in seinen Beziehungen zur Entwicklungsmechanik, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 24.
1899. NACCARONE, A., Le tre conferenze dal Prof. v. SCHROEN, Napoli.
1893. PEARCEY, F., Foraminifer or Sponge? in: Nature, Vol. 47.
1904. PENARD, E., Etude sur la Chlamydomyxa montana, in: Arch. Protistk., Vol. 4.
1884. POLEJAEFF, N., Report on the Keratosa, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 11.
1906. PRZIBRAM, B., Kristall-Analogien zur Entwicklungsmechanik der Organismen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 22.
1906. RHUMBLER, L., Aus dem Lückengebiet zwischen organischer und anorganischer Materie, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 15.
1884. RIDLEY, Spongiida (non vidi).
1906. ROUX, W., Die angebliche künstliche Erzeugung von Lebewesen, in: Umschau, Vol. 8.
1906. RUDGE, W., The action of radium and certain other salts on gelatine, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 78.
1891. SCHLUMBERGER, Ch., Note sur un Foraminifère nouveau de la cote occidentale d'Afrique etc., in: Mém. Soc. zool. France, Vol. 3.

1905. SCHULZE, F. E., Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden, in: *Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exped.*, Vol. 11.
- 1906<sup>1</sup>. —, Die Xenophyophoren der Siboga-Expedition, in: *Siboga-Expedition*, No. 4 bis.
- 1906<sup>2</sup>. —, Die Xenophyophoren der amerikanischen Albatross-Expedition 1904—1905, in: *SB. Ges. naturf. Frde. Berlin*, Vol. 8.
1905. SCHULZE, F. E. und H. THIERFELDER, *ibid.*
1904. STADELMANN, H., Ueber Umwandlung amorpher Materie in gestaltete, in: *Verh. Ges. Naturf. Ärzte (Breslau)*.
1904. WIELER, A., Ueber das Auftreten organismenartiger Gebilde in chemischen Niederschlägen, in: *Ber. bot. Ges.*, Vol. 22.
1909. VAHLE, C., Vergleichende Untersuchungen über die Myxobakteriazen und Bakteriazen etc., in: *Ctrbl. Bakteriolog.*, Abt. 2, Vol. 25.
-

### Erklärung der Abbildungen.

<i>A</i> Amöbe	<i>iS</i> innere Schicht
<i>Alv</i> Alveolen, Alveolarraum	<i>K</i> Kern
<i>äuS</i> äußere Schicht	<i>Km</i> Kernmembran
<i>Ax</i> Axialkanal	<i>Kp</i> Körper
<i>C</i> Cyste	<i>Ks</i> Kittsubstanz
<i>Chm</i> Chromidien	<i>Kth</i> Kernteilung
<i>Chr</i> Chromatinkörnchen	<i>Ll</i> Linellen
<i>Chrn</i> Chromidialnetz	<i>Lst</i> Längsstreifung
<i>Cm</i> Caryosom	<i>Oef</i> Öffnung
<i>E</i> Einschlüsse	<i>Pl</i> Plasma
<i>Ect</i> Ectoplasma	<i>Plm</i> Plasmodium
<i>End</i> Endoplasma	<i>Ql</i> Querlinie
<i>Erw</i> Erweiterung	<i>Rhiz</i> Rhizom
<i>Frk</i> Fruchtkörper	<i>Sdk</i> Sandkörnchen
<i>Fl</i> Fettröpfchen	<i>Spn</i> Spongiennadeln
<i>G</i> Gamet	<i>St</i> Stercome
<i>Gpl</i> Grundplasmodium	<i>Stk</i> Sterkomaren
<i>Gr</i> Granelle	<i>V</i> Vakuole
<i>Grl</i> Granellar	<i>Vg</i> Verengung
<i>Gs</i> Geißel	<i>Vt</i> Vertiefung
<i>Hl</i> Hülle	<i>Xen</i> Xenophyen
<i>iR</i> innerer Raum	<i>Zr</i> Zwischenraum

### Tafel 15.

Fig. 1—71 *Psammitta globosa* F. E. SCH.

Fig. 1. *Psammitta globosa*. Großes Exemplar, von oben, in nat. Gr.

Fig. 2. *ibid.* Seitenansicht.

Fig. 3. *ibid.* Von unten.

Fig. 4. Jüngstes Exemplar von *Psammetta* in nat. Gr.

Fig. 5. Querschnitt durch die Basalpartie eines erwachsenen Exemplars, der etwas schief durch das Grundplasmodium geht. Halbschematisch. 33 : 1.

Fig. 6. Partie eines Flächenschnittes durch die Basalpartie des „Körpers“ in der Höhe des Grundplasmodiums. 50 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Granellar. 80 : 1.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine Verzweigungsstelle des Granellars. 80 : 1.

Fig. 9—12. Kittsubstanz der Xenophyen.

Fig. 9. Kittsubstanz zwischen zwei Spongiennadeln. 255 : 1.

Fig. 10. Schwach macerirte Kittsubstanz nach Einwirkung von Eau de Javelle. 255 : 1.

Fig. 11. Kittsubstanz nach Austrocknung in Xylol. 255 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch die Kittsubstanz nach Einwirkung von schwacher Salzsäure. 550 : 1.

Fig. 13 u. 14. Die Granelle. 135 : 1.

Fig. 15—17. Besondere Einschlüsse und Anhänge der Spongiennadelsubstanz (mutmaßliche Parasiten).

Fig. 18. Schema der Beziehungen der Stercomare zu den Granellaren.

Fig. 19. Ein Stämmchen der Granellare mit seinen Verzweigungen.

Fig. 20. Längsschnitt durch junge Fruchtkörper mit vielen Kernen. 30 : 1.

Fig. 21. Längsschnitt durch einen Fruchtkörper mit Chromidien. 100 : 1.

Fig. 22. Längsschnitt durch einen Fruchtkörper mit den Gametenanlagen. 100 : 1.

Fig. 23. Ein Fruchtkörper mit geplatzter Membran. 100 : 1.

Fig. 24. Partie eines Querschnittes durch ein Aggregat der Gameten. 171 : 1.

Fig. 25. Ein reifer Gamet. Seitenansicht. 175 : 1.

Fig. 26. Partie eines Schnittes durch die Granellarenverzweigungen mit besondern plasmodienähnlichen Körpern. 100 : 1. Halbschematisch.

Fig. 27. Kern aus einem Granellar. 230 : 1.

Fig. 28. Kern aus einem Grundplasmodium. 230 : 1.

Fig. 29. Kern aus einem jungen Fruchtkörper. 230 : 1.

Fig. 30. Kern aus einem erwachsenen Fruchtkörper. Anfang des Chromidienaustrittes. 230 : 1.

Fig. 31 u. 32. Trichiten. 230 : 1.

Fig. 33. Gefärbte Granellareinschlüsse. 70 : 1.

Fig. 34 u. 35. Granellarmembran nach Eau de Javelle. 365 : 1.

Fig. 36. Eiweißkörner aus Granellaren. 150 : 1.

- Fig. 37—46. Verschiedene Formen der Xanthosomen. 171 : 1.  
 Fig. 47. Rerservestoffe aus Granellar. 171 : 1.  
 Fig. 48. Gefärbte Granellareinschlüsse. 70 : 1.  
 Fig. 49. Braune Granellarkörnchen. 50 : 1.  
 Fig. 50. Ein Xanthosom. 171 : 1.  
 Fig. 51. Eine plattenförmige Granelle. 135 : 1.  
 Fig. 52 u. 53. Xanthosome nach Einwirkung von HCl. 150 : 1.  
 Fig. 54 u. 55. Sphärokrystalle nach Einwirkung von HCl. 150 : 1.  
 Fig. 56. Sphärokrystall aus Stercomaren. 150 : 1.  
 Fig. 57. Xanthosom. 135 : 1.  
 Fig. 58. Kleine Kügelchen aus Granellaren. 135 : 1.  
 Fig. 59. Doppelttes Xanthosom. 135 : 1.  
 Fig. 60. Gefärbte Körnchen aus Granellaren. 135 : 1.  
 Fig. 61. Kleine Granellen. 107 : 1.  
 Fig. 62 u. 63. Feinerer Bau der Xanthosome nach Einwirkung von 10—15% HCl.  
 Fig. 64—67. Verschiedene Stercomentypen. 107 : 1.  
 Fig. 68. Ein Aggregat von kleinen Körnchen aus Granellar. 107 : 1.  
 Fig. 69. Hohle Einschlüsse der Granellare mit kleinen Körnchen. 70 : 1.  
 Fig. 70. Vermutliches jüngstes *Psammietta*-Stadium. 30 : 1.  
 Fig. 71. Schema der Gesamtorganisation einer *Psammietta globosa* mit ringförmigem Grundplasmodium.
- 
- Fig. 72 u. 73. Zwei Exemplare von *Stannophyllum zonarium* HKL. in nat. Gr.

## Tafel 16.

Fig. 1—44. *Stannophyllum zonarium* HKL.

- Fig. 1. Partie eines Längsschnittes durch ein Granellar von *Stannophyllum*. 107 : 1.  
 Fig. 2. Längsschnitt durch eine Verzweigungsstelle des Granellars mit Chromidialsubstanz. 35 : 1.  
 Fig. 3. Kern aus einem Granellar. 214 : 1.  
 Fig. 4. Partie eines Querschnittes durch den Körperperrand. 55 : 1.  
 Fig. 5. Halbschematischer Umriß der zwei Granellarspitzen. 55 : 1.  
 Fig. 6. Einfache Verzweigungsstelle der Linellen. Seitenansicht. Schema.  
 Fig. 7. Eine Partie der Linellenhülle nach Behandlung mit Eau de Javelle. 305 : 1.

Fig. 8. Eine Linelle im opt. Längsschnitt mit einer lokalen Verdickung.

Fig. 9 u. 10. Einfache Linellenverzweigungen.

Fig. 11. Zentralplatte der Linellen.

Fig. 12. Einfache Linellenverzweigung.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Zentralplatte der Linellenverzweigung. Halbschematisch.

Fig. 14. Zentralplatte der Linellen.

Fig. 15. Querschnitt durch eine Linelle. 776 : 1.

Fig. 16. Querschnitt durch eine Linelle, nach Austrocknen in Xylol. 776 : 1.

Fig. 17. Partie eines in Xylol ausgetrockneten Querschnittes durch eine Linelle, die zuerst mit Eau de Javelle behandelt wurde. 776 : 1.

Fig. 18. Optischer Längsschnitt durch eine in Xylol ausgetrocknete Linelle. 776 : 1.

Fig. 19—21. Fruchtkörper. 35 : 1.

Fig. 22. Eine Partie eines Schnittes durch einen stark vacuolisierten Fruchtkörper. 365 : 1.

Fig. 23. Längsschnitt durch einen jungen Fruchtkörper mit wenigen Vacuolen. 171 : 1.

Fig. 24. Querschnitt durch einen einfachen Fruchtkörper. 171 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch einen doppelten Fruchtkörper. 214 : 1.

Fig. 26. Einkernige Amöben (*Labyrinthula*-Stadium). 35 : 1.

Fig. 27. Vielkerniges nacktes Plasmodium. 30 : 1.

Fig. 28. Vielkerniges Plasmodium mit einer Xenophyenhülle. 70 : 1.

Fig. 29. Junges *Stannophyllum*-Stadium. 107 : 1.

Fig. 30. Querschnitt durch ein junges *Stannophyllum*-Stadium. 171 : 1.

Fig. 31. Junges *Stannophyllum* mit sich bildender zweiter Wachstumszone.

Fig. 32. Junges *Stannophyllum* aus nur einer einzigen Wachstumszone bestehend.

Fig. 33. Schema der Gesamtorganisation von *Stannophyllum*.

Fig. 34. Kleine Stercome aus alten Granellaren. 55 : 1.

Fig. 35. Xanthom. 171 : 1.

Fig. 36. Granellen. 171 : 1.

Fig. 37. Lappige Granellareinschlüsse. 107 : 1.

Fig. 38. Kleine Kryställchen aus den Granellaren. 107 : 1.

Fig. 39. Sphärokrystalle. 171 : 1.

Fig. 40. Graue Körnchen aus alten Granellaren. 107 : 1.

Fig. 41. Dunklere Kügelchen aus den Granellaren. 107 : 1.

Fig. 42. Mineraleinschlüsse aus jungen Granellaren. 107 : 1.

Fig. 43. Einzelne Kryställchen aus den Granellaren. 107 : 1.

Fig. 44. Bräunliche stäbchenförmige Einschlüsse. 55 : 1.

Fig. 46—65. *Cerelasma* sp.

Fig. 45. Bruchstück des Körpers eines *Cerelasma* sp. 5 : 1.

Fig. 46 u. 47. Zwei Querschnitte durch einen Stamm. 35 : 1.

Fig. 48. Fruchtkörper. 70 : 1.

Fig. 49. Partie eines Querschnittes durch ein Granellar. 171 : 1.

Fig. 50. Partie eines Querschnittes durch ein Granellar. 365 : 1.

Fig. 51. Doppelte Zerfallstelle im Längsschnitt. 150 : 1.

Fig. 52. Einfache Zerfallstelle im Längsschnitt. 150 : 1.

Fig. 53. Längsschnitt durch einen Fruchtkörper mit 8 Cysten.  
305 : 1.

Fig. 54. Querschnitt durch eine Cyste des Fruchtkörpers. 545 : 1.

Fig. 55. Eiweißkörper aus den Granellaren. 171 : 1.

Fig. 56. Xanthosom. 171 : 1.

Fig. 57. Aggregat länglicher Kryställchen. 107 : 1.

Fig. 58. Körnchen mit rundlichen Umrissen. 107 : 1.

Fig. 59. Eine Partie des Protoplasma der jungen Granellare. 610 : 1.

Fig. 60. Ein Xanthosom. 171 : 1.

Fig. 61. Körnchen mit eckigen Umrissen. 171 : 1.

Fig. 62. Cystenähnliche Einschlüsse. 171 : 1.

Fig. 63. Xanthosom. 171 : 1.

Fig. 64. Sphärokrystall aus den Stercomaren. 171 : 1.

Fig. 65. Schwarze Einschlüsse aus den Cysten der Fruchtkörper.  
171 : 1.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über Perlen und Perlbildung bei *Margaritana margaritifera* nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur.

Von

**A. Rubbel.**

(Aus dem Zool. Institut der Universität zu Marburg.)

Mit Tafel 17—18 und 60 Abbildungen im Text.

Das Problem der Perlbildung hat im Laufe der Zeiten recht verschiedene Lösungen erfahren. Obwohl um die Mitte des vorigen Jahrhunderts die Parasitentheorie von FILIPPI der Forschung über den Ursprung der Perlen ganz neue Wege wies, ruhten die Arbeiten auf diesem Gebiete fast 40 Jahre lang, um mit dem Beginn dieses Jahrhunderts wieder aufzuleben. Englische und französische Forscher bemühten sich mit Erfolg, die Ursache der Perlbildung bei *Mytilus edulis* und bei *Margaritifera vulgaris* festzustellen. Nachdem so für diese Meeresformen das Problem gelöst erscheint, soll in den folgenden Ausführungen die Entstehung der Perlen bei der Flußperlmuschel, *Margaritana margaritifera*, dargelegt werden.

## Material und Methode.

Die zu den Untersuchungen verwandten Perlmuscheln stammen aus der Lohr (Spessart) und der Ruwer (Hunsrück). Die Tiere wurden, um sie zu betäuben, 6—8 Stunden in eine 1%ige Lösung von Hydroxylamin gesetzt, hierauf die Perlen mit den umgebenden

Weichteilen herauspräpariert, in ZENKER'scher Lösung konserviert und in salzsaurem Alkohol entkalkt. Die Schnitte wurden teils mit Hämatoxylin-Eosin, teils mit Hämatoxylin und Säurefuchsin gefärbt.

### Inhaltsangabe.

1. Literaturübersicht.
2. Der Bau der Schale.
  - a) Die äußeren Gestaltverhältnisse der Schale.
  - b) Die Struktur der Schale.
3. Lage und Struktur der Perlen.
4. Die Entstehung der Mantelperlen.
  - a) Die Bildung des Perlsackes.
  - b) Das Wachstum der Perlen.
5. Die Schalenperlen.
  - a) Die Schalenkonkretionen.
  - b) Die Lage der Schalenperlen.
  - c) Die Entstehung der Schalenperlen.

### 1. Literaturübersicht.

Bezüglich der zahlreichen Arbeiten über die Perlbildung und über den Bau der Molluskenschale möchte ich auf die Literaturangaben von v. HESSLING (8), JAMESON (20), CARL (31), VILLEPOIX (15) und auf die zusammenfassenden Darstellungen von STEMPPELL (17), LIST (18a) und MEISENHELMER (26) hinweisen, welche die Ergebnisse der früheren Forschungen auf diesem Gebiete enthalten. Hier soll nur auf die besonders in Betracht kommenden älteren, hauptsächlich aber auf einige wichtige neue Arbeiten eingegangen werden.

Die Erklärungen, die Altertum und Mittelalter über die Entstehung der Perlen gaben, beruhten teils auf philosophischen Spekulationen, teils waren sie poetischer Natur. RÉAUMUR (1, p. 187) war der erste, der die nahen Beziehungen zwischen Perle und Schale erkannte. „Il n'est pas étonnant qu'un animal qui a des vaisseaux où il circule assez de suc pierreux pour fournir à bâtir, à épaissir et à étendre une coquille, en ait assez pour former des pierres, si le suc destiné à l'accroissement de la coquille s'épanche dans quelque cavité de son corps ou entre ses membranes. On appelle cette pierre une Perle. . . .“

v. HESSLING (8), der 1859 eine Monographie der Flußperlmuschel schrieb, wies für diese die Parasitentheorie von FILIPPI (4) und KÜCHENMEISTER (6) zurück. Er fand bei *Margaritana* äußere und innere Ursachen der Perlbildung. „Die ersteren sind die seltneren und bedingt durch die Eigentümlichkeit des Gefäßsystems, nach außen offen zu stehen; dadurch dringen mit dem einströmenden Wasser fremde Körper, wie Quarzkörnchen, Pflanzenmoleküle in den Kreislauf, werden entweder innerhalb desselben oder außerhalb der Gefäße, nachdem ihre Wandungen eingerissen sind, ins Parenchym der Organe, namentlich des Mantels deponiert und mit der Substanz der Schalenschichten umgeben“ (p. 311).

„Die zweite, innere Ursache hängt mit den Bildungs- und Wachstumsverhältnissen der Schale zusammen. Moleküle, einzelne Körner, Körnerkonglomerate von 0,01—0,05“ derjenigen Substanz, aus welcher die Epidermis der Schalen besteht, geben fast in der Regel den Kern der Perlen ab.“ „Ihre gummigtgelbe bis hellbräunliche Färbung erinnert im entfernten Grade an Dotterelemente . . .“ (p. 312).

DIGUET (16) unterscheidet bei *Meleagrina* Perles de nacre und Perles fines. Erstere sind nach seiner Ansicht „dépôts de nacre“, die sich um einen Fremdkörper bilden. Sie haben nicht den Glanz der guten Perlen, sondern nur den der Schalenperlmutter-schicht, mit der sie auch gleichen Ursprungs sind; denn sie entstehen im äußeren Mantelepithel. Die Perles fines sind pathologische Calcificationen, die in allen Geweben, mit Ausnahme des Mantelaußenepithels, vorkommen. Ihr Anfangsstadium ist eine Ampulle, in der sich organische Masse befindet, die gelatineartig erscheint und sich vor der Verkalkung in eine Reihe conchyolinähnlicher Lagen sondert. Im Inneren liegt ein organischer Kern. Ist die Perle vollendet, so degeneriert die Ampulle zu einer schwachen Membran, die von der Muschel leicht zerrissen werden kann, um die Perle auszustoßen. Nach DIGUET ist also hier die Perlbildung eine physiologische Operation, um einen Parasiten aus dem Körper zu eliminieren.

DUBOIS (18) fand in *Mytilus* kleine Distomeen, an denen er einen eigentümlichen Encystierungsvorgang beobachtete. An der Oberfläche des Distomums traten kleine Kalkkörnchen auf, die schließlich eine vollständige Hülle um den Wurm bildeten, der bald nur noch als kleiner schwarzer Punkt erschien. Der zunehmende Glanz verlieh dem Gebilde das Aussehen einer Perle, die sich durch Auflagerung neuer Lamellen vergrößerte. Bis zum nächsten Sommer blieb das Distomum encystiert; dann zerfiel die Hülle und löste sich in eine Art Gelatine auf. Der Parasit wurde frei und entwickelte sich weiter. Wurde ein encystiertes Distomum von parasitierenden Sporozoen, die nach GIARD (22) zu der Gattung *Glugea* gehören sollen, getötet, so löste sich eine solche Perle nicht auf. Nach DUBOIS (18) ist es also „der Parasit des Parasiten“, der bei *Mytilus* die Perlbildung verursacht.

JAMESON (20), der ebenfalls die Perlbildung bei *Mytilus edulis* untersuchte, stellt als Erreger ein Distomum, *Leucithodendrium somateriae*, fest, dessen Entwicklungsgang er beschrieb. Die Bildung des Perlsacks wird nach seinen Ausführungen (20, p. 280) „caused by the specific stimulation of the parasite“. Über die Ableitung der den Perlsack bildenden Zellen spricht er sich nicht entschieden aus. Er betont wohl an verschiedenen Stellen die große Übereinstimmung zwischen Perlsack und Außenepithel, doch lassen einige Sätze seiner Darstellung den Schluß zu, der dann auch von BOUTAN (24) und ebenso von HERDMAN u. HORNELL (27) gezogen worden ist, daß er den Perlsack aus Bindegewebszellen entstanden denkt. Nach einer brieflichen Mitteilung des Verfassers betrachtet er die den Perlsack bildenden Zellen als ectodermale, „I never had any doubt that they are epidermal, though I considered they arise without any obvious connection with the epidermal layer.“

BOUTAN (24) stellte die Hypothese auf, daß der Perlsack durch eine Einstülpung des Mantelaußenepithels in das Bindegewebe entstehe. Diese Einstülpung soll verursacht werden durch die im Mantelschalenraum befindlichen Parasiten, die sich an den Mantel legen. Der Reiz des Fremdkörpers soll an dieser Stelle eine verstärkte Perlmutterabscheidung bewirken und dadurch die Bildung einer Perle einleiten. In 4 schematischen Bildern zeigt BOUTAN das Hineinsinken des Perlsacks ins Bindegewebe, das bis zur völligen Isolierung vom Außenepithel führt.

HERDMAN u. HORNELL (27) beschrieben als Ursache der Perlbildung bei *Margaritifera vulgaris* die Larve eines Cestoden, *Tetrarhynchus unionifactor*. Sie unterscheiden eine direkte und eine indirekte Ableitung des Perlsacks vom Außenepithel des Mantels. Unter der ersteren verstehen sie eine Einstülpung des Außenepithels in das Bindegewebe „a pouching inwards of the ectoderm, the pouch being then cut off from the surface to form a closed sac“ (p. 24). Als indirekte Ableitung bezeichnen die Autoren das Einwandern isolierter Ectodermzellen in das Bindegewebe, einen Vorgang, der durch das Eindringen eines Parasiten veranlaßt werden kann. GIARD (22) bezeichnet dies als „processus coenogénétique de l'immigration de quelques cellules“, was nach seiner Angabe häufig bei Embryonalentwicklungen, Regenerationen und pathologischen Neubildungen vorkommt. Nach der Ansicht der beiden englischen Autoren vermehren sich die eingewanderten Ectodermzellen. Als Stütze ihrer Auffassung vom ectodermalen Ursprung des Perlsacks führen sie die Ähnlichkeit beider Epithelien an, die sich gleichartig färben. Ferner weisen die in den verschiedenen Mantelpartien gebildeten Perlen diejenigen Schalenschichten auf, die das benachbarte Ectoderm produziert. Doch geben die beiden Autoren zu, es spräche sehr gegen ihre Hypothese, daß keiner der Forscher, die sich in letzter Zeit mit diesem Problem beschäftigt haben, eine Einstülpung oder Einwanderung nachweisen konnte. Allerdings wollen sie in der schmalen Zone zwischen Perlsack und Außenepithel Zellen erkannt haben, die nach Gestalt und Färbung den Ectodermzellen gleichen und von denen einige in Teilung begriffen waren.

Zugunsten der Entstehung des Perlsacks aus dem Bindegewebe läßt sich die Lage der Perle innerhalb des Mesoderms anführen, ferner die bisherige Unmöglichkeit einer anderen Ableitung als derjenigen aus der Umgebung, „in the present state of opinion amongst pathologists no one is likely to deny that indifferent mesodermal cells might become aggregated around a foreign body to produce an epithelial sac“ (p. 26). Doch ist nicht zu erklären, wie ein so entstandener Perlsack die Fähigkeit besitzen soll, die verschiedenen Schalenschichten zu secernieren. Eine weitere Schwierigkeit in der Annahme dieser Hypothese liegt darin, daß bei *Margaritifera vulgaris* von vielen in Bindegewebslamellen eingeschlossenen Parasiten nur wenige zu Perlkernen werden. Man sollte annehmen, daß bei mesodermaler Herkunft des Perlsacks alle encystierten Parasiten mit einem solchen umgeben werden müßten. „In conclusion, then, we still adhere to the view that in cyst-pearls containing an organic nucleus the pearl-secreting epithelium is of ectodermal origin“ (p. 26).

Eine ganz andere Art der Entstehung als den Mantelperlen schreiben

HERDMAN u. HORNELL den sogenannten Muskelperlen zu. Diese sollen sich um kleine Kalkkörperchen, *calcospherules*, bilden, die im Gewebe der Muschel vorkommen. Da sie meist nahe am Außenepithel oder an der Oberfläche des Muskels liegen, müßte zur Bildung ihres Perlsacks eine Einwanderung ectodermaler Zellen angenommen werden.

SEURAT (28) beschreibt für die in Polynesien vorkommende Seeperlmuschel, *Margaritifera vulgaris* var. *cumingi* REEVE, einen Cestoden, *Tylocephalum*, als Erreger der Perlbildung. Der ganze Körper der Muschel ist mit den Larven dieses Parasiten durchsetzt, die in den vom Wirtstier gebildeten Cysten ruhen. Man findet die Perlen vorzüglich in der dorsallateralen Körperregion. Für die an denselben Standorten vorkommende *Margaritifera panasesae* nimmt SEURAT einen anderen Parasiten als Ursache der Perlbildung an. Nach seinen Angaben befällt *Tylocephalum* diese Muschel nicht.

## 2. Der Bau der Schale.

v. HESSLING (8, p. 290) definiert die Perlen folgendermaßen: „Perlen sind in Kugelgestalt umgewandelte Schalen; sie teilen mit ihnen alle histologischen, physikalischen und chemischen Eigenschaften, so weit letztere nicht der runden Form allein angehören, und erleiden mit ihnen in allen ihren verschiedenen Bildungsstadien gleiche Schicksale.“

Man kann sagen, daß dieser Satz in den nachfolgenden Untersuchungen der Hauptsache nach eine Bestätigung erfährt. Schon aus diesem Grunde ist es nötig, auf den Bau der *Margaritana*-Schale näher einzugehen.

### a) Die äußeren Gestaltverhältnisse der Schale.

Die Schale der jungen Muschel ist dunkelgelb gefärbt, später wird sie hellbraun, dann dunkelbraun und endlich schwarz. Muscheln mittlerer Größe, also Tiere von 5–6 cm Länge, sind in der Regel am vorderen und hinteren Ende dunkelbraun, in der Mitte hellbraun gefärbt. Muscheln von 8–9 cm Länge besitzen gewöhnlich eine gleichmäßig dunkelbraune Schale, während sie bei den ältesten Tieren, die in der Lohr und der Ruwer eine Länge von etwa 12 cm erreichen, meist schwarz ist.

Bei jungen und auch noch bei mittelgroßen Muscheln ist die Schale in der Regel unverletzt; bei älteren Tieren sind meist beide Schalenwirbel erodiert. v. HESSLING (8) gibt auf tab. 1 drei Bilder von *Margaritana*-Schalen, an denen die Folgen der Erosion deutlich sichtbar sind. Große Flächen sind des schützenden Periostracums

beraubt und die darunter liegenden kalkreichen Prismen- und Perlmutterschichten aufgelöst. An einigen Stellen sieht man die weißen Bruchränder dieser Schichten. Bei alten Muscheln greift die Erosion außer an den Wirbeln auch noch an anderen Teilen der Schalenaußenfläche an; sie kann soweit fortschreiten, daß die anfangs sehr kompakte Schale an manchen Stellen durchscheinend wird, so daß ein solches Gehäuse ziemlich brüchig wird.

Die Flußperlmuschel besitzt eine nierenförmige Gestalt; die schwache Einbuchtung des mittleren Schalenrandes ist charakteristisch für sie; die Breite der Schale beträgt ungefähr die Hälfte ihrer Länge. Dieses Verhältnis zwischen Länge und Breite ist schon bei jungen Tieren von etwa 2 cm Länge vorhanden und bleibt in allen Wachstumsperioden konstant.

Die Schale ist mit den Weichteilen des Tieres durch eine Anzahl Muskeln und außerdem durch eine in der äußeren Mantelfalte gebildete Periostracumlamelle, die Epicuticula, verbunden. Die umfangreichsten Muskeln sind der vordere und hintere Schließmuskel, neben denen je ein Retractor des Fußes liegt. Die Muskulatur des Mantelrandes setzt längs der sog. Mantellinie an die Schale an. Die Mantelflächen sind an verschiedenen Stellen mittels kleiner Haftmuskeln an der Schale befestigt. In der Schloßgegend ist das Tier durch einen kleinen Muskel von länglichem Querschnitt mit der Schale verwachsen. Zwischen dem Wirbel und dem vorderen Schließmuskel treten noch ein oder zwei kleinere Körperhaftmuskeln an die Schale.

Nach Entfernung der Weichteile erblickt man die Innenfläche der Schale mit ihrer mannigfachen Färbung, wie sie in Fig. 20, Taf. 18 von einer älteren Muschel abgebildet ist. Der nach rechts gelegene vordere Schalenrand ist hier wie bei den meisten älteren Muscheln weiß. Ein großer Teil der Innenfläche wie auch der hintere Schalenrand werden von grünlich-gelben bis dunkelbraunen Flecken bedeckt, die v. HESSLING (8) als „Ölflecken“ bezeichnet. Sie sind regellos über die Schale verteilt; bald bedecken sie flächenhaft große Teile der Schaleninnenseite, bald treten sie als rundliche isoliert liegende Komplexe auf. Oft sind die Partien am Schloß der Muschel sehr dunkel gefärbt; die dunkle Färbung erstreckt sich mitunter bis zur Mitte der Schale und darüber hinaus bis zur Mantellinie, die niemals von einem solchen „Ölflecken“ überschritten wird. Andererseits reichen „Ölflecken“, die auf dem Schalenrande liegen, auch nur bis an die Mantellinie, ohne sie je zu überschreiten (Fig. A). Manch-

mal zeigen die „Ölflecken“ (*oe*) eine bandförmige Anordnung, wie sie besonders typisch in Fig. A auf der linken Schalenhälfte zu sehen ist. In solchen Fällen erscheint das äußerste Band meist grünlich-

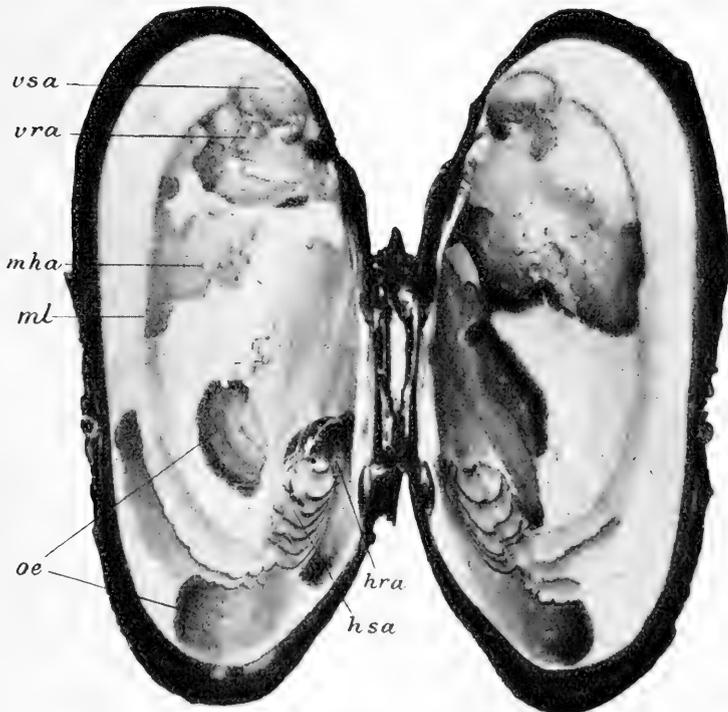


Fig. A.

Innenfläche der Schale von *Margaritana margaritifera*.<sup>1)</sup>

braun, während bei den folgenden Bändern die Färbung nach innen zu heller wird.

Bei jüngeren Muscheln ist die Innenfläche der Schale wesentlich anders gefärbt; es fehlen in ihr die weißen Flächen, wie sie z. B. der vordere Schalenrand älterer Schalen darbietet. Meist erscheint sie blaßrot mit lebhaftem Perlmutterglanz; die „Ölflecken“ fehlen noch oder treten nur als dünne Schichten auf, die das Farbenspiel der Innenseite noch verstärken.

Neben den „Ölflecken“ fallen in der Schalenfläche die Muskel-

<sup>1)</sup> Die Erklärung der Buchstaben findet sich auf S. 365.

ansatzstellen als scharf umrissene Komplexe auf. Die Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels (*hsa*) wird deutlich gekennzeichnet durch einige dunkelbraune Querbänder, die bei einem Teil der Schalen in der Mitte eine den ganzen Muskelansatz der Länge nach durchlaufende Verwerfung zeigen. Die oval geformte Muskelhaftstelle hebt sich von ihrer Umgebung noch dadurch ab, daß diese in der Regel sehr dunkel gefärbt ist, während sie selbst bis auf die braunen Querbänder sehr hell erscheint. Bei älteren Muscheln ist sie, besonders nach dem Umbo zu, wallartig umrandet. Dicht neben ihr liegt der Eindruck des hinteren Fußretractors in Form eines Dreiecks. Er ist besonders deutlich in Fig. 20, Taf. 18 zu sehen; in Fig. A ist er durch „Ölflecken“ fast verdeckt. Er zeigt wie der Schließmuskeldruck dunkle Querbänder und in alten Schalen die wallartige Umrandung.

Die Ansatzstelle des vorderen Schließmuskels (*vsa*) zeigt ganz andere Verhältnisse; sie liegt dicht unterhalb des Schloßzahnes und ist in ihrem inneren Teile tief in die Schale versenkt. Dieser innere Teil ist rauh und mit vielen Vertiefungen und Leisten übersät. Die äußere Hälfte der Ansatzstelle ist glatt und zeigt die gleichen Erscheinungen wie der hintere Schließmuskel. Bei jüngeren Muscheln geht sie hier ohne erkennbare Grenzlinie in den Schalenrand über; ältere Muscheln lassen eine wallartige Umrandung des Muskeleindrucks erkennen, die hier weit stärker ausgebildet ist als am hinteren Schließmuskeleindruck. Die wallartige Einschließung der Muskelhaftstellen entsteht, wie sich besonders am Eindruck des vorderen Schalenschließmuskels erkennen läßt, durch das längere Verweilen der Muskeln an derselben Schalenstelle. Wenn auch die Schalensubstanz an diesen Stellen zunimmt, so geschieht dies doch in sehr viel langsamerem Tempo als in den benachbarten Bezirken, die vom Außenepithel des Mantels secerniert werden. Da nun der vordere Schließmuskel nur in sehr geringem Maße wandert, so tritt hier die Umwallung schon früh auf, weit früher als am hinteren Schließmuskel, wo sie erst an älteren Schalen erkennbar ist und zwar nur, wie schon oben erwähnt, an dem dem Umbo zugewandten Rande. Der entgegengesetzte Rand dieses Muskeleindrucks geht in den Schalenrand über; hier findet selbst bei alten Tieren eine fortwährende Zunahme des Schließmuskelumfanges statt.

Neben dem vorderen Schließmuskel haftet der vordere Retractor des Fußes (*vra*) an der Schale. Der Eindruck dieses Muskels besitzt meist eine glatte Oberfläche mit den braunen Querbändern. An

dieser Muskelhaftstelle ist das Überwachsen eines Muskelansatzes mit Schalensubstanz deutlich zu erkennen. Um ein allerdings etwas mächtiges Bild zu gebrauchen, das aber den Vorzug besitzt, den Eindruck am besten wiederzugeben, möchte man sagen: Wie ein vorrückender Gletscher schiebt sich ein hoher Wall von Perlmuttersubstanz über die Ansatzstelle des Muskels, der nach dem Schalenrande hin wandert.

Ein typisches Bild für das Wandern der Muskeln liefern die Ansatzstellen der Mantelhaftmuskeln (*mla*), die besonders bei der Anwesenheit von „Ölflecken“ an den betreffenden Schalenstellen deutlich hervortreten, wie dies in Fig. A auf der rechten Schalenhälfte der Fall ist. Schon hier läßt sich die Richtung erkennen, in der die Haftmuskeln wandern; denn alle diese Eindrücke zeigen nach dem Schalenumbo. In günstigen Fällen sieht man 6—8 Haftstellen eines solchen Muskels, die sich teilweise verdecken und die in einer Richtung liegen, die vom Umbo schräg nach hinten gegen die Mantellinie läuft.

Die Mantellinie (*ml*) tritt in älteren Muscheln recht prägnant hervor; sie verläuft parallel dem äußeren Schalenrande zwischen den Haftstellen der beiden Schließmuskeln. Sie ist, wie schon oben erwähnt, dadurch deutlich sichtbar gemacht, daß an ihr die „Ölflecken“ abbrechen (Fig. A). Ein breites Band welliger und zackiger Linien bezeichnet in älteren Muscheln das Vorrücken der Mantellinie (Fig. X). An jüngeren Schalen läßt sich die Mantellinie nicht feststellen; dort fehlt auch der den älteren Schalen eigentümliche wulstige Schalenrand.

## b) Die innere Struktur der Schale.

Die Schale der Flußperlmuschel besteht aus den drei bekannten Schichten: Periostracum, Prismenschicht und Perlmutter-schicht. Zu diesen tritt noch eine vierte Schichtart hinzu, die besonders an den Ansatzstellen der Schließmuskeln ausgebildet ist, aber auch an anderen Stellen der Schale vorkommt. v. NATHUSIUS-Königsborn (11) bezeichnet sie als durchsichtige oder prismatische Perlmutter-schicht; TULLBERG (12) gibt ihr den indifferenten Namen „helle Schicht“; F. MÜLLER (13) nennt sie Stäbchenschicht. Wie EHRENBAUM (14) und LIST (18a) schließe ich mich in ihrer Bezeichnung ebenfalls TULLBERG an; denn der von diesem Autor gewählte Ausdruck gibt den Eindruck, den diese Schalenschicht hervorruft, wieder, läßt aber im

übrigen ihre etwaige Zugehörigkeit zu einer der drei anderen Schalenschichten undiskutiert.

Periostracum, Prismenschicht und Perlmuttertschicht sind je nach dem Alter der Muschel in verschiedenen Verhältnissen am Aufbau ihrer Schale beteiligt. Bei jungen Tieren ist die Perlmuttertschicht sehr dünn; Periostracum und Prismenschicht nehmen den größten Teil des Schalenquerschnitts ein. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei der ausgewachsenen Muschel, deren Perlmuttertschicht viel mächtiger ist als die beiden anderen Schalenschichten (Fig. B). Nimmt man die Dicke des Periostracums in der Mitte der Schale zu einem Teile an, so kommen auf die Prismenschicht vier Teile und auf die Perlmuttertschicht acht Teile. Wie aus Fig. B hervorgeht, verschiebt sich dieses Verhältnis nach dem Schloß zu wesentlich zugunsten der Perlmuttertschicht, die hier die Prismenschicht 7—8 mal an Stärke übertrifft; nach dem Schalenrande zu wird sie schwächer, so daß sie an der Mantellinie ebenso dick ist wie die Prismenschicht. Im Schalenrande nimmt sie an Mächtigkeit wieder bedeutend zu. Hier zeigen auch Periostracum und Prismenschichten eine starke Entwicklung. In Fig. C ist ein Querschliff durch den Rand einer älteren Schale dargestellt; die im Dünnschliff gelbbraunen, glänzenden Periostracumlamellen (vgl. Taf. 17 Fig. 1—6) sind in der Zeichnung schwarz wiedergegeben. Die Prismenschichten sind etwas schematisiert, ebenso die Perlmuttertschichten, deren Lamellenzahl sich auch nicht im entferntesten durch die Zeichnung wiedergeben läßt. Die am äußeren Schalenrande sich häufenden Periostlamellen legen sich zu breiten Bändern zusammen, die sich nach dem Inneren der Schale aufspalten und dünne Prismenschichten beiderseitig begrenzen. Sie streichen weit in die Prismenschichten hinein, hören aber in der Regel vor der Grenzlinie zwischen Perlmuttertschicht und Prismenschicht auf.

An isolierten Prismen von *Margaritana* lassen sich diese hineinstreichenden Periostracumlamellen deutlich erkennen (Fig. D). Die Prismen haben an denjenigen Stellen, wo jene sie berühren, eine schwache Einschnürung. Die Lamelle überzieht die ganze Breite eines Prismas; es ließ sich nicht entscheiden, ob sie sich nur ringförmig um eine Einschnürung des Prismas legt oder ob sie als kompakte Scheibe das Prisma abschneidet. Vermutlich kommen beide Fälle vor und verteilen sich dann so, daß dort, wo die Periostracumlamelle von einiger Mächtigkeit (*ipe*) ist, sie die Prismen unterbricht, während sie da, wo sie sehr zart erscheint, von den

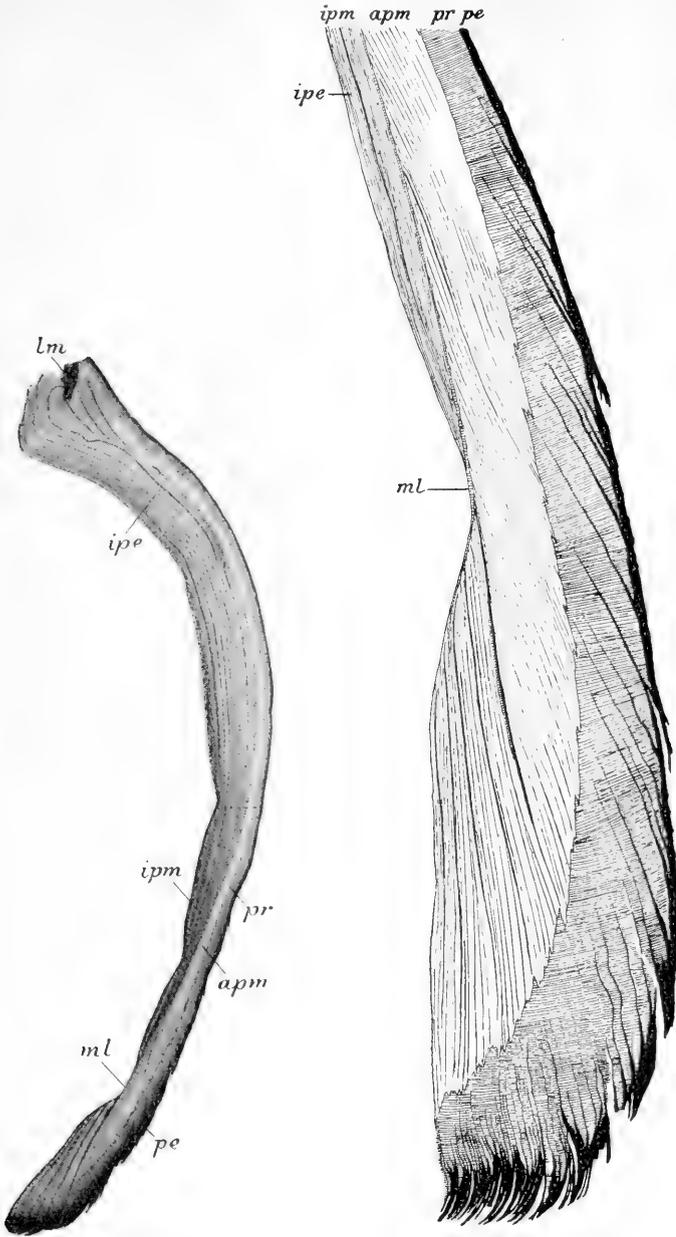


Fig. B.

Fig. C.

Fig. B. Querschliff durch die Schale einer ausgewachsenen Flußperlmuschel. 2 : 1  
Fig. C. Schliff durch den Schalenrand. 6 : 1.

Prismen durchsetzt wird. Der erste Fall ist aus Fig. D zu erkennen, wo eine kräftige Periostracumlamelle Prismen abbricht, ohne daß diese sich auf der anderen Seite des Bandes fortsetzen. Vielleicht stellen die dünneren Periostracumlamellen, die in Fig. D in den einzelnen Prismen auftreten, den zweiten Fall dar, für den auch noch der Umstand spricht, daß auf einem Schliff (Fig. C) die Periostracumlamellen in der Nähe der Perlmutter-schicht, wo sie sehr zart sind, nur gebrochen erscheinen. Bei starker Vergrößerung zeigen sich dort in den Einschnürungen der Prismen knotenartige Anhäufungen von Periostracumsubstanz, während sie auf der Prismen-

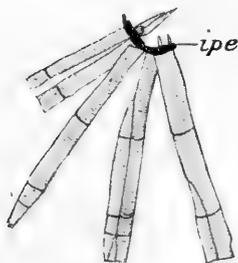


Fig. D.

Fig. D. Isolierte Prismen aus dem Schalenrande von *Margaritana margaritifera*. 80:1.

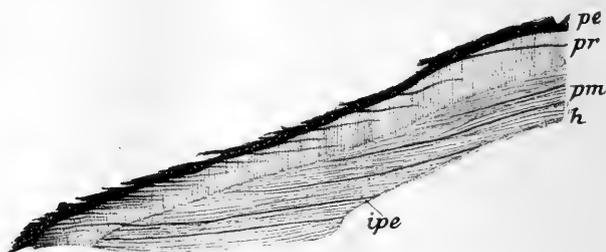


Fig. E.

Fig. E. Schliff durch einen Schalenrand mit durchstreichender Periostracumlamelle (ipe). 6:1.

fläche fehlt. RÖMER (23, p. 460) stellt solche „Knoten“, die sich „bisweilen reihenweise quer durch die ganze Prismenschicht ziehen“ ebenfalls fest, ohne ihr Auftreten zu erklären. Die Isolierung der Prismen geschah in der Weise, daß ein kleines Stück vom Schalenrande 24 Stunden in konzentrierte Kalilauge gelegt wurde, worauf die Prismen durch mechanisches Zerstoßen aus ihrem Verbande losgelöst wurden.

Es kommt vor, daß die vom Schalenrande herstreichenden Periostracumlamellen durch die Prismenschicht ziehen und auch die Grenzlinie gegen die Perlmutter-schicht überschreiten. TULLBERG (12, p. 35) teilt einen derartigen Fall mit und knüpft daran die Bemerkung: „es ist keinem Zweifel unterworfen, daß die dunklen Schichten darin (in den Perlmutter-schichten) Bildungen desselben Stoffes und derselben Art sind wie die Schichten des Periostracums.“ Ich habe des öfteren solche bis in die Perlmutter-schicht reichenden Periostracumlamellen gefunden. In einem Falle (Fig. E) ließ sich

eine solche Lamelle vom Schalenrande bis an den Eindruck des hinteren Schließmuskels verfolgen. Von zwei dicht nebeneinander geführten Schliften, von denen der eine entkalkt wurde, zeigte letzterer die durchgehende Periostracumlamelle. In dem anderen Schliff war ihre Verbindung mit dem Schalenrande nicht vollständig. Um die richtigen Lagenverhältnisse, die durch das Entkalken gestört waren, zeigen zu können, habe ich die durchgehende Periostracumlamelle in den nicht entkalkten Schliff eingezeichnet.

Die starke Häufung von Periostracumlamellen am Schalenrande (Fig. C) rührt daher, daß das Längenwachstum der Schale bei älteren Tieren nur noch gering ist. Weiter vom Rande entfernt bilden sie, in geringerer Zahl vorhanden, eine schützende Deckschicht der Schale, die v. HESSLING (8) als Schalenepidermis bezeichnet. Auch hier sieht man, allerdings in größeren Abständen als am Schalenrande, die Periostracumlamellen in die Prismenschichten einbiegen und darin endigen.

Das die Schale bedeckende Periostracum wird in der äußeren Mantelfalte in Form einer feinen Membran ausgeschieden, die als Epicuticula bezeichnet wird. Diese zieht um den Außenrand der Schale, um sich als schützende Decke auf deren Oberfläche zu legen. Die Entstehung der zwischen den einzelnen Membranen liegenden Prismenschichten ist bis jetzt noch unbekannt. Was nun die oben erwähnten bis in die Prismenschicht reichenden Periostracumlamellen anbetrifft, so wird kaum anzunehmen sein, daß diese ihrer ganzen Erstreckung nach von der Mantelfalte produziert worden sind. Vielmehr dürfte für denjenigen Teil, der innerhalb der Perlmutter-schichten liegt, ein anderer Bildungsmodus in Betracht kommen, von dem weiter unten die Rede sein wird.

Die Prismenschicht besteht aus teils prismen-, teils kegelförmigen Gebilden (Fig. D), die von einer Hülle aus Periostracumsubstanz umgeben sind, wie sich auf entkalkten Schliften und Schnitten feststellen läßt. Es werden am Periostracum viel mehr Prismen angelegt, als zur Ausbildung kommen; man sieht hier eine große Anzahl kleiner, kegelförmiger Gebilde von geringer Länge (Fig. D), während an der Grenzlinie der Perlmutter-schicht nur relativ wenige Prismen zu zählen sind. Die Prismen zeigen eine zarte lamelläre Querstreifung, die an den isolierten Prismen (Fig. D) zu erkennen ist und die auch nach der Entkalkung der Prismen deutlich sichtbar bleibt. v. NATHUSIUS-Königsborn (11) brauchte zuerst den treffenden Vergleich der Prismen mit Geldrollen. An der Grenzlinie zwischen

Prismen- und Perlmutterstreichung geht scheinbar die Geldrollenstreichung in die Perlmutterlamellen über, die mit ihnen gleiche Streichungsrichtung zeigen. Es ist jedoch bei der außerordentlichen Feinheit der Perlmutterlamellen, deren Bänder sich selbst mit den stärksten Vergrößerungen nicht in einzelne Lamellen auflösen lassen, unmöglich, deren Verlauf zu beobachten. Fig. F gibt einen Ausschnitt aus der Grenze der beiden Schalenschichten; sie zeigt anschaulich das Ineinandergreifen beider Schichtarten. Der eben erwähnten Ansicht, daß die Geldrollenstreichung vielleicht eine Fortsetzung der Perlmutterlamellen sei, widerspricht das Bild, das die

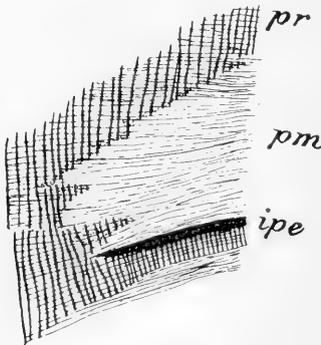


Fig. F.

Abschnitt der Grenzlinie zwischen der Prismenschicht (*pr*) und der äußeren Perlmutterstreichung (*pm*).

18:1.

isolierten Prismen (Fig. D) darbieten. Es müßte sich dann an irgendeiner Stelle statt der senkrechten Aufspaltung eine wagerechte ergeben, die eine Reihe von Prismen vereinigte; eine solche ist jedoch nirgends festzustellen. Da die Geldrollenstreichung auch nach dem Entkalken noch sichtbar bleibt, so haben wir es bei ihr wahrscheinlich mit einer Differenzierung der Prismenwandung zu tun.

Wie aus den Figg. B und C ersichtlich ist, liegt die Prismenschicht am Schalenrande frei. Dieser freiliegende Saum ist auf der Innenfläche der Schale an seiner dunklen Färbung zu erkennen; er zieht als eine etwa 1—2 mm breite Zone am Rande der Schale zwischen Perlmutterstreichung und Periostracum entlang. In Fig. 20, Taf. 18 ist er am vorderen Schalenrande gut zu unterscheiden; nach der Mitte der Schale hin nimmt er an Breite zu und erreicht seine größte Ausdehnung am hinteren Schalenrande, wo er 3—4 mm breit wird. In jüngeren Schalen ist der Prismensaum beträchtlich breiter; dort umgibt er als ein 5—7 mm breites, dunkles Band den ganzen

äußeren Schalenrand zwischen den beiden Schließmuskelhafthstellen. Bricht man einen Schalenrand quer durch, so erkennt man deutlich die Lagen- und Farbenverhältnisse der einzelnen Schichten. Neben der weißen Bruchfläche der Perlmuttertschicht liegt die gelbliche der Prismenschicht, während die des Periostracums dunkelbraun erscheint. Die gelbe Farbe der Prismenschicht ist wohl auf ihren Gehalt an Periostracumsubstanz zurückzuführen, die zur Umhüllung der Prismen dient.

Bis auf den schmalen Prismensaum am Rande wird die ganze Innenfläche der Schale von einer Perlmuttertschicht von wechselnder Mächtigkeit gebildet. Wie Fig. B und C erkennen lassen, wird sie in eine äußere (*apm*) und eine innere Perlmuttertschicht (*ipm*) geschieden. Die Grenzlinie zwischen beiden wird durch eine schmale Zone aus heller Schicht gebildet, die sich von der Mantellinie (*ml*) her mit abnehmender Stärke gegen das Schloß hinzieht. Da diese helle Schicht den Weg der Mantellinie während des Schalenwachstums bezeichnet, so muß die äußere Perlmuttertschicht vom Mantelrande gebildet sein. Sie erscheint im Schliiff viel heller als die innere (Fig. B u. C) und zeigt mit Periostracum und Prismenschicht die gleiche Streichungsrichtung. Periostracumlamellen, die von außen her durch die Prismenschicht in die äußere Perlmuttertschicht hineinziehen, lassen sich manchmal bis an die helle Schicht verfolgen, wo sie unvermittelt abbrechen. Ebenso endigen hier auch diejenigen dunklen Schichten innerhalb der äußeren Perlmuttertschicht, die nicht bis in die Prismenschicht reichen. Es findet nirgends ein Überschreiten der hellen Schichtzone durch eine Periostracumlamelle statt; erstere bildet vielmehr überall eine scharfe Grenzlinie zwischen den beiden Perlmuttertschichten. Dieser Umstand erklärt auch das unvermittelte Aufhören der „Ölflecken“ an der Mantellinie, wie es in Fig. A an mehreren Stellen sichtbar wird.

Die innere Perlmuttertschicht ist nicht so homogen wie die äußere; es wechseln in ihr scheinbar dickere und dünnere Lamellen miteinander ab. Ob nun hier in der Tat verschieden dicke Perlmutterlamellen abgelagert werden oder ob sie an einzelnen Stellen dichter, an anderen weniger dicht gelagert sind, läßt sich nicht entscheiden. Aus ähnlichen Verhältnissen, die in den Perlen vorkommen und weiter unten zur Besprechung kommen sollen, läßt sich schließen, daß eine verschieden dichte Lagerung gleichstarker Lamellen vorliegt. Im Gegensatz zu den Lagen der äußeren Perlmuttertschicht

streichen die der inneren parallel der Schalenoberfläche. Ebenso wie dort kommen auch hier die TULLBERG'schen „dunklen Schichten vor; nur fehlt infolge der hellen Schichtzone der Zusammenhang dieser dunklen Schichten mit dem äusseren Periostracum der Schale“. TULLBERG (12, p. 35) bezeichnet die Prismenschicht als äußere, die Perlmutterschicht als innere Substanz. „Es ist höchst eigenthümlich zu finden, daß diese dunklen Schichten in der inneren Substanz immer von einer dünnen prismatischen Schicht unterlagert sind, die der äusseren Substanz ganz ähnlich ist; gleichwie die Wände der Prismen in der äusseren Substanz unmittelbar in das Periostracum übergehen, ebenso gehen hier die Wände der Prismen in die dunkle Schicht über. Dadurch wird es klar, daß dieselben Teile des Mantels der *Margaritana* während einer gewissen Zeit eine periostracumähnliche Schicht, während einer anderen Zeit äussere und während wieder einer anderen innere Substanz absondern können, ein Umstand, der in hohem Grade dafür spricht, daß alle von freien Zellen abgesonderten Substanzen in der Schale sich hauptsächlich durch ihren ungleichen Kalkgehalt von einander unterscheiden.“

Die Behauptung TULLBERG's über das Vorkommen von dünnen Prismenschichten innerhalb der inneren Perlmutterschicht ist dahin einzuschränken, daß sie nicht immer vorhanden sind, wenn dunkle Schichten vorkommen. Allerdings ist es in der Regel der Fall, doch kommen manchmal dunkle Schichten vor, die keine Andeutung von Prismenschichten aufweisen. Wo sich Prismenschichten an die dunklen Schichten ansetzen, geschieht es in wechselnder Mächtigkeit. Auf Schliffen läßt sich ihre vollkommene Übereinstimmung mit den äußeren Prismenschichten konstatieren; auch bei ihnen ist die charakteristische Geldrollenstreifung vorhanden. Die an die dunklen Schichten in der äußeren Perlmutterschicht ansetzenden Prismenschichten gehen manchmal in die äußere Prismenschicht über (Fig. F). Die in Fig. E dargestellte Periostracumlamelle ist in ihrer ganzen Erstreckung von einer dünnen Prismenschicht unterlagert. Auf Grund dieser Erscheinungen nahm TULLBERG an, daß das Außenepithel des Mantels imstande sei, überall die drei Schalenschichten zu produzieren.

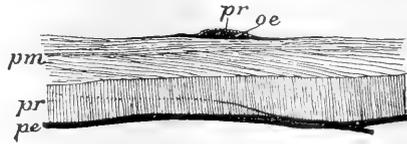
Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme liefern die „Ölflecken“, die sich auf Schliffen als dünne, der Innenfläche der Schale aufgelagerte Periostracumlamellen ausweisen. Ein Schliff durch einen kreisrunden „Ölfleck“ von etwa  $\frac{1}{2}$  cm Durchmesser, der am Rande grünlich-gelb, in der Mitte dunkelbraun erschien, läßt charakteristische Periostracumlamellen erkennen (Fig. G). Die

dunklere Farbe des Zentrums erklärt sich durch die Dicke der aufgelagerten Periostracumschicht; auf dieser sieht man deutlich die Ansätze einer Prismenschicht (*pr*). Mit fortschreitendem Wachstum

Fig. G.

Schliff durch einen Ölfleck (*oe*).

8 : 1.



der Schale werden die „Ölflecken“ mit Perlmutterlamellen zugedeckt; sie müssen also auch im Inneren der Schale vorhanden sein. Sie entsprechen dort den dunklen Schichten TULLBERG'S; Fig. H gibt

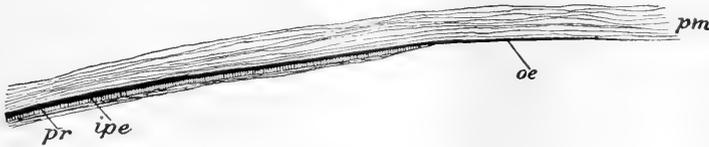


Fig. H.

Schliff durch einen Ölfleck, der sich in das Innere der Schale fortsetzt (*ipe*). 14 : 1.

das Bild eines Schliffs durch einen teilweise verdeckten „Ölfleck“, dessen Rand noch frei lag. Eine dünne Periostracumlamelle (*oe*), die der Innenfläche der Schale aufliegt, wird in ihrem weiteren Verlaufe von Perlmutterlamellen zugedeckt (*ipe*) und zeigt im Inneren der Schale Ansätze von Prismenschicht.

Eine den „Ölflecken“ nahe verwandte Erscheinung läßt diese Verhältnisse noch deutlicher erkennen. Mehrere Male fanden sich auf dem von dem Schloßzahn zum Schalenrande ziehenden Schalenwulst dunkelbraune bis schwarze Flecken. In einem Falle wurde ein

Fig. J.

Schliff durch eine Anhäufung von Periostracumsubstanz. 6 : 1.



solcher Flecken, der sich halbkugelförmig emporwölbte, in der Mitte des Schalenrandes an der Mantellinie gefunden. Wie ein Schliff (Fig. J) durch diese Schalenpartie zeigt, haben wir es mit einer

starken Anhäufung von Periostracumsubstanz zu tun, die von dünnen Prismenschichten unterbrochen ist. Die ganze Masse der hier lagernden Periostracumsubstanz muß lokal gebildet, d. h. von dem anliegenden Teile des Mantels abgeschieden worden sein, denn es liegt nirgends eine Andeutung vor, daß sie etwa vom äußeren Schalenrande hierher transportiert sein könnte.

Um experimentell den exakten Nachweis zu liefern, daß das gesamte Außenepithel des Mantels imstande ist, die sämtlichen Schalenschichten zu produzieren, unternahm ich (30) im Sommer 1910 einige Regenerationsversuche an Schalen von *Margaritana*; die Ergebnisse sollen hier kurz mitgeteilt werden. Unterhalb einer Schalenverletzung bildete der Mantel im Verlauf einiger Monate ein braunes Häutchen, das die Öffnung verschloß. In Fig. K ist eins der Re-

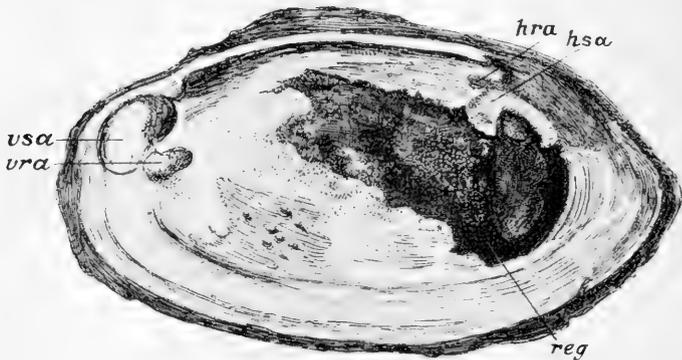


Fig. K.

Schalenregenerat von *Margaritana*. Etw. verkl.

generate (*reg*) abgebildet; es ist bedeutend größer als die in der rechten Hälfte der Schale unter dem Schließmuskelansatz gelegene Öffnung. Der große, dunkle Komplex, der sich von der rechten Schalen- seite bis über die Mitte der Innenfläche erstreckt, stellt eine von dem darunter befindlichen Mantelepithel secernierte Periostracumlamelle dar, die den Zweck hat, den Schalendefekt zu verschließen. Sie erstreckt sich auch über einen Teil der Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels (*hsa*) und ist nur da unvollständig geblieben, wo der darunter liegende Teil des Schließmuskels verletzt war. In Fig. L sind die Ansatzstellen des Regenerats an die Innenfläche der Schale im Schriff wiedergegeben. Wie bei den „Ölflecken“ so liegt auch hier eine Periostracumlamelle (*reg*) der Schale dicht an, um sich nicht weit vom Rande der Öffnung

von der Schale abzuheben, um die Öffnung zu überziehen. In der Zeichnung ist diese Partie des Regenerats, die sich wegen ihrer leichten Zerreißbarkeit nicht schleifen ließ, durch eine punktierte Linie angedeutet. Auf der Innenseite des Regenerats lagern große



Fig. L.

Schliff durch die Ansatzstellen des Schalenregenerats. 4 : 1.

Mengen weißer Kalkkörperchen, die bei mikroskopischer Betrachtung radiäre Streifung und konzentrische Schichtung erkennen lassen. VILLEPOIX (15) bezeichnet diese Körperchen als „cristallisations calcaires“; er fand sie an Schalenregeneraten von *Anodonta* und bezeichnet sie als den Anfang der Prismenschicht. Es lassen sich in der Tat bei *Margaritana* alle Übergänge von den freiliegenden, runden Kalkgebilden bis zu der polygonalen Felderung feststellen, die für das Flächenbild der Prismenschicht charakteristisch ist. Fig. M und N stellen verschiedene Teile desselben dar; Fig. O zeigt eine Partie eines anderen Regenerats. In Fig. M sieht man neben

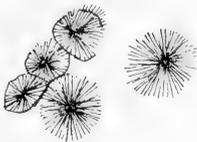


Fig. M.

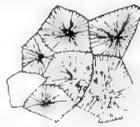


Fig. N.

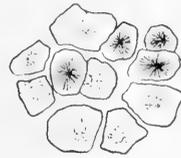


Fig. O.

Fig. M—O. Bildungsstadien der Prismenschicht auf einem Schalenregenerat.  
140 : 1.

einem freiliegenden, runden Kalkkörperchen mehrere, die zusammengedrängt erscheinen und deren Ränder an den Berührungstellen abgeflacht sind. In Fig. N ist die polygonale Felderung bereits fertig; in fast allen Feldern liegt ein braunes Zentralkörnchen; die von diesem ausgehende radiäre Strahlung reicht bis zum Rande des Feldes. In noch späteren Stadien (Fig. O) tritt die Strahlung immer weiter vom Feldrande zurück; um den Mittelpunkt ist sie am längsten deutlich sichtbar. Sie wird allmählich schwächer, bis sie endlich ganz unsichtbar wird.

Die Regenerate lagen an verschiedenen Stellen der Schale; keins von ihnen stand in Verbindung mit dem Mantelrande. Die zu ihrer Bildung nötige Periostracumsubstanz muß also von der benachbarten Mantelfläche geliefert worden sein, die ebenfalls die Anfänge der Prismenschicht auf den Regeneraten secernierte. Diese Tatsachen in Verbindung mit der Erscheinung, daß die „Ölflecken“ überall in der Schale vorkommen können, lassen erkennen, daß das Außenepithel des ganzen Mantels befähigt ist, sowohl Perlmuttersubstanz als auch Periostracum- und Prismenschicht zu produzieren.

Eine bemerkenswerte Erscheinung ist die Bildung des Regenerats im Bereiche der Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels. Soweit dieser verletzt war, ist das Regenerat, wie schon erwähnt, unvollständig geblieben. Dagegen ist rund um diese Öffnung das Regenerat vorhanden. Da es zwischen Muskel und Schale gebildet wurde, muß der Muskel einen epithelialen Überzug besitzen, der sich auch an Schnitten durch eine junge *Margaritana* von etwa 2 cm Länge feststellen ließ (Fig. P). Das Außenepithel des Mantels (*aep*), das

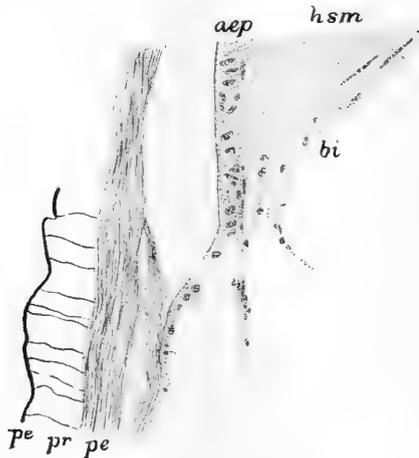


Fig. P.

Epithel an der Haftfläche eines Schließmuskels. 200:1.

nur eine kleine Strecke weit unverletzt erhalten ist, spaltet sich in der Mitte und haftet teils an der von ihm secernierten Perlmuttersubstanz (*pm*) der Schale, teils am Bindegewebe (*bi*) des Mantels. Der Schließmuskel ist von der Schale gelöst, eine Erscheinung, die

sich bei entkalkten Präparaten regelmäßig beobachten ließ. Der an die Schale herantretende Schließmuskel (*hsm*) enthält die typischen spindelförmigen Kerne. Der äußere Muskelsaum dagegen weist rundliche Kerne auf, die denen des Mantelepithels sehr ähnlich sind. Augenscheinlich setzt sich dieses am äußersten Muskelrande entlang fort und ist auch an anderen Stellen der Muskeloberfläche als typisches Epithel zu erkennen. LIST (18a) findet bei den Mytiliden ebenfalls das Mantelepithel an den Muskelansatzstellen.

Der vierte Schalenbestandteil, die helle Schicht, tritt vorzugsweise an den Muskelansatzstellen auf; je länger ein Muskel an derselben Stelle haftet, desto mächtiger ist sie entwickelt. Sie erreicht z. B. am Innenrande des hinteren Schließmuskelansatzes die Dicke des äußeren Periostracums; sie bedeckt dort als kontinuierliche Schicht die Schale mit einer 100—150  $\mu$  dicken Lage. In Fig. Q

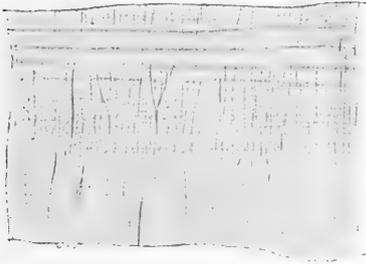


Fig. Q.

Fig. Q. Schliff durch die helle Schicht an der Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels. 210:1.



Fig. R.

Fig. R. Schliff durch die Haftstellen zweier Mantelhaftmuskeln. 14:1.

ist eine Partie der hellen Schicht von einem Schließmuskelansatz abgebildet. Man erkennt in ihr, wie auch LIST feststellte, eine faserige Querstreifung, die besonders bei starker Beleuchtung deutlich sichtbar wird. Bei schwacher Beleuchtung tritt eine zweite Struktur, die lamelläre Schichtung, hervor. Diese verläuft an den Schließmuskelhaftstellen fast parallel zu der angrenzenden Perlmutter-schichtung. Doch ist sie in ihrer Richtung von dieser vollkommen unabhängig. Das zeigt sich an der hellen Schichtzone, die von der Mantellinie aus die Schale durchsetzt. Dasselbe läßt sich auch an schmalen Bändern aus heller Schicht konstatieren, die den Weg der Mantelhaftmuskeln bezeichnen (Fig. R). Auch hier tritt wieder die helle Schicht (*h*) als Grenzlinie auf; dunkle Schichten brechen an ihr unvermittelt ab. Bei der

an den Schließmuskelhaftstellen vorkommenden hellen Schicht scheint sich die Lamellenstreifung in der Nähe der Perlmutter-schicht näher zusammenzudrängen, wie dies auch aus Fig. Q ersichtlich ist. Dadurch bekommt sie große Ähnlichkeit mit dieser Schichtart; jedoch läßt sich an Bruchstellen, die beim Schleifen entstehen, ihr prismatischer Charakter zweifellos feststellen. Man erkennt an einer solchen Stelle bei sehr starken Vergrößerungen deutlich die in verschiedener Höhe abgebrochenen Schichtsäulen. Ist hiermit auch ein wesentliches Merkmal gegeben, worin die helle Schicht mit der Prismenschicht übereinstimmt, so bestehen doch zwischen beiden so durchgreifende Unterschiede, die es hinreichend rechtfertigen, die helle Schicht als besondere vierte Schalenschicht zu bezeichnen. Eine weitere Stütze findet diese Auffassung in Verhältnissen bei der Perlbildung, die dort besprochen werden sollen.

Ein durchgreifender Unterschied zwischen Prismenschicht und heller Schicht besteht in ihrem Verhältnis zum Periostracum. Erstere ist von diesem in einem solchen Maße abhängig, daß sie auch als ein Teil desselben aufgefaßt wird. v. HESSLING (8) bezeichnet sie deshalb als Epidermissäulenschicht; „es ist demnach die Kalksäckchenschicht (Prismenschicht) ein Teil der auf eigentümliche Weise verkalkenden Epidermis“ (p. 261). Wo Prismenschicht auftritt, ist sie an das Vorkommen einer, wenn auch noch so dünnen, Periostracumlamelle gebunden, in die die Prismengrenz-wände übergehen. Die helle Schicht hingegen tritt vollkommen unabhängig vom Periostracum auf. Weitere, wenn auch nicht so wesentliche Unterschiede liegen in dem Bau ihrer Prismen. Diese sind in der Prismenschicht, auch wenn sie noch sehr dünn ist, viel kräftiger ausgebildet als in der hellen Schicht. In letzterer herrscht ferner im Gegensatz zur Prismenschicht die Kegelform vor.

Wie schon die verschiedenen Namen, die man ihr beilegte, anzeigen, herrschen über die Entstehung der hellen Schicht sehr verschiedene Auffassungen. TULLBERG (12) kann sich die feste Verbindung zwischen Muskel und Schale nur dadurch erklären, daß die äußeren Enden der an der Schale liegenden Zellen in diese übergehen und zwar in derselben Weise, „wie die chitinogenen Zellen unter dem Hummerpanzer direkt in diese übergehen.“ „Man dürfte völligen Grund haben, anzunehmen, daß die durchsichtige Substanz der Muskeleindrücke wirklich von den Epithelialzellen bei den Enden der Muskel gebildet wird. Es folgt dies schon daraus, daß sie nur an denjenigen Stellen vorkommt, wo Muskeln befestigt sind“ (p. 25).

TULLBERG's Auffassung muß dahin modifiziert werden, daß die helle Schicht hauptsächlich an den Muskelhaftstellen vorkommt; denn sie findet sich auch, wie weiter unten nachgewiesen werden soll, an anderen Stellen der Schale.

F. MÜLLER (13) hält die helle Schicht für ein organisches Gebilde; er bezeichnet sie als Stäbchenschicht und nimmt an, daß die Stäbchen durch Erhärtung von Muskelfaserenden entstanden sind. „Durch Isolierung einzelner Stäbchen konnte ich mich überzeugen, daß die Querstreifung nicht durch das Vorhandensein von Lamellen hervorgerufen wird, sondern daß sie lediglich darauf beruht, daß die Stäbchen aus zwei, das Licht verschieden brechenden und sich regelmäßig abwechselnden Substanzen zusammengesetzt sind, die in den einzelnen Stäbchen korrespondieren“ (p. 219). MÜLLER führte seine Untersuchungen an *Anodonta* aus, bei der die helle Schicht viel schwächer ausgebildet ist als bei *Margaritana*, im Bau aber völlig mit jener übereinstimmt. Um MÜLLER's Angaben zu prüfen, führte ich mehrere Querschliffe durch den hinteren Schließmuskelansatz mit anhaftendem Muskel aus, nachdem letzterer vorher in verdünnter Chromsäure gehärtet worden war. Die Präparate zeigten übereinstimmend eine scharfe Grenzlinie zwischen Muskel und heller Schicht; von einem Ineingreifen beider ließ sich nichts erkennen. Noch deutlicher trat die scharfe Scheidung in einem dünnen derartigen Querschliff hervor, der teilweise entkalkt worden war. Die doppelte Streifung der hellen Schicht ließ sich nach der Entkalkung nur noch bei sehr starker Vergrößerung erkennen und zwar nur da, wo sie durch die angrenzenden unentkalkten Schalenpartien in ihrer ursprünglichen Lage gehalten wurde. Wo dies nicht der Fall ist, schrumpft sie derart zusammen, daß sich keine Einzelheiten mehr unterscheiden lassen. Demnach scheint die helle Schicht zum größten Teile aus Kalk zu bestehen, dem nur sehr wenig organische Substanz beigefügt ist.

EHRENBAUM (14, p. 43) sieht in der hellen Schicht „sekundär ausgefüllte Höhlungen“. Die feste Verbindung zwischen Muskel und Schale macht es nach seiner Auffassung wahrscheinlich, „daß die zersetzten Enden der Muskeln in diese Höhlungen hineingreifen, die ihrerseits erst durch die sekretorische Tätigkeit der Muskelzellen entstanden sind. Es fehlt nämlich zwischen Schale und Muskel jegliche Spur eines Epithelialbelages und TULLBERG gegenüber möchte ich behaupten, daß die hier vorhandenen zelligen Elemente nicht den entferntesten Vergleich mit irgendeiner Form

der secretbildenden Epithelzellen zulassen“. Wie oben bereits gezeigt wurde, ist zwischen Muskel und Schale ein Epithel vorhanden (Fig. P). Daß dieses die Fähigkeit besitzt, zu secernieren, beweist die Bildung des Schalenregenerats im Bereich der Muskelansatzstelle. Es ist ferner nicht recht einzusehen, wie durch „die sekretorische Tätigkeit der Muskelzellen“ Höhlungen an den Muskelansatzstellen entstehen sollen; wenn sie aber entstehen, müßten sie auf Querschliffen durch diese Schalenpartien festzustellen sein. Auf allen Schliffen durch die Ansatzstellen des hinteren Schließmuskels konnte ich niemals diese Höhlungen erkennen; vielmehr verläuft die Grenze zwischen der hellen Schicht und der angrenzenden Perlmutter-schicht stets geradlinig.

LIST (18a) bezeichnet das am Muskelansatz befindliche Epithel als Haftepithel, „das gleichsam mit den Muskelfasern zu einem einheitlichen Gewebelement verschmilzt“ (p. 85). „Diese ‚Haftzellen‘ und Muskelfaserendabschnitte wandeln sich in die durchsichtige Substanz um oder scheiden diese aus; in ihr läßt sich noch deutlich die faserige Struktur erkennen“ (p. 89).

LIST betrachtet also die Bildung der hellen Schicht als eine spezielle Leistung des Haftepithels. Bei *Margaritana* kommt aber helle Schicht in den Perlen (siehe S. 315 u. 321) und an solchen Schalenstellen vor, wo von einem Muskelansatz und mithin auch von einem Haftepithel keine Rede sein kann (siehe S. 360). Hier wird die helle Schicht von den Zellen des Mantelaußenepithels secerniert.

Zur Entscheidung der Fragen, die die Bildung und das Wachstum der hellen Schicht betreffen, bedarf es noch eines eingehenden Studiums dieser Schichtart, wozu jedenfalls das Experiment im weitesten Umfang herangezogen werden müßte.

## 2. Lage und Struktur der Perlen.

Die oben angeführte Definition der Perlen schränkt v. HESSLING (8, p. 292) ein: „Perlen sind die freien, im Tier vorkommenden, aus den Schalenstoffen bestehenden Konkretionen“. Diese Einschränkung ist nicht allgemein gültig, denn es gibt neben den in den Weichteilen der Muschel liegenden Perlen auch solche, die an der Schale befestigt sind. Von diesen Schalenperlen und ihrer Entstehung soll ein besonderer Abschnitt handeln. Im Folgenden ist nur von denjenigen Perlen die Rede, die in den Weichteilen des Tieres vorkommen. Da sie sich hauptsächlich im Mantel der Muschel finden, will ich diese Gruppe im Gegensatz zu den Schalenperlen

als Mantelperlen bezeichnen; zu ihnen gehören auch die sogenannten Muskelperlen.

Der Mantel umgibt als innere Hülle den ganzen Weichkörper der Muschel; er sondert nach außen eine zweite Schutzhülle, die Schale, ab. Es lassen sich am Mantel 3 Teile unterscheiden: der durchsichtige, unter dem Schloß gelegene Teil, die beiden Mantelplatten und der Mantelrand. Der durchsichtige Teil ist sehr zart; von ihm zweigt sich die Ligamentfalte ab, die in das Schloß hineinzieht. In der hellbraun gefärbten Mantelplatte treten einzelne Muskelfasern auf, die sich an die Schale heften, so daß der Mantel überall der Schale dicht anliegt. Die Eindrücke dieser Mantelhaftmuskeln (*mha*) sind in Fig. A (S. 7) auf der rechten oberen Schalenhälfte, wo sie sich von den „Ölflecken“ abheben, zu erkennen. Am Rande der Mantelplatte treten die Muskelfasern in einer geschlossenen Linie, der sogenannten Mantellinie (*ml*), an die Schale; sie bilden dadurch einen dichten Verschuß des Mantelschalenraumes gegen die Außenwelt. Außerhalb der Mantellinie liegt der muskulöse Mantelrand, in dem kräftige Muskelstränge senkrecht gegen den Schalenrand verlaufen. Er ist durch die Epicuticula, die in der äußeren Mantelfalte gebildet wird, mit dem Schalenrande verbunden, wodurch ein zweiter Verschuß des Mantelschalenraumes bewirkt wird.

In Fig. S ist ein schematisierter Schnitt durch die Mantelplatte dargestellt; er läßt die 3 Schichten, aus denen der Mantel besteht, erkennen: das Außenepithel, das bewimperte Innenepithel und das zwischen den beiden Epithelien gelegene Bindegewebe.

Das Außenepithel besteht aus zylindrischen, manchmal auch kubischen Zellen; es kann sich auch derartig abflachen (vgl. Fig. H<sup>2</sup>), daß es einem Plattenepithel ähnlich sieht. In den Zellen des Außenepithels liegen zahlreiche kleine gelbe, stark lichtbrechende Granulationen, die besonders die Partien am Außenrande der Zellen bevorzugen. Neben diesen Granulationen kommen im Außenepithel auch noch größere gelbe Körner und Plättchen vor, die ebenfalls stark lichtbrechend sind. Die Reihenfolge der Außenepithelzellen wird hier und da durch Becherzellen unterbrochen, die im durchsichtigen Teile des Mantels in großer Zahl auftreten.

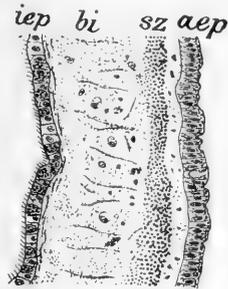


Fig. S.

Schematischer Querschnitt durch den Mantel. 75:1.

Das Innenepithel zeigt diese Becherzellen ebenfalls; hier sind sie mit kleinen gelben Körnchen ausgefüllt, von denen sich 6—10 in einer derartigen Zelle unterscheiden lassen. Die Zellen des Innenepithels sind kubisch und nach außen mit einer feinen Bewimperung versehen.

Das Bindegewebe läßt unterhalb des Außenepithels eine schmale, helle Zone erkennen, die nach innen durch ein mehr oder minder breites Band von Schleimzellen begrenzt wird, die sich mit Hämatoxylin sehr dunkel färben. Die meisten von ihnen sind homogen; die größeren zeigen eine konzentrische Schichtung. Sie sind meist nach dem Außenepithel zu sehr dicht gelagert, während sie sich nach der anderen Seite hin mehr verteilen und oft bis dicht an das Innenepithel reichen. Im Bindegewebe lagern in unregelmäßiger Verteilung einzelne Muskelfasern, die im Schnitt teils längs, teils quer getroffen sind. In einem Querschnitt durch den durchsichtigen Teil des Mantels treten sie nur spärlich auf, während sie im Schnitt durch den Mantelrand den größten Teil des Raumes zwischen den beiden Epithelien ausfüllen. Größere oder kleinere Partikel der im Außenepithel gefundenen gelben Substanz kommen im ganzen Bindegewebe verstreut vor; sie liegen einzeln oder in Gruppen vereinigt regellos zwischen den Bindegewebelementen.

Es sind hauptsächlich 6 Bezirke, in denen vorzugsweise Perlen gefunden werden:

1. die Ligamentfalte,
2. der Vorderrand der Mantelplatte,
3. die Mantellinie,
4. der Rand des hinteren Schließmuskels,
5. der Mantelrand,
6. die Muskeln, besonders der hintere Schließmuskel.

Bei *Margaritana* kommen Perlen aus jeder der 4 Schalenschichten vor, also Perlen bestehend aus Periostracumsubstanz, Prismenschichten, Perlmutter-schichten und heller Schicht. Die der ersten und dritten Kategorie sind verhältnismäßig selten; häufiger kommen die aus Prismenschichten gebildeten Perlen vor; doch enthalten diese, wenn auch manchmal sehr wenig, doch immerhin etwas Periostracumsubstanz, an die, wie oben beschrieben, die Bildung der Prismenschichten gebunden ist. Perlen aus heller Schicht sind sehr zahlreich, aber nur in geringer Größe in der Muschel vorhanden. Die Mehrzahl der größeren Perlen ist aus mehreren Schichtarten zu-

sammengesetzt und zwar gewöhnlich in der Weise, daß konzentrische Periostracumlamellen und die daran haftenden Prismenschichten mit Perlmutterlagen alternieren, während helle Schicht hier und da eingesprengt vorkommt.

JAMESON (19, p. 146) beschreibt ähnliche Verhältnisse in der Zusammensetzung der Perlen: „We have nacrous pearls, prismatic pearls, the periostracum pearls of *Modiola modiolus* formed in the mantle margin, pearls a part of which may be formed of the transparent striated substance which characterizes the attachment of the muscles to the shell, and pearls formed entirely or in part of the substance of the hinge ligament“. Zahl und Größe der Perlen entsprechen in der Regel dem Alter der Muschel. Je älter eine Perlmuschel ist, desto mehr und desto größere Perlen besitzt sie, während in jungen Tieren keine oder doch nur sehr kleine Bildungen vorkommen.

Die äußere Form und der innere Bau der Perlen lassen Beziehungen zu ihrer Lage in der Muschel erkennen; es wird sich daher empfehlen, diese Verhältnisse bei den einzelnen Perlgruppen im Zusammenhange zu betrachten.

Ligamentperlen kamen fast in jeder Muschel vor, die untersucht wurde. Sie sind meistens weiß, doch finden sich auch solche von grünlich-brauner Farbe. Die kleineren von ihnen sind länglich, die größeren langgestreckt, mitunter walzenförmig, mit rauher gezackter Oberfläche. KUNZ u. STEVENSON (30) bilden in ihrem Werke (p. 55) eine Reihe länglicher Perlen ab, die alle wesentlichen Merkmale der Ligamentperlen besitzen. Die Verfasser bezeichnen diese Perlen als „dog-teeth“, geben aber leider nicht an, aus welchen Tieren diese Gebilde herrühren. Die Form der Ligamentperlen in *Margaritana* erklärt sich aus ihrer Lage; die Längsstreckung ist die einzig mögliche Form des Größenwachstums; ihr größter Durchmesser ist durch die geringe Ausdehnung der Schloßhöhlung gegeben. In Fig. 16, Taf. 18 ist eine Ligamentperle dargestellt, die die typische Walzenform dieser Perlenart erkennen läßt. Auf Schlifren zeigen sie ein starkes Vorherrschen von Perlmuttersubstanz, in die nur dünne Lamellen von Periostracumsubstanz eingelagert sind.

Am Vorderrande der Mantelplatte ist der Mantel in Folge der Anwesenheit des Schließmuskels, des vorderen Fußretractors und der Körperhaftmuskeln fest an die Schale gepreßt. Eine im Mantel sich bildende Perle findet hier sehr wenig Raum zur Entwicklung. Sie übt bei zunehmender Größe einen Druck auf die

benachbarte Schalenfläche aus, der sich dahin geltend macht, daß die Schale an dieser Stelle im Wachstum zurückbleibt und eine Vertiefung bekommt, in der dann die Perle liegt. Im Laufe des Schalenwachstums wird eine solche Höhlung immer tiefer. Da zu gleicher Zeit der Mantel mit der in ihm liegenden Perle in der Richtung auf den Schalenrand hin weiter wächst, so sind die Schalenvertiefungen schräg nach oben und außen gerichtet (Fig. F<sup>2</sup>). Wo die Vorwärtsbewegung des Mantels sehr gering ist, wie z. B. zwischen dem Schloßzahn und dem vorderen Schließmuskel, gehen solche Öffnungen fast senkrecht in die Schale hinein.

Bei der Präparation bemerkt man an solchen Stellen dünne, zapfenartige Mantelvorsprünge, die derartige Schalenvertiefungen ausfüllen. In der Regel findet man in einem solchen Zapfen eine oder mehrere Perlen. Fig. T zeigt einen Schnitt durch einen

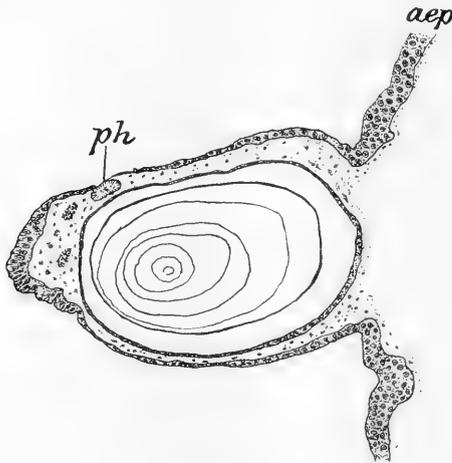


Fig. T.

Ausstülpung des Mantels mit darin liegenden Perlen. 8:1.

Mantelvorsprung, der am vorderen Rande der Mantelplatte lag. Eine größere Perle, die in der Zeichnung nur durch einige konzentrische Schichten angedeutet ist, füllt ihn fast aus; zwischen dieser und dem Außenepithel, das an dieser Stelle unvollständig ist, liegt eine kleine Perle (*ph*) aus heller Schicht; mitunter kommen neben der großen Perle mehrere dieser kleinen Gebilde vor. Zwischen der großen Perle und der Spitze des Mantelzapfens liegen Partikel der gelben Substanz, die im Bindegewebe vorkommt, und einige Schleimzellen.

Da, wo der Vorsprung an den Mantel ansetzt, ist dessen Außenepithel von der Fläche getroffen und zeigt deshalb eine starke Ansammlung von Kernen. Die Perlen am vorderen Rande der Mantelplatte erreichen aus den oben angegebenen Gründen nur eine geringe Größe; sie sind meist sphärisch und oft von vollendetem Glanze. Auf Schliffen läßt sich ein starkes Vorherrschen von Perlmuttersubstanz in ihnen konstatieren; Lagen von Periostracumsubstanz kommen nur vereinzelt vor. In Fig. 1, Taf. 17 ist ein Schliff durch eine Perle vom vorderen Rande der Mantelplatte dargestellt. Um einen Kern aus gelber, stark lichtbrechender Substanz ordnen sich konzentrisch Perlmutterlamellen (*pm*), deren Folge nur an einer Stelle durch eine Einlagerung von heller Schicht (*h*) unterbrochen wird, die in der Figur links oberhalb vom Perlenkern zu erkennen ist. Eine breite, homogene Periostracumlamelle (*pe*) von glänzend gelber Farbe ist nahe dem Rande der Perle eingelagert; sie steht an der Bruchstelle des Schliffes noch eine Strecke weit isoliert über.

Im durchsichtigen Teile des Mantels sowie in dem zarten Gewebe der Mantelplatte kommen Perlen nur ganz vereinzelt vor. Die dort gefundenen Bildungen waren stets sehr klein, aber meist von schönem Glanze.

Der Mantellinie entlang, teils in der Mantelplatte, teils im Mantelrande, liegen kleine glashelle Perlchen ohne Perlmutterglanz. Sie kommen vereinzelt oder in Gruppen vereinigt vor und sind meist mikroskopisch klein; die größten von ihnen haben einen Durchmesser von ungefähr  $\frac{1}{2}$  mm.

In noch größerer Anzahl als an der Mantellinie treten sie am Rande des hinteren Schließmuskels auf, wo sie regelmäßig zu finden sind. Besonders bevorzugt in dieser Beziehung ist der schmale Raum zwischen dem hinteren Schließmuskel und dem Fußretractor. Sie kommen auch innerhalb der Muskeln vor und zwar in der Regel dann, wenn die Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels rauh ist, was immer dann der Fall ist, wenn Muskelperlen vorhanden sind. In einer dünnen Muskelschicht, die beim Abschneiden des Schließmuskels an der rauhen Ansatzstelle haften geblieben war, lagen größere und kleinere Perlen aus heller Schicht, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den auf den Regeneraten gebildeten Kalkkörnchen zeigen (Fig. M).

In Fig. U sind einige der kleinen Perlen aus dem Schließmuskel abgebildet. Ihr Mittelpunkt wird von einem Körnchen aus

gelber Substanz gebildet, von dem ihre radiäre Strahlung ausgeht; mitunter kommen auch Bildungen vor, in denen zwei Perlen zu einer verschmolzen sind. Sie sind von einem Gewebe umgeben, das sich durch helle Färbung von der Umgebung abhebt. Von den Kalkkörperchen der Regenerate unterscheiden sie sich durch ihre sphärische Form. Während jene auf einer festen Unterlage gebildet



Fig. U.

Fig. V.

Fig. U. Perlen aus heller Schicht von der Ansatzstelle eines Schließmuskels. 5:1.

Fig. V. Schliff durch eine Perle aus heller Schicht. 100:1.

sind, von der sie sich etwa halbkugelförmig abheben, haben wir es hier mit sphärischen Gebilden zu tun, die nur innerhalb des Gewebes sich bilden können. Eben wegen dieser sphärischen Form und weil sie aus einer der Schalenschichten bestehen, müssen sie zu den Perlen gerechnet werden. Die Übereinstimmung ihres Baues mit dem der hellen Schicht (Fig. Q) zeigt ein Schliff durch ein solches Perlchen, der in Fig. V abgebildet ist. Von einem gelben Zentralhorn, das beim Schleifen herausgerissen ist, gehen radiäre Strahlen zur Peripherie. Daneben ist eine deutliche lamelläre Schichtung zu erkennen. Löst man eine solche Perle in salzsaurem Alkohol, so bleiben ebenso wie bei der hellen Schicht nur ganz geringe Spuren organischer Substanz zurück, die durch sich bildende Kohlensäurebläschen total deformiert werden.

In welcher großen Zahl die kleinen Perlen aus heller Schicht mitunter vorkommen können, zeigte sich an der Haftstelle eines vorderen Fußretractors, der sich beim gewaltsamen Öffnen der Muschel von seiner rauhen Insertionsstelle löste. Auf Schnitten durch diesen Muskel ließen sich in einer Fläche von etwa  $2\frac{1}{2}$  mm Länge und 2 mm Breite über 400 solcher Bildungen feststellen, die innerhalb

der Muskulatur, aber nahe an dem den Außenrand des Muskels bekleidenden Epithel lagen.

Die größten Perlen kommen bei *Margaritana* im Mantelrande vor; besonders bevorzugt ist der fleischige, hintere Teil desselben. Hier finden sich in der Regel die größten Bildungen; denn an dieser Stelle bietet die Schale, besonders bei älteren Tieren, genügend Raum für ein Größenwachstum der Perlen. Weniger begünstigt ist der viel dünnere vordere Mantelrand. Bei den älteren Muscheln ist der Schalenrand besonders in seinem vorderen Teile stark verdickt; der Mantelrand spannt sich über diese Wölbung und liegt so der Schale fest angepreßt an. Dazu kommt, daß dieser Teil des Mantelrandes durch die Bewegungen des Fußes oft beunruhigt wird, so daß sich jedenfalls größere Perlen hier nicht bilden können. Analog den Verhältnissen am vorderen Rande der Mantelplatte kommt es auch am Mantelrande vor, daß da, wo eine größere Perle im Mantelgewebe liegt, die Schale an der entsprechenden Stelle eine mehr oder minder starke Vertiefung zeigt. Doch kommt es hier nicht zur Bildung der tiefen Höhlungen, wie sie dort entstehen; vielmehr bleiben die Vertiefungen im Schalenrande meist flach. Es kommt auch vor, daß bei Anwesenheit großer Perlen im Mantelrande die Schale an der benachbarten Stelle normal entwickelt ist; dann ist allerdings die Perle an der der Schale zugekehrten Seite abgeplattet.

Daß es im wesentlichen der Mangel an Raum ist, der ein ausgiebiges Größenwachstum der Perlen verhindert, beweisen die verhältnismäßig großen Perlbildungen, die in verkrüppelten Muscheln gefunden werden. In der Regel sind die Verletzungen der Schale derart beschaffen, daß sie zu Ausbuchtungen und stellenweise stärkerer Wölbung Veranlassung geben. Die von v. HESSLING (8) auf tab. 1 abgebildete erste Schale trägt eine schräge Einkerbung in der Mitte, die man manchmal bei älteren Tieren findet. Neben dieser Kerbe ist die Schale in der Regel stärker gewölbt, und hier findet man nicht selten größere Perlbildungen. Eine zweite Anomalie zeigt sich in der Verkürzung der Schalen, die dadurch bewirkt wird, daß die hinteren Schalenränder nach innen umgebogen sind. Eine solche Muschel macht den Eindruck, als sei sie längere Zeit in ihrer Längsrichtung festgeklemmt gewesen. Die Folge ist auch hier wieder eine Vergrößerung des Innenraumes der Muschel, die die Bildung größerer Perlen begünstigt.

Die Perlen des Mantelrandes sind nach Größe, Form, Farbe

und innerer Struktur außerordentlich verschieden. Neben Gebilden von mikroskopischer Kleinheit lagern größere Perlen, die in günstigen Fällen etwa Erbsengröße erreichen. In Fig. 7, Taf. 18 ist eine weiße Perle abgebildet; sie hat einen Durchmesser von 6,7 mm; außerdem wurden braune Perlen von noch größerem Durchmesser gefunden.

Vorherrschend sind Kugel- und Halbkugelform; die Perlen der ersteren Art haben mitunter an der der Schale zugekehrten Seite eine kleine Delle; die halbkugelförmigen liegen mit der flachen Seite der Schale an. Neben diesen sind oval geformte Perlen nicht selten. Konglomerate mehrerer runder Perlen, wie sie in Fig. 19, Taf. 18 abgebildet sind, bilden den Übergang zu den unregelmäßigen Perlformen, die ebenfalls im Mantelrande vorkommen. So stellt z. B. Fig. 11, Taf. 18 eine rundliche Perle mit gefelderter Oberfläche dar; Fig. 17, Taf. 18 läßt an der Oberfläche der Perle buckelartige Vorwölbungen erkennen. Mitunter liegen im Mantelrande ganz flache, schuppenartige Perlbildungen.

Wie die Form, so ist auch die Farbe der Mantelrandperlen sehr different; sie wechselt von weiß bis dunkelbraun und sogar schwarz. Die Figg. 7—10, 12 u. 14, Taf. 18 stellen eine Reihe von Perlen dar, deren Färbung in der angegebenen Weise verschieden ist. Die erste dieser Perlen ist weiß; sie besitzt einen schwachen Perlmutterglanz. Die zweite ist von silbergrauer Farbe; ihr Glanz ist sehr lebhaft. Die dritte Perle besitzt ebenfalls einen lebhaften Perlmutterglanz, der durch ihre rötliche Farbe noch gehoben wird. Die vierte, rotbraune Perle ist vollkommen matt; ihr fehlt jeder Glanz. Dasselbe ist bei einer braunen Perle der Fall, die in Fig. 14, Taf. 18 abgebildet ist. Diese Perle besitzt die Eigentümlichkeit, Licht durchscheinen zu lassen. Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man in ihr die konzentrischen Schichten, aus denen sie zusammengesetzt ist. HERDMAN u. HORNELL (27) bezeichnen derartige Bildungen als „horny pearls“. Fig. 12, Taf. 18 stellt eine vollkommen schwarze Perle dar, die nur an ihrer unteren Seite braune schuppenartige Bildungen zeigt. Die in Fig. 11, Taf. 18 abgebildete Perle zeigt neben ihrem silbergrauen Glanz, der durch die Felderung ihrer Oberfläche noch gehoben wird, zarte grüne und braune Töne. Letztere treten an anderen Perlen noch deutlicher hervor, so daß sie je nach der Beleuchtung in verschiedenen Farben schimmern.

Eine Reihe von Perlen weist mehrfache Färbungen auf; so ist z. B. die eine Hälfte einer Perle weiß, die andere braun (Fig. 15, Taf. 18), oder auf der einen Seite ist eine Perle rotbraun, auf der

anderen schwarz. Dann kommen rotbraune Perlen vor, die auf der einen Seite Perlmutterglanz zeigen, während die andere matt ist.

Die Farbe der einzelnen Perlen erklärt sich aus ihrem inneren Bau, der in allen seinen Teilen dem der Schale gleicht. Fig. 4, Taf. 17 gibt das Bild eines Schliffes durch eine braune, durchscheinende Perle. Ohne jede Zwischenlagerung von Perlmutter- oder Prismenschichten folgen hier die Periostracumlamellen aufeinander, die die Perle braun erscheinen lassen. An der rechten Seite des Schliffes zeigen sich zwei Öffnungen, die beim Schleifen entstanden sind. Ein Schliff durch eine kleine schwarze Perle zeigte in seinem peripheren Teil dieselbe dichte Lagerung von Periostracumlamellen, die Mitte war dagegen von einem Kerne aus Perlmutterschichten gebildet. Da dieser das Licht nicht durchläßt, so muß eine solche Perle im auffallenden Lichte schwarz erscheinen. Diese dunkelbraunen und schwarzen Perlen werden am äußeren Mantelrande in der Nähe der Mantelfalte gebildet, welche die Epicuticula secerniert. Ein Präparat, das ich der Freundlichkeit des Herrn W. SIEBERT verdanke, zeigt diese Verhältnisse bei einer Perle aus dem Mantelrande von *Anodonta* (Fig. W). Dicht neben

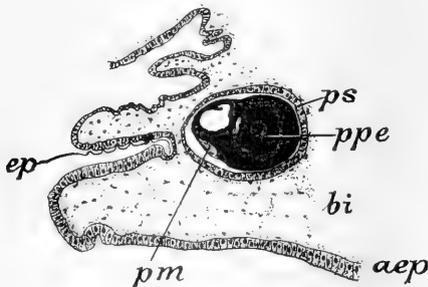


Fig. W.

Periostracumperle von *Anodonta*, nahe der äußeren Mantelfalte gelegen. 50:1.

der äußeren Mantelfalte liegt eine Perle (*ppe*), die nur an der linken Seite eine kleine Anlagerung von Perlmutterschicht zeigt, im übrigen aber ganz aus Periostracumsubstanz besteht.

Fig. 3, Taf. 17 zeigt einen Schliff durch eine rotbraune Perle, wie sie in Fig. 10, Taf. 18 abgebildet ist. Um einen Kern aus Periostracumsubstanz lagern sich mehrere breite Bänder derselben Schichtart, denen nach außen eine Reihe von Prismenschichten folgt, deren jede von einer, wenn auch dünnen Periostracumlamelle be-

grenzt ist. Am Rande des Schlifses sieht man in Bildung begriffene Prismenschichten. Diese sind es, die auf der Oberfläche der rotbraunen Perlen eine polygonale Felderung hervorrufen, die man schon bei schwacher Vergrößerung erkennt. MÖBIUS (10) fand dieselbe Erscheinung an braunen Perlen von *Pinna*. Die von ihm untersuchten Perlen besitzen keine Perlmutter-schicht, „ihre Oberfläche wird von dem Ausgehenden der Säulenschicht gebildet und ist daher zellig, indem die Wälle der organischen Substanz ein wenig emportreten . . .“ (p. 64). Daß sich dies auch bei den *Margaritana*-Perlen so verhält, beweist eine interessante Erscheinung, die sich zeigte, wenn man rotbraune Perlen aus dem Alkohol, in dem sie aufbewahrt wurden, herausnahm. Die meisten von ihnen bekamen dann einen grauen Überzug, der bei einigen von ihnen so stark war, daß er diese Perlen vollkommen grau erscheinen ließ. Bei mikroskopischer Betrachtung löste sich ihre Oberfläche in eine große Anzahl polygonaler Felder auf, die mit weißer Kalkmasse gefüllt waren. Wurden diese Perlen in salzsauren Alkohol gelegt, so trat lebhaftere Kohlensäureentwicklung ein. Nachdem die Säure kurze Zeit gewirkt hatte, wurden die Perlen getrocknet; dabei zeigte es sich, daß nun der graue Überzug ausblieb, die Perlen behielten ihre braune Farbe. MÖBIUS führt die rotbraune Farbe der Perlen auf ihren Eisengehalt zurück. Bei den Perlen von *Margaritana* beruht sie auf dem Durchschimmern der Periostracumschichten, die in ihnen enthalten sind. Es läßt sich dies an Schalen von mittlerer Größe nachweisen, deren Innenfläche einen ähnlichen Farbenton besitzt. Entfernt man von solchen Schalen die äußere Periostracumschicht, so verschwindet auch die rötliche Farbe der Schale.

Bisweilen ist eine braune, aus Prismenschichten bestehende Perle von einer dünnen Perlmutterlage überdeckt, die aber die ursprüngliche Farbe noch durchschimmern läßt (Fig. 9, Taf. 18). Bei genügender Stärke der aufgelagerten Perlmutter-schichten kann eine solche Perle schließlich weiß erscheinen.

Die grünen und braunen Farbtöne (Fig. 11 u. 18, Taf. 18) werden durch Einlagerung dünner Periostracumlamellen in die Perlmutter-schichten hervorgebracht, ein Vorgang, der der Auflagerung von Periostracum auf die Innenfläche der Schale entspricht.

Die Muskelperlen finden sich vorzüglich am Rande des hinteren Schließmuskels, manchmal auch in ihm, wo dann 20 und mehr Perlen von verschiedener Größe und Farbe zusammenliegen. Es sind durchweg Gebilde von unregelmäßiger Form und rauher

Oberfläche. Diese Eigenschaften sind als eine Folge des Drucks aufzufassen, dem die in den Muskeln liegenden Perlen beständig ausgesetzt sind. Fig. X zeigt auf der rechten Schalenseite einen

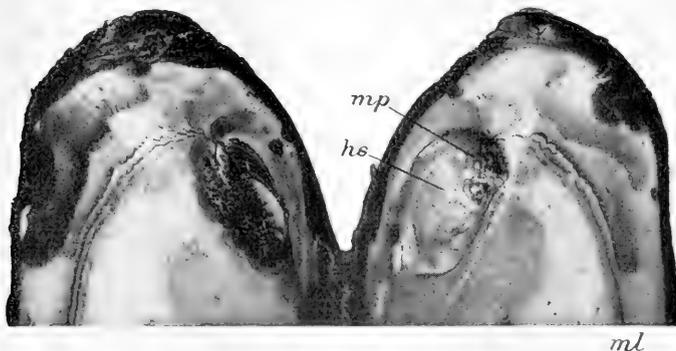


Fig. X.

Muskelperlen (*mp*) im hinteren Schließmuskel. 1:1.

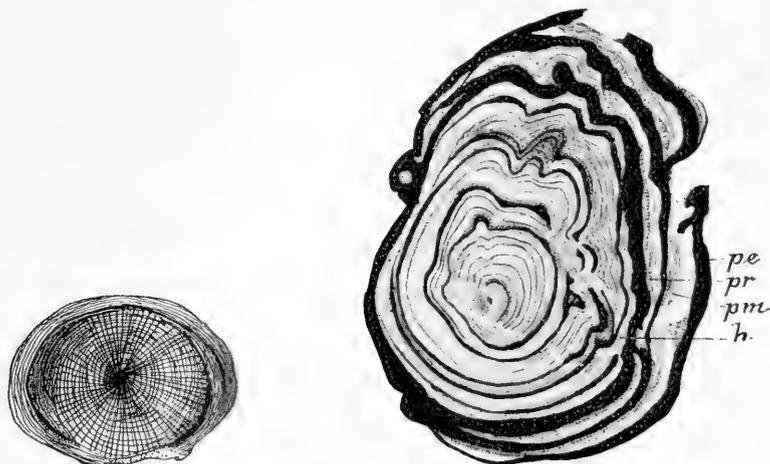


Fig. Y.

Fig. Z.

Fig. Y. Schliff durch eine Perle aus heller Schicht, die von den andern Schichtarten umhüllt worden ist. 45:1.

Fig. Z. Schliff durch eine Muskelperle. 50:1.

durchschnittenen Muskel, in dessen innerer Hälfte eine Reihe von Perlen liegt. Dementsprechend ist auf der linken Schalenseite an der freigelegten Muskelhaftstelle die rauhe Oberfläche derselben zu sehen.

In Fig. 13, Taf. 18 ist ein Komplex von Muskelperlen gesondert dargestellt; den größten Teil machen eigentümlich dunkle, metallisch schimmernde Gebilde in den verschiedensten Farbenabstufungen aus. Sie bilden manchmal im Muskel große klumpige Konglomerate von Erbsengröße. Neben diesen liegen silberfarbene Perlen mit rauher, gefelderter Oberfläche und dunkelbraune bis schwarze Gebilde. Zwischen diesen eingestreut kommen überall Perlchen aus heller Schicht vor, die, wie Fig. Y zeigt, mit Perlmutter- und Periostracumschichten überdeckt werden können. Die dunkle Farbe der meisten Muskelperlen wird durch die Menge der in ihnen enthaltenen Periostracumsubstanz bedingt. In Fig Z ist das Bild eines Schlifflinges durch eine Muskelperle gegeben. An ihrem Rande herrschen breite Bänder aus Periostracumsubstanz, zwischen denen nur dünne Perlmutter-schichten liegen, vor und verleihen dadurch der Perle die dunkle Färbung. Im Innern treten die Periostracumlamellen, an denen fast überall kleine Prismenschichten ansetzen, gegen die Perlmutter-schichten etwas zurück. An verschiedenen Stellen sind kleine Komplexe von heller Schicht eingelagert.

#### 4. Die Entstehung der Mantelperlen.

In den letzten Jahren ist, wie oben bereits mitgeteilt wurde, von französischen und englischen Forschern festgestellt worden, daß die Bildung von Perlen in Seemuscheln, z. B. in *Mytilus edulis* und *Margaritifera vulgaris*, unzweifelhaft durch Parasiten verursacht wird. Für *Anodonta* hat FILIPPI (4) die gleiche Tatsache bereits viel früher festgestellt. Trotz der sehr bestimmt ausgesprochenen Behauptung v. HESSLING'S (8), daß *Margaritana* keine Parasiten besitze, ging ich bei meinen Untersuchungen von der Annahme aus, daß bei den weniger vollkommenen technischen Hilfsmitteln, wie sie diesem Forscher um die Mitte des vorigen Jahrhunderts zur Verfügung standen, etwa vorhandene kleine Parasiten seinen Beobachtungen entgangen sein könnten. Infolgedessen versuchte ich, diese in den Perlen sowie in den sie umgebenden Mantelpartien aufzufinden.

Es sei gleich einleitend bemerkt, daß diese Versuche vollkommen resultatlos verliefen. Der Mantel von *Margaritana* beherbergt keine Parasiten, die für die Perlbildung bei der Flußperlmuschel in Betracht kommen könnten.

Diese Tatsache wurde auch schon von PAGENSTECHEK (9, p. 503) festgestellt. „Bedenken wir, daß wir in Anodonten zahlreiche Parasiten verschiedener Art finden, ohne daß Perlen in ihrem Körper

entstehen, und daß wir im Durchschnitt eine große Zahl von Perlenkonkrementen jeder Art, bis hinauf zur wertvollen Perle, in den Unionen finden, während man vergebens nach Parasiten in diesen Tieren sucht, so können wir der Parasitentheorie für die Entstehung der Perlen die gewünschte Ausdehnung nicht zugestehen.“

Wie die nachfolgenden Untersuchungen, die an Schnittserien von etwa 1600 *Margaritana*-Perlen derselben Muschelart ausgeführt wurden, zeigen werden, besteht der Kern der Perlen aus mehr oder minder großen Partikeln einer gelben bis gelbbraunen Substanz, die ihrem Aussehen nach dem Periostracum der Schale sehr ähnlich ist. Sie findet sich in allen Teilen des Mantels, bei dessen Beschreibung sie bereits erwähnt wurde (S. 311).

Mit dem äußeren Periostracum der Schale wie mit dem TULLBERG'schen dunklen Schichten innerhalb der Perlmutter-schichten hat die den Kern einer Perle bildende gelbe Substanz die Eigentümlichkeit gemein, daß Prismenschichten an ihr ansetzen, die den an jenen Periostracumlamellen gebildeten vollkommen gleich sind. Fig. A<sup>1</sup> zeigt diese Prismenschichten (*pr*), die in radiärer Anordnung

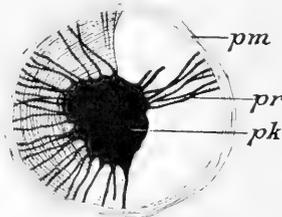


Fig. A<sup>1</sup>.

Schnitt durch einen Perlenkern mit Prismen- und Perlmutter-schichten. 440:1.

den Kern (*pk*) umgeben und deutlich die charakteristische Geldrollenstreifung der Prismen aufweisen. Ein Teil der Prismen ist beim Schneiden abgerissen worden.

Aus den angegebenen Gründen scheint die gelbe Substanz in naher Beziehung zum Periostracum zu stehen; den exakten Nachweis dafür vermöchte allerdings nur eine mikrochemische Untersuchung zu liefern.

Nach v. BAER (3, p. 355) besteht die Ursache der Perlbildung bei den Unionen in „kleinen, geronnenen isolierten Massen ohne irgendeine Spur von Organisation, die man bei Unionen und besonders häufig bei *Anodonta* findet. Ich bin daher überzeugt, daß

die Perlen die Weiterbildung jener isolirten klumpigen Masse sind. Es ist wahr, daß in den hiesigen Muscheln bei weitem die meisten derselben nicht zu Perlen werden. Doch scheint dieser Umstand keinen Grund gegen unsere Ansicht zu enthalten. Vielleicht werden nur diejenigen Klümpchen mit Kalk überzogen, welche der äusseren Fläche der Haut, die für Kalkerzeugung organisirt ist, näher liegen.“

Es dürfte sehr nahe liegen, die „kleinen, geronnenen isolirten Massen“, die v. BAER fand, mit den Partikeln der gelben Substanz, die ich oben beschrieb, zu identifizieren. Die Erscheinung, daß nicht alle gelben Körnchen Veranlassung zur Perlbildung geben, findet ein Analogon in den Verhältnissen, wie sie bei *Margaritana vulgaris* gefunden werden. Wie HERDMAN u. HORNELL (25) mitteilen, kommt dort auf je 100 encystierte Parasiten nur eine Perle. Die Vermutung v. BAER's, daß nur solche Partikel zu Perlen werden, die dem Außenepithel nahe liegen, findet bei *Margaritana* insofern eine Bestätigung, als hier die jüngsten Perlbildungen stets in der schmalen Bindegewebszone liegen, die nach außen vom Ectoderm, nach innen von einem breiten, dichten Bande von Schleimzellen begrenzt ist. Diese Anordnung ist nur da gestört, wo durch muskulöse Elemente eine Verlagerung der Perlchen innerhalb des lockeren Bindegewebes bewirkt wird. Niemals finden sich jedoch solche Bildungen am Innenepithel des Mantels. PAGENSTECHE (9, p. 504) glaubt, daß sich Perlen um Schleimklümpchen und um Schalensplitter, die in den Mantel eindringen, bilden könnten.

v. HESSLING (8) unterscheidet bekanntlich zweierlei Ursachen der Perlbildung bei *Margaritana*. Der Annahme einer äußeren Ursache, die in dem Eindringen von Quarzkörnchen und Pflanzenmolekülen bestehen soll, stehe ich sehr skeptisch gegenüber. Ich habe in dem gesamten Material, das mir zur Verfügung stand, niemals eine dieser beiden Ursachen aufgefunden. Immerhin liegt die Möglichkeit vor, daß bei Verletzungen des Mantels Fremdkörper in diesen hineingelangen können. Jedenfalls aber gehört diese Art der Entstehung von Perlen zu den verschwindend wenigen Ausnahmen; es ist daher diese Ansicht, die man noch in vielen Lehrbüchern als Regel verzeichnet findet, zurückzuweisen. Als Beispiel sei hier nur die Auffassung mitgeteilt, die CLESSIN (14a, Vol. 2, p. 148) vertritt. „Die Erzeugung von Perlen vollzieht sich in dem Raume zwischen Mantel und Schale und muß die Perle hier frei beweglich bleiben, so daß sie ständig in rollender Bewegung erhalten wird. Eine Perle

bildet sich nur dann, wenn ein kleiner, fremder Körper, ein Sandkörnchen, ein Stückchen eines abgestorbenen Schmarotzertieres usw. an die erwähnte Stelle gerät. Der Druck, welchen dieser fremde Körper auf die äußere Mantelfläche ausübt, veranlaßt eine stärkere Ausscheidung des Perlmutterstoffes, welcher sich in Schichten um denselben legt und allmählich den fremden Körper umhüllt.“

Bezüglich der zweiten, inneren Ursache stimmen meine Untersuchungen mit denen v. HESSLING's vollkommen überein. Letzterer bezeichnet die gelben Partikel als eine „nicht zur Schalenbildung verwendete Epidermismasse“ (p. 313), also als zugehörig zur Periostracumsubstanz. Nach den früheren Darlegungen ist jedoch der direkte Beweis für diese Behauptung noch nicht erbracht.

Ist somit die Ursache der Perlbildung bei *Margaritana* als eine körpereigene erkannt, so fragt es sich, wie es in dieser Beziehung bei den anderen Najaden steht. FILIPPI's Feststellungen über die Entstehung der *Anodonta*-Perlen gaben bekanntlich den Anlaß zur Aufstellung der Parasitentheorie. Nach Beobachtungen, die ich gelegentlich an Perlen dieser Muschelart machte, scheint hier in der Regel dieselbe Ursache wie bei *Margaritana* die Bildung der Perlen zu veranlassen. Auch hier findet man die gelben Körner innerhalb des Mantels und in seinen beiden Epithelien. Da diese Muschel Parasiten beherbergt, so können sie mitunter zur Entstehung von Perlen Veranlassung geben, doch scheint das nur ausnahmsweise der Fall zu sein. Es wäre jedenfalls wünschenswert, wenn eine Untersuchung der Perlen dieser Muschel an verschiedenen Standorten vorgenommen würde. Über die Perlbildung bei *Unio*, die, wie ein Präparat von Schalenperlen dieser Muschel in der Sammlung des hiesigen Zoologischen Instituts beweist, sehr schöne Perlen zu produzieren vermag, sind meines Wissens noch keine Untersuchungen angestellt worden.

Die gelben Körner, die den Kern der Perlen bilden, liegen im Mantel zerstreut, bald vereinzelt, bald in Gruppen vereinigt. Ihre Größe ist sehr verschieden, kleine Granulationen wechseln mit kompakteren Klümpchen und Plättchen ab. Besonders zahlreich liegen die Partikel im Bindegewebe der Rückenpartie der Muschel. Nach v. HESSLING (8, p. 312) finden sie sich auch im BOJANUS'schen Organ, „in welchem sie von dessen Flimmerepithel vielfach hin und her gepeitscht werden“. Über die Herkunft wie über den Transport der gelben Körnchen innerhalb des Bindegewebes vermag ich nichts Bestimmtes auszusagen.

Die Bildung der Perlen geht mit Hilfe eines epithelialen Perlsacks vor sich. v. HESSLING (8) war der erste, der das perlbildende Gewebe erkannte und mit diesem Namen bezeichnete. Im Folgenden sei seine Ansicht über das Wachstum der Perlen wiedergegeben: „Dieser Vorgang geschieht immer durch die Vermittelung der Zelle. Jeder Sack, in welchem eine Perle liegt, ist mit einer einfachen Lage Epithelialzellen ausgekleidet, gleichviel, welchem Theile der drei Schalenschichten die Umhüllung des Perlenkernes angehört. Liegt der Perlenkern im Gefäßsysteme und verstopft er sogar das Lumen seiner Röhren, so ist er wenigstens eingehüllt von den als Blutkörperchen gedeuteten Körnchenzellen, deren Inhalt ebenfalls die Schalenbestandteile enthält. Der Nachweis dieser Verhältnisse gelingt nur bei grossem Materiale, denn solche Störungen werden durch das Wegspülen der Flüssigkeit, welche die Gefässröhren durchkreist, häufig ausgeglichen. Ich habe solche ganz kleine, noch mikroskopische Perlenkerne, welche kaum von ein paar circulären Schichten der Perlmuttersubstanz eingeschlossen waren, von solchen Blutkörperchenhaufen eingehüllt nur einigemale, aber ganz sicher beobachtet innerhalb der Gefässe desjenigen Manteltheiles, welcher unmittelbar unter dem Schlosse liegt“ (p. 313).

„Ist der Perlenkern ausserhalb des Gefäßsystemes gelegen, also innerhalb des Mantelparenchyms, so entsteht die Auskleidung des Perlensacks wahrscheinlich durch eine Wucherung der äusseren Epithelialzellen in sein Inneres, nachdem zuvor ein Theilungsprocess der letzteren eingeleitet war“ (p. 314).

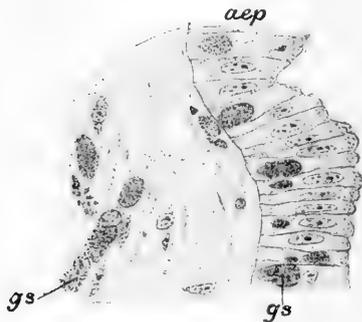
v. HESSLING unterscheidet demnach zweierlei Hüllen der wachsenden Perlen, den vollständigen, epithelialen Perlsack und die Umschließung mit Körnchenzellen innerhalb des Gefäßsystems. Bei der Durchsicht der Schnittserien läßt sich anscheinend eine solche Gruppierung der Perlbildungen in zwei Abteilungen auch durchführen. Die größeren Perlen liegen sämtlich in vollständigen Perlsäcken, die einschichtig und ringsum geschlossen sind. Bei den kleineren und besonders bei den mikroskopisch kleinen Bildungen ist dies nur zum Teil der Fall; viele dieser Gebilde liegen anscheinend in einer Höhlung des Bindegewebes, an deren Rand einzelne Kerne auftreten, so daß das Ganze dem Lumen eines Gefäßes sehr ähnlich sieht. Bevor die Unterschiede der beiden Gruppen erörtert werden, muß auf die Entstehung des Perlsacks eingegangen werden.

## a) Die Bildung des Perlsackes.

Die Ähnlichkeit der Funktion des Perlsacks mit der des Mantelepithels ließ schon v. HESSLING (8) eine ectodermale Herkunft des ersteren annehmen. Das gleiche taten in neuester Zeit HERDMAN u. HORNELL (27), die die Möglichkeit einer direkten oder einer indirekten Ableitung des Perlsacks vom Mantelaußenepithel diskutierten.

Im Folgenden soll bewiesen werden, daß sich der Perlsack bei *Margaritana* direkt vom Außenepithel des Mantels ableitet, wie ich (33) an anderer Stelle bereits kurz mitteilte.

Die Körnchen der gelben Substanz, die als Ursache der Perlbildung bezeichnet wurden, finden sich im Außenepithel in verschiedenen Größen und Formen. Am äußeren Rande dieses Epithels

Fig. B<sup>1</sup>.

Partikel der gelben Substanz im Bindegewebe und im Außenepithel des Mantels.

liegen sie in der Regel in der Gestalt feiner Granulationen; dies führt zu der Vermutung, daß die größeren Partikel dieser Substanz im Außenepithel aufgelöst und zum Aufbau der Schale bzw. der Periostracumschichten verwandt werden. Eine Stütze findet diese Annahme in dem Vorhandensein der schon früher erwähnten „Ölflecken“ und der TULLBERG'schen dunklen Schichten innerhalb der Schale.

Fig. B<sup>1</sup> stellt ein Stück des Mantelaußenepithels mit dem angrenzenden Bindegewebe dar. Man sieht Partikel der gelben Substanz (*gs*) von verschiedener Größe im Bindegewebe, am Rande des Außenepithels und in demselben liegen; sie sind in der Zeichnung an ihrer dunklen Schattierung zu erkennen.

Eine ähnliche Partie zeigt Fig. 5, Taf. 17, in welche die Partikel der gelben Substanz in ihrer natürlichen Farbe eingetragen sind.

Wie der weitere Verlauf der Entwicklung zeigt, werden nicht alle gelben Körner aufgelöst, sondern einige von ihnen bleiben erhalten und veranlassen innerhalb des Außenepithels die Bildung kleiner Perlchen. Welchem Umstände die Perlenkerne ihre Auswahl verdanken, ist nicht festzustellen; äußerlich unterscheiden sie sich in keiner Beziehung von jenen Körnchen, die keine Umlagerung mit Schalensubstanz erfahren. Fig. C<sup>1</sup> zeigt ein kleines Perlchen im Außenepithel des Mantels, das an dieser Stelle eine blasenförmige Auftreibung erfahren hat. An vorausgehenden und nachfolgenden Schnitten der Serie läßt sich feststellen, daß der das ganze Epithel quer durchsetzende Riß beim Schneiden des Objekts entstanden ist. Wir sehen also hier eine Partie des Außenepithels, deren secernierende Tätigkeit nach einem inneren Hohlraum erfolgt, in dessen Zentrum ein Körnchen gelber Substanz liegt. Dieses ist bereits von einer Anzahl Perlmutterlamellen eingeschlossen; die Umhüllung besteht aus typischen Ectodermzellen.

In Fig. D<sup>1</sup> ist ein weiteres Stadium der Entwicklung des Perlsacks dargestellt. Innerhalb einer Ausstülpung des Außenepithels liegt ein homogenes gelbes Plättchen (*pk*), das von einigen Perlmutterlagen umgeben ist. Die sie einschließende einschichtige Lage von Zellen, die hier schon als Perlsack bezeichnet werden kann, ist augenscheinlich identisch mit Zellen des Außenepithels und geht auch ohne Grenze in dieses über.

Die sich vorbereitende Abschnürung des Perlsacks ist in Fig. E<sup>1</sup> bereits weiter fortgeschritten. Ein homogenes gelbes Plättchen, das hier wie in Fig. D<sup>1</sup> gleichmäßig schattiert dargestellt wird, ist mit einer dicken Lage von Perlmutterlamellen umgeben. Auch hier geht der Perlsack ohne Grenze in das Außenepithel über, das an dieser Stelle eine starke Zellvermehrung zeigt.

In Fig. F<sup>1</sup> ist der Perlsack, der teilweise abgebildet ist, nur noch mittels einer schmalen Epithelbrücke mit dem Außenepithel verbunden. Leider sind beim Schneiden Perlsack und Außenepithel zerrissen, so daß der kontinuierliche Verlauf des letzteren nicht mehr zu erkennen ist; doch läßt sich der Zusammenhang beider Epithelien noch deutlich feststellen. Zu beiden Seiten der verbindenden Brücke liegen Bindegewebszellen, deren Kerne sich von denen des Außenepithels und des Perlsacks durch ihre Form und ihre dunklere Färbung unterscheiden. Die Perle ist nur teilweise dargestellt.

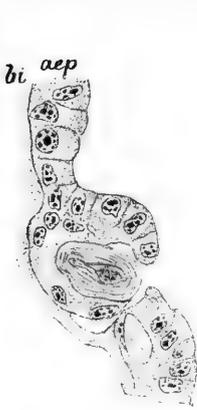


Fig. C¹.

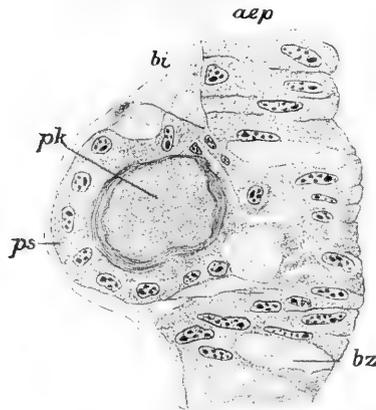


Fig. D¹.

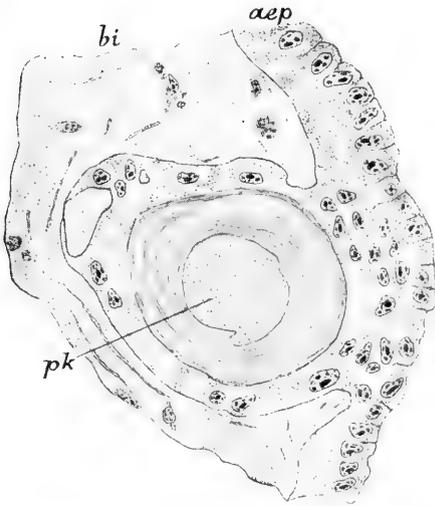


Fig. E¹.



Fig. F¹.



Fig. G¹.

Fig. C¹—G¹. 5 Stadien der Bildung des Perlsacks. 440:1.

Fig. C¹. Bildung einer kleinen Perle im Außenepithel.

Fig. D¹. Ausstülpung des Perlsacks in das Bindegewebe.

Fig. E¹. Beginnende Abschnürung des Perlsacks.

Fig. F¹. Nahezu vollendete Abschnürung des Perlsacks.

Fig. G¹. Perlsack und Außenepithel nach vollzogener Trennung.

Erklärung der Buchstaben auf S. 365.

Den Abschluß des Bildungsprozesses stellt Fig. G<sup>1</sup> dar; der Perlsack liegt zwar dicht neben dem Außenepithel, aber völlig von ihm getrennt. Zwischen ihnen befindet sich eine schmale Bindegewebsschicht; die Übereinstimmung beider Epithelien fällt hier, wo sie so dicht nebeneinander gelagert sind, besonders auf. Die Perle (p) ist auch hier nur zum Teil dargestellt.

Die Ablösung des Perlsacks vom Außenepithel vollzieht sich, wie ich noch ausdrücklich hervorheben möchte, ohne daß das Epithel nach außen eine Öffnung oder eine Einsenkung zeigt. Es bleibt vielmehr in allen Entwicklungsstadien des Perlsacks an der der Schale zugekehrten Seite geschlossen und unverändert, wie dies auch aus den beigegebenen Figg. B<sup>1</sup>—G<sup>1</sup> hervorgeht. Der Beginn der Perlbildung liegt mithin innerhalb des Außenepithels, wo die ersten Schalenschichten um ein gelbes Korn abgesondert werden. Die spätere Ausstülpung und Abschnürung des Perlsacks ist eine Folge des Wachstums der Perle.

Die Bildung des Perlsacks verläuft bei *Margaritana* ähnlich, wie sie BOUTAN (24) für *Mytilus edulis* beschrieb. In beiden Fällen ist er ectodermaler Herkunft und entsteht durch Abschnürung vom Außenepithel. Während aber nach BOUTAN'S Darstellung bei *Mytilus* ein vom Mantelschalenraum kommender Parasit eine Einstülpung des Ectoderms veranlaßt, findet bei *Margaritana* nur eine Spaltung des Außenepithels statt.

Die Art und Weise der Perlsackbildung legt die Frage nahe, ob nicht hier, ähnlich wie bei *Mytilus*, ein Einwandern der perlen-erregenden Ursache vom Mantelschalenraum in das Außenepithel und von dort in das Bindegewebe stattfindet. Dagegen sprechen mehrere Gründe: Zunächst das Vorkommen der gelben Substanz innerhalb des Bindegewebes und besonders auch innerhalb des Mantelinnenepithels; dann ihr Fehlen innerhalb des Mantelschalenraumes und endlich die Unwahrscheinlichkeit, die in der Annahme einer Wanderung der gelben Substanz vom Bindegewebe durch das Ectoderm in den Mantelschalenraum und der Rückverlagerung in das Außenepithel liegt.

Eine solche Wanderung müßte aber nach dem Vorgange BOUTAN'S, der diesen Weg für den *Mytilus*-Parasiten beschreibt, angenommen werden. Denn abgesehen von der großen Ähnlichkeit der gelben Substanz mit dem Periostracum wäre ihr Eindringen in den Mantelschalenraum von außen her unmöglich; dieser Raum ist, wie schon verschiedentlich hervorgehoben wurde, gegen die Außenwelt hermetisch

verschlossen. Zudem müßten dann die gelben Körner hier in größerer Anzahl vorhanden sein, was niemals der Fall ist. Sie finden sich zudem im Bindegewebe und besonders in den Partien in der Umgebung des Herzens der Muschel in solchen Mengen, daß ihre Entstehung im Tiere selbst als sehr wahrscheinlich anzusehen ist. Das erklärt auch am besten ihr Vorkommen in beiden Mantel-epithelien.

Außer den in geschlossenen Perlsäcken befindlichen Bildungen fand v. HESSLING (8) andere, mikroskopisch kleine Perlchen in den „Röhren des Gefäßsystems“. Die Möglichkeit des Vorkommens in den Blutgefäßen soll nicht bestritten werden, doch scheint ein Wachstum dieser Bildungen ausgeschlossen zu sein. Die Perlen zeigen zu viele Analogien mit der Schale, als daß nicht hier wie dort ein secernierendes Epithel vorausgesetzt werden müßte. Wie sie in das Blutgefäßsystem hinein gelangt sein können, soll im Folgenden noch erörtert werden.

Im Laufe meiner Untersuchungen fand ich kleine Perlbildungen, bei denen zunächst ein Perlsack nicht festzustellen war. Sie lagen in Höhlungen des Bindegewebes, deren Rand etwas dunkler erschien als das umliegende Mesoderm. An diesem Rande lagen, je nach der Größe der Bildung in verschiedener Zahl, langgestreckte, sehr dunkel tingierte Kerne. Nur an einigen trat ein schmaler Randsaum auf, in dem Kerne festgestellt werden konnten. Die Figg. H<sup>1</sup>—K<sup>1</sup> stellen solche Bildungen dar. Fig. H<sup>1</sup> zeigt ein Perlchen aus heller Schicht mit dem zentralen Körnchen (*pk*) aus gelber Substanz, das durch Verschmelzung mehrerer Partikel seine eigentümliche Form erhalten zu haben scheint. Von ihm gehen radiäre Strahlen zum Rande, der eine konzentrische Schichtung von dunkler Färbung aufweist. Die konzentrische Streifung der inneren Partien ist zwar zart, aber bei starken Vergrößerungen deutlich erkennbar. An einem Teile des Randes der Höhlung, in der die Perle liegt, bemerkt man einen heller gefärbten Randsaum, in dem sehr dunkel tingierte Kerne liegen.

Fig. T<sup>1</sup> läßt ähnliche Verhältnisse erkennen. Hier liegt die Perle dem an dieser Stelle zerrissenen Außenepithel des Mantels dicht an. Das zentrale Korn erscheint ebenfalls aus mehreren Teilen zusammengesetzt. Die radiäre Strahlung zeigt an mehreren Stellen Unterbrechungen. Wie schon hervorgehoben wurde, ist die organische Substanz der hellen Schicht, aus der auch diese Perle besteht, äußerst zart und wird infolgedessen durch Kohlensäureblasen, die sich bei der Auflösung des Kalkes in ihr bilden, leicht zerrissen.

Fig. K<sup>1</sup> zeigt mehrere Perlchen aus heller Schicht (*ph*), die neben dem Perlsack (*ps*) einer größeren Perle liegen. Diese Anordnung tritt nicht selten auf; man findet sie sehr oft bei Perlen

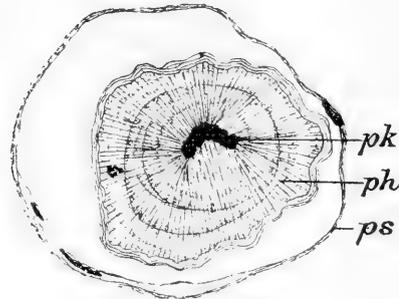
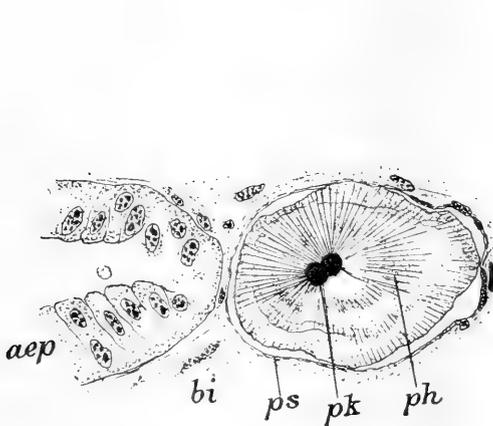
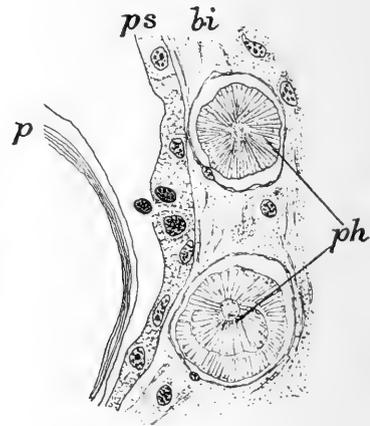
Fig. H<sup>1</sup>.Fig. J<sup>1</sup>.Fig. K<sup>1</sup>.

Fig. H<sup>1</sup>—K<sup>1</sup>. Perlen aus heller Schicht in dünnen Perlsäcken. 435 : 1.

Fig. H<sup>1</sup>. Im Bindegewebe gelegen.

Fig. J<sup>1</sup>. Nahe dem Außenepithel.

Fig. K<sup>1</sup>. Nahe dem Perlsack einer größeren Perle

am vorderen Rande der Mantelplatte, die von einem Mantelzapfen umgeben sind (Fig. T).

Die Tatsache, daß die Kerne des benachbarten Bindegewebes den am Rande der Höhlungen auftretenden sehr ähnlich sind, ohne allerdings deren dunkle Färbung zu zeigen, ferner der Umstand, daß die meisten der eben beschriebenen Bildungen aus heller Schicht

bestehen, legten den Gedanken nahe, diese Gebilde von den Perlen abzutrennen und ihnen eine gesonderte Entstehung innerhalb des Mesoderms zuzuschreiben. Eine solche Trennung ist indes nicht möglich, denn wie bereits früher (S. 316) ausgeführt wurde, entsprechen die Bildungen aus heller Schicht durchaus den Forderungen der v. HESSLING'schen Definition für die Perlen, nämlich daß sie konzentrisch und aus Schalenschicht gebildet sein müssen. Die Annahme, daß die sie umhüllenden Zellen dem Mesoderm entstammen, ließ sich nicht mehr halten, als Perlen aus heller Schicht gefunden wurden, die einen zweifellos ectodermalen Perlsack besitzen. Ferner bilden solche Perlen den Anfang größerer Bildungen, indem sich Perlmutter- und Periostracumschichten auflagern, was nur mit Hilfe eines secernierenden Epithels möglich ist. Fig. Y und Fig. 2, Taf. 17 stellen Perlen dar, deren zentrale Partien aus heller Schicht gebildet sind. Außer den Perlen aus heller Schicht fanden sich auch solche, die nur von Perlmutter-schichten gebildet waren, in jenen dünnwandigen Höhlungen des Bindegewebes.

Nach diesen Feststellungen erscheint es nicht angebracht, neben der Ableitung des Perlsacks vom Ectoderm, wie sie die Figg. C<sup>1</sup>—G<sup>1</sup> darstellen, noch eine zweite aus dem Mesoderm anzunehmen. Vielmehr müssen alle Perlhüllen als vom Außenepithel stammend angesehen werden. Dann fragt es sich, wie denn jene dünnen Perlsäcke zu erklären sind, die in den Figg. H<sup>1</sup>—K<sup>1</sup> abgebildet sind. Einen Anhalt zu ihrer Erklärung bieten Secernierungsstadien von Perlsäcken, wie sie weiter unten noch besprochen werden sollen. Es sei hier nur bemerkt, daß bei starker Secernierung ein Perlsack bis auf einen Bruchteil seiner ursprünglichen Breite reduziert werden kann und daß die Kerne in solchen Teilen des Perlsacks sehr dunkel tingiert erscheinen. Demnach wäre für die Perlsäcke in den Fig. H<sup>1</sup>—K<sup>1</sup> anzunehmen, daß sie ein erschöpftes Epithel darstellen, dessen Secernierung vorläufig beendet ist und das im Begriff steht sich zu regenerieren.

Ähnliche Bilder, wie sie Fig. Y darbietet, finden wir auch schon bei älteren Autoren. MÖBIUS (10) bringt in fig. J seiner Arbeit einen Schliff durch eine „Perle von Panama“; diese zeigt im Mittelpunkte einen „krystallinen Kalkkern“, der den gleichen Bau aufweist wie die helle Schicht bei *Margaritana*. Dieser Kern ist von einer „Epidermisschicht“ umgeben; zwischen den nun folgenden Perlmutter-schichten finden sich an einigen Stellen ebenfalls noch Einlagerungen von „krystallinischem“ Bau. In fig. 2 hat derselbe

Autor eine Perle „mit zwei Kernen krystallinischen Kalkes, um welche nur Perlmutter-schichten gelagert sind“ abgebildet (vgl. Fig. 2, Taf. 17).

PAGENSTECHE (9) bildet ebenfalls solche „krystallinischen Kerne“ und zwar von *Margaritana*-Perlen, ab.

v. HESSLING (8, p. 312) glaubt nicht an das Vorhandensein solcher Kerne. Er hat sie bei Perlen von *Margaritana* und auch von *Meleagrina* nie gesehen. Sie machen auf ihn den Eindruck „eines nicht hinreichend in Essigsäure aufgelösten oder beim Schliß sich ausgeschälten Centraltheiles, welcher aus Schalensubstanz besteht“ oder den von „wirklich fremden Körperchen, wie z. B. Quarzmolekülen, mit welchen sie in der Natur auch wirklich Ähnlichkeit haben, aber durch die Unlöslichkeit in Säuren sich zu erkennen geben“.

Ähnliche Bildungen, wie die hier beschriebenen, scheint JAMESON (20, p. 147) in denjenigen gefunden zu haben, die er als „concretions“ bezeichnet. „In many molluscs small free calcospheritic bodies occur at times in the connective tissues, which not being enclosed in epidermal sacs, cannot acquire the structure of the shell substance . . . they are more or less spherical, and composed of needle-like prisms of carbonate of lime radiating from the centre.“ Als Ursachen ihrer Entstehung gibt er degenerierte Sporocysten und tote Cercarien an. Eine genaue Angabe darüber, ob überhaupt eine Umhüllung vorhanden ist und worin diese besteht, fehlt leider. Einigen Anhalt bietet fig. 16, tab. 17 seiner Arbeit, die einen Schliß durch eine Perle von *Margaritifera margaritifera* LINN., Neuguinea, darstellt. Das Zentrum dieser Perle ist von „radially arranged prisms“ eingenommen, die größte Ähnlichkeit mit einem Perlchen aus heller Schicht haben.

Die dünnen Perlsäcke (Fig. H<sup>1</sup>—K<sup>1</sup>) bieten auch die Möglichkeit, das Vorkommen von kleinen Perlen im Gefäßsystem der Muschel zu erklären. Man kann beobachten, daß Perlsäcke und dünnwandige Blutgefäße sehr nahe zusammen liegen, so daß beim Zerreißen ihrer Wandungen Blutflüssigkeit in den Perlsack eindringen und die Perle wegspülen kann. Abgesehen hiervon ist es auch denkbar, daß v. HESSLING die Perlsäcke mit den dünnen Wänden und nur wenigen Kernen darin als Blutgefäße angesehen hat. Daß wir es hier nicht mit Röhren, sondern mit ringsum geschlossenen Räumen innerhalb des Bindegewebes zu tun haben, beweist die Durchsicht der Schnittserien solcher Perlen. Jedesmal treten die Perlsäcke nur in wenigen aufeinanderfolgenden Schnitten auf, wodurch ihre allseitige Abgeschlossenheit bewiesen ist.

Es wird notwendig sein, zum Schluß noch auf die Bildung der Muskelperlen einzugehen, die HERDMAN u. HORNELL (27, p. 27) von der der übrigen Perlen absondern. „It seems probably that these have been formed by the deposition of calcareous matter around a minute calculus in the tissues.“ Sie betrachten die Muskelperlen als „formed around microscopic calcospherules as centres of irritation“. Die von ihnen abgebildeten „calcospherules“ haben große Ähnlichkeit mit den Perlen aus heller Schicht. Über die Entstehung dieser Gebilde äußern sich die beiden Autoren nicht; die Bildung des Perlsacks soll hier in der Weise vor sich gehen, daß „ectoderm cells might migrate to the source of irritation and thus be responsible for the deposition of a pearl“.

Für *Margaritana* ist jedenfalls eine Trennung der Muskelperlen von den Mantelperlen nicht zugänglich. Sie zeigen wie jene einen vollständigen Perlsack und auch die gelbe Substanz im Mittelpunkt. Ihre Lage am und im Schließmuskel ist zum Teil durch das Wandern desselben zu erklären. Im übrigen läßt das Vorhandensein eines Epithels an der Muskelhaftstelle dieselbe Ableitung ihres Perlsacks zu wie bei den Mantelperlen.

In gar keinem Zusammenhange mit der Perlbildung stehen offenbar die Kalkkörnchen, die sich bei einem Teil der Muscheln im vorderen Mantelrande finden. Sie sind von wechselnder Gestalt und Größe und liegen bandartig angeordnet der Mantellinie parallel. Nach Behandlung mit salzsaurem Alkohol hinterlassen sie einen Rückstand, der geschrumpft erscheint und sich mit Hämatoxylin ähnlich wie Perlmuttersubstanz dunkelblau färbt. Auf Schnitten lassen sie keinerlei Struktur erkennen; auch fehlt jede Spur einer Umhüllung dieser Gebilde mit Bindegewebslamellen oder mit Epithelzellen. Sie liegen im Bindegewebe zerstreut, sowohl am Außen- und Innenepithel des Mantels als auch zwischen den Muskelbündeln des Mantelrandes.

#### b) Das Wachstum der Perlen.

MÖBIUS (10, p. 75) fand an Schliften durch *Margaritana*-Perlen, daß diese aus verschiedenen Schalenschichten aufgebaut waren. Das veranlaßte ihn, seine Wandertheorie aufzustellen: „Da die Perle in ihrem Bau mit der Schale übereinstimmt, so muß sie, wie diese, ihren Stoff vom Mantel empfangen. Vom Saume erhält sie die Epidermisschicht, von dem an diesen grenzenden Teile die Säulenschicht und von der inneren Mantelplatte die Perlmutter-schicht. Wird eine ursprünglich im Saume angelegte Perle durch die Mantel-

bewegungen oder andere Ursachen in die säulen- und dann in die perlmutterabsondernde Abtheilung geschafft, so erhält sie nach einander alle drei Schichten, bleibt sie hingegen an ihrer primären Bildungsstätte, so besteht sie nur aus einem Schichtensystem. Die Perle, nach deren Durchschnitt Fig. K gezeichnet ist (die Figur zeigt eine Periostracumlamelle mit anhaftender Prismenschicht, die zwischen Perlmutter-schichten gelagert ist), muss demnach aus der innersten Mantelabtheilung in den Saum und aus diesem durch den säulenbildenden Theil wieder nach innen gewandert sein.“

PAGENSTECHER (9, p. 504) schließt sich der von MÖBIUS aufgestellten Hypothese an. „Das großmaschige Parenchym, die lacunenartigen Gefässe erleichtern solche Streifen, die allem Anschein nach nur zwischen Peripherie und Dorsaltheil des Mantels stattfinden und die dünne centrale Partie jeder Mantelfläche unberührt lassen. Die Analogie der Schalenbildung spricht durchaus für die Ansicht, auch von MÖBIUS ausgesprochen, dass die Absonderung der betreffenden Stoffe an die bestimmten Oertlichkeiten gebunden sei. Der Bau der Perle ist dann ihr Wanderbuch. Hat die Perle eine gewisse Grösse erreicht, so wird ihre Wanderschaft beschwerlich und sie wird dann entweder an einer Stelle der Muschel verharren, wo sie, wie im gewöhnlichen Zustande leichter Öffnung der Schalen im Mantelrande, wenig hinderlich und deshalb nicht leicht verschoben wird, oder sie wird die über ihr liegende Decke atrophiren machen und ausfallen. Das Ausfallen ist natürlich das endliche Los der Perle . . .“

Gegen diese Wandertheorie spricht zunächst der mehrmalige Schichtenwechsel innerhalb der Perlen. Für die Perle, deren Schriff in Fig. Z abgebildet ist, müßte mindestens ein zehnmaliges Hin- und Herwandern zwischen verschiedenen Mantelpartien angenommen werden, was, abgesehen von anderen Erscheinungen, die auch dann noch unerklärt bleiben, sehr unwahrscheinlich ist. Das hauptsächlichste Hindernis der Perlenwanderschaft ist indes der Perlsack, dessen Existenz MÖBIUS und PAGENSTECHER noch nicht bekannt war.

Zur Erklärung der verschiedenen Schichten nimmt auch v. HESSLING (8, p. 315) ein Wandern der Perle an, schränkt aber ihre Bewegungsmöglichkeit wesentlich ein. „Dass dieselbe einer grossen Ortsveränderung fähig sei, also vermittels der Contractionen muskulöser Elemente oder Verschiebungen des Thieres in seiner Schale an Stellen gelange, welche weit entfernt sind von der Stätte ihrer Bildung, eine solche Annahme hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Vielmehr bezieht sich die Ortsveränderung der Perle auf ihre

allernächste Umgebung, wenn sie von der Grenze der einen absondernden Gegend in die andere übertritt, so z. B. von derjenigen, welche Perlmutter- in diejenige, welche Epidermissäulenschichten ausscheidet und umgekehrt.“

Neuerdings schließt sich CARL (31, p. 46—49) im großen und ganzen der Auffassung v. HESSLING's an, ohne zu einer befriedigenden Erklärung der Schichtenfolge zu gelangen. Er will „den Sekretionsmechanismus der Perle“ dadurch wesentlich vereinfachen, daß er die die Prismen umhüllende Conchyolinsubstanz mit dem Periostracum identifiziert, eine Auffassung, die auch nach meiner Meinung sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Damit hat CARL erreicht, „daß man in Übereinstimmung mit v. HESSLING eigentlich nur zwei spezifisch absondernde Teile des Mantels unterscheiden kann, nämlich „einen, welcher die sogenannte Epidermis mit der Prismenschicht anlegt und einen zweiten, welcher die Perlmutterschicht aufbaut“.

Man sieht nicht recht ein, worin hier die Vereinfachung bestehen soll, denn es bleibt nach wie vor die Aufeinanderfolge verschiedener Schichten zu erklären, wobei es ziemlich belanglos sein dürfte, ob zwei oder drei Schichten miteinander abwechseln. Es handelt sich ja ohnehin um drei verschiedene Schalenbestandteile, da, wie schon gezeigt worden ist, in den Perlen auch die helle Schicht auftritt (Fig. Y, Z; Fig. 1 u. 4, Taf. 17).

Es fällt an allen bisher besprochenen Hypothesen — die von PAGENSTECHEr vielleicht ausgenommen — auf, daß sie ganz einseitig nur die Entstehung der Perlen des Mantelrandes zu erklären versuchen, während sie die sämtlichen übrigen Perlen (vgl. S. 315), die doch denselben Schichtenwechsel zeigen, nicht berücksichtigen. Besonders deutlich tritt dies bei v. HESSLING und CARL hervor, die sich insofern in einer gewissen Zwangslage befanden, als das Vorhandensein des ihnen bekannten Perlsacks die Annahme so ausgedehnter Wanderungen, wie sie PAGENSTECHEr beschrieb, verbot.

Bevor ich zur Erklärung des Schichtenwechsels übergehe, muß noch ein Punkt erwähnt werden, der bisher gar nicht berücksichtigt wurde; er betrifft die Frage der Kalkablagerung in den Perlen, während sich alle vorhergehenden Erörterungen auf die Secernierung der organischen Substanzen bezogen. DUBOIS (25) läßt diese durch ein sog. Fensterepithel geschehen, während der Kalk durch besondere granulierten Wanderzellen, die das Fensterepithel passieren, secerniert wird. Die Untersuchung dieser Verhältnisse gestaltet sich äußerst schwierig, so daß über die Kalkeinlagerung noch recht

wenig bekannt ist. Da meine Untersuchungen stets an entkalkten Präparaten vorgenommen wurden, konnte ich über diesen Punkt keine Beobachtungen anstellen. Das Entkalken war notwendig, um die Perlen schneiden zu können.

Kehren wir nunmehr zur Erklärung des Schichtenwechsels innerhalb der Perle zurück, so kann gesagt werden, daß CARL ihrer richtigen Deutung sehr nahe war und daß wahrscheinlich nur der Mangel an eigenen Beobachtungen ihre Ablehnung durch ihn veranlaßte. Er schreibt (p. 46): „Wenn wir uns eine Perle denken, welche nach dem MÖBIUS'schen Schema das Periostracum (Epidermis), die Prismenschicht und Perlmutterschicht rund um den Kern angeordnet umfaßt, so müßte man logischerweise daraus folgern, daß das diese Perle hervorbringende Epithel, da es eben nur aus einer einzigen Zellage besteht, auch drei verschiedene biologische Funktionen besäße, die aufeinanderfolgend dann in die Erscheinung treten, wenn eine neue Schicht abgesondert wird. Oder anders ausgedrückt: das, was von den drei Epithelbezirken des Mantels gleichzeitig, doch räumlich getrennt, hervorgebracht wird (d. i. die Schale), entsteht bei der Perle auf dem gleichen Wege in drei zeitlich hinter einander gelegenen Perioden.“

Die angedeutete „logische Folgerung“ zieht CARL indes nicht. „Es hält schwer zu glauben, daß die beschriebene dreifache Schichtenfolge der Perle immer demselben einfachen Kranz von Epithelzellen ihren Ursprung verdanke. Es ist in der Tat nicht recht einzusehen, warum diese Elementarorganismen nach Absonderung des Periostracums plötzlich mit der Produktion der Säulenschicht beginnen sollten, um dann später, anscheinend ebenso unmotiviert durch Anlagerung der Perlmutterschicht zu beschließen.“

Einen Versuch zur Beantwortung dieser letzten Frage hat bereits v. HESSLING (8, p. 317) gemacht. „Thiere in Bächen mit geringer, niederer Pflanzenvegetation sind pigmentärmer als jene, welche in Bächen, von vielen Pflanzen bewohnt und mit den Wässern saurer Wiesen oder mit Fabrikabfällen gespeist, sich aufhalten. . . . Es ist klar, daß die normale, periodisch wiederkehrende Pigmentbildung, welche höchst wahrscheinlich mit dem Winterschlaf-ähnlichen Zustande der in der Tiefe des Grundes steckenden Thiere während der kalten Jahreszeit und mit ihrer trägen Verdauung des vollgestopften Darmschlauches zusammenfällt, durch pigmentreicheres Medium nur vermehrt wird, daß in Folge davon eine stärkere,

stetige Ablagerung dieses Farbstoffes in den Organen stattfindet und dieselbe auch bei der Bildung der Perlen sich betheiligt.“

Die von CARL abgelehnten Erwägungen geben, in der Form einer Behauptung ausgesprochen, die Erklärung für den Wechsel der Schichten innerhalb der Perlen: Der Perlsack ist imstande, sämtliche Schalenschichten nacheinander zu produzieren. Den direkten Beweis hierfür liefern die Muskelperlen, deren Perlsack vom Schließmuskel derart fest umschlossen ist, daß eine Ortsveränderung nicht stattfinden kann. Hier muß die Perle in demselben Perlsack verharren. Das Resultat eines solchen Bildungsprozesses sehen wir in Fig. Z; die Perle weist mehrmals wechselnde Schichten von Periostracum, Prismenschichten und Perlmutter-schichten auf, zwischen denen helle Schicht eingesprengt vorkommt.

Ferner ist der Perlsack befähigt, in seinen einzelnen Teilen zu gleicher Zeit verschiedene Schichtarten zu secernieren. Fig. L<sup>1</sup> stellt den Schliff durch eine

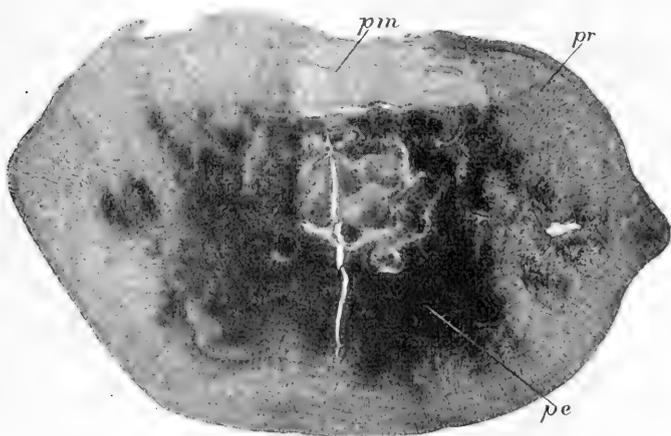


Fig. L<sup>1</sup>.

Schliff durch eine braune Perle aus dem Mantelrande. 14:1.

Perle des Mantelrandes dar, die in ihren inneren Partien einen mannigfachen Wechsel von Periostracum und Prismenschichten aufweist. Die peripheren Teile zeigen hauptsächlich Prismenschichten, während die Periostracumsubstanz stark zurücktritt. An einer Stelle der Peripherie tritt unvermittelt eine breite Lage von Perlmutter-schicht auf. Sie fügt sich derart in die Prismenschichten ein,

daß ihre gleichzeitige Entstehung mit diesen nicht bezweifelt werden kann.

Fig. S<sup>1</sup> zeigt in ihrem unteren Teile einen Periostracumstreifen, der zwischen Perlmutter-schichten liegt, eine Erscheinung, die vielfach in Perlen auftritt. Endlich wäre hier noch Fig. 1, Taf. 17 zu erwähnen, wo ein Komplex von heller Schicht mitten zwischen Perlmutterlagen erscheint.

Es könnte diesen Ausführungen entgegengehalten werden, daß es doch auch Perlen gibt, die nur aus einer der Schalenschichten bestehen, und daß diese dort gefunden werden, wo die entsprechende Schichtart vom Außenepithel des Mantels ebenfalls secerniert wird. Solche Fälle kommen zweifellos vor; es liegen Periostracumperlen an der äußeren Mantelfalte, Prismenschichtperlen in den Randbezirken des Mantels und Perlen aus heller Schicht an der Mantellinie. Diese Bildungen erklären sich durch die genetischen Beziehungen ihrer Perlsäcke zu dem benachbarten Außenepithel des Mantels, dessen Secretionstendenz, wenn man so sagen darf, sie noch einige Zeit behalten. Daß dies nicht immer der Fall ist und daß auch solche Perlsäcke wohl befähigt sind, mehrere Schichtarten zu produzieren, beweist die Perlmutteranlagerung (*pm*) an die Periostracumperle, die in Fig. W im Schnitt dargestellt ist, und beweisen die Auflagerungen von Perlmutterlamellen auf braune, also Prismenschichtperlen, und die Umhüllung der Perlen aus heller Schicht mit anderen Schalenbestandteilen (siehe Fig. Y). Es bilden jene Perlen nur eine seltene Ausnahme gegenüber der Zahl der übrigen, die aus mehreren Schalenschichten bestehen.

Erst die Feststellung der geschilderten Verhältnisse der Perlen legten mir den Gedanken nahe, auch für das Außenepithel den Beweis zu erbringen, daß es in allen Teilen des Mantels sämtliche Schalenschichten zu produzieren vermöge. Ich glaube den vollständigen, experimentellen Beweis für diese Behauptung in den Resultatender Schalenregenerationsversuche (32) zu besitzen (vgl. S. 304).

Damit war die innere Übereinstimmung zwischen Perlsack und Ectoderm bewiesen, was durch die Auffindung der einzelnen Stadien der direkten Ableitung des perlbildenden Gewebes vom Außenepithel bestätigt wurde.

Wie groß diese Übereinstimmung ist, soll hier nur an einem Beispiel gezeigt werden. Die Figg. M<sup>1</sup> und N<sup>1</sup> stellen Teile eines Schnittes durch eine entkalkte *Margaritana*-Schale und eines Perlenschnitts bei gleicher Vergrößerung dar. In beiden Fällen setzen

Prismenschichten an einer breiten Periostracumlamelle an, denen wiederum Perlmutter-schichten folgen. In Fig. M<sup>1</sup> fehlt leider die Geldrollenstreifung der Prismenschicht (*pr*), die sich sonst, auch an entkalkten Schnitten, leicht feststellen läßt; in Fig. N<sup>1</sup> ist sie vorhanden.

Wie vollzieht sich nun das Wachstum der Perlen? MÖBIUS (10, p. 71) stellte fest, „dass die Perle nicht durch ganze Kugelschalen,

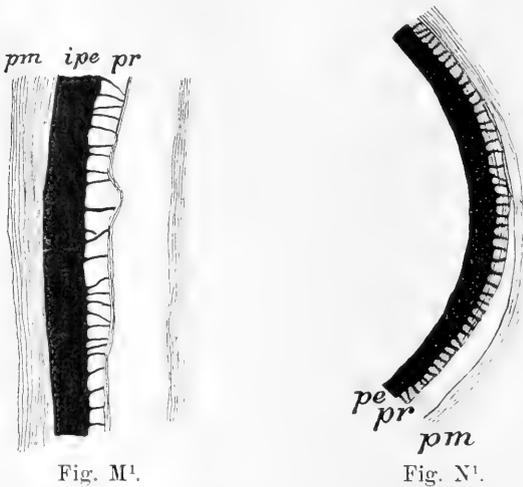


Fig. M<sup>1</sup>. Partie aus einem Schalenschnitt. 170:1.  
 Fig. N<sup>1</sup>. Partie aus einem Perlenschnitt. 210:1.

sondern durch Auflagerung kleiner Abtheilungen wächst. Nur selten begegnet man Schichten, die fast rund herumlaufen und durch ihre gleichmäßig dunklere Farbe ihre gleichzeitige Bildung bekunden.“ Dem ersten Satze kann man zustimmen; das schnelle Eindringen von Säuren zwischen die Perlmutter-schichten liefert einen gewissen Beweis für die kalottenförmige Gestalt ihrer einzelnen Lamellen. Ein weiterer Beweis ergibt sich aus der Betrachtung von Secer-nierungsstadien, die gleich besprochen werden sollen. Hingegen er-scheint es sehr zweifelhaft, ob die rundum laufenden Schichten ein-zelne Perlmutterlamellen sind; ihre dunklere Farbe scheint vielmehr anzudeuten, daß wir es hier mit einem dichter gelagerten Bande von Lamellen zu tun haben. Anscheinend homogene Bänder lassen sich mit steigender Vergrößerung immer wieder in Einzel-lamellen auflösen, deren Verlauf wegen ihrer außerordentlichen Feinheit nicht verfolgt werden kann. Es ist mir z. B. niemals ge-

lungen, den Beginn oder das Ende einer solchen Lamelle festzustellen.

Es gilt daher heute noch, was MECKEL in seiner Mikrogeologie (Berlin 1856, p. 25) schrieb: „Die Schichten der Perlmuttermasse stehen ausserordentlich dicht, unter einem guten Mikroskop kaum einzeln zu unterscheiden, so dass ihre Dicke meist unmessbar ist. Gegen BREWSTER's verständige Darstellung bemerkt CARPENTER, daß dann etwa 7500 Schichten auf den Zoll kommen müssten . . . In der That ist es bisher absolut unmöglich, die Zahl der feinsten Schichten genau zu bestimmen; doch ist es sehr wohl denkbar, dass deren weit mehr als 8000 auf einen Zoll gehen; nach Auskalkung erscheint die Zahl der Blätter klein, weil viele verkleben.“

In unser heutiges Maßsystem umgerechnet würde das für eine Perlmutterlamelle eine Dicke von  $2\frac{1}{2}$ — $3\mu$  ergeben. An solchen Stellen, wo die Lamellen nicht zu gedrängt liegen, läßt sich feststellen, daß ihre Dicke nur einen Bruchteil von  $1\mu$  betragen kann.

An vielen Perlschnitten läßt sich zwischen Perle und Perlsack ein Hohlraum konstatieren, der wohl durch Schrumpfung der Perle infolge der Auflösung des Kalkes entstanden ist. Mitunter trifft man nun solche Stellen an, wo beide sehr dicht zusammen liegen. Ein solcher Fall ist in Fig. O<sup>1</sup> dargestellt. Da, wo Perle und Perlsack sich berühren, zeigen beide eigentümliche Veränderungen. Der Perlsack ist in diesen Partien in der Regel viel dünner als im normalen Zustande; es lassen sich hier bedeutend weniger Zellkerne erkennen als in den angrenzenden Teilen, und die Kerne sind meist sehr dunkel tingiert. Die Perle weist an der Berührungsstelle einen zarten Saum auf, der bei der Hämatoxylin-Eosin-Färbung rot und bei der Säurefuchsin-Färbung gelb erscheint, während die anderen Perlmutterlamellen stets dunkelblau gefärbt sind.

Wir haben es bei der beschriebenen Erscheinung, die in dieser Form an einer größeren Anzahl von Perlen beobachtet werden konnte, jedenfalls mit einem Secernierungsstadium des Perlsackes zu tun, wie es auch in Fig. P<sup>1</sup> bei starker Vergrößerung gezeichnet ist. Der Perlsack (*ps*), der im oberen Teile der Zeichnung in normalem Zustande ist, wird im mittleren und unteren Teile bis fast auf  $\frac{1}{3}$  seiner ursprünglichen Stärke reduziert. Die Zellgrenzen verschwinden, und das Epithel nimmt eine etwas dunklere Färbung an. Die Zahl der Kerne beträgt meist nur noch  $\frac{1}{4}$  oder einen noch geringeren Bruchteil der vorher vorhandenen; die wenigen zurückgebliebenen Kerne sind meist sehr dunkel gefärbt. Neben

dem reduzierten Teile des Perlsackes liegt ein Randsaum der Perle, der, wie auch in der Zeichnung ersichtlich ist, bei starker Vergrößerung eine zarte Längs- und Querstreifung erkennen läßt. Erstere wird um so dichter, je weiter man sich vom Perlsack entfernt, und geht augenscheinlich in die Lamellen der Perle über. Der Randsaum gibt an mehreren Stellen Seitenzweige ab, die sich

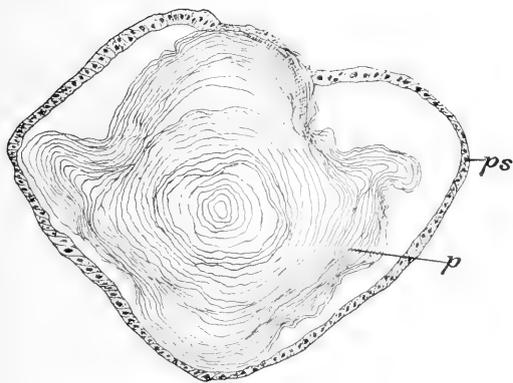


Fig. O¹.

Fig. O¹. Perle mit teilweise secernierendem Perlsack. 110:1.

Fig. P¹. Secernierungsstadium eines Perlsacks. 520:1.



Fig. P¹.

infolge ihrer oben erwähnten differenten Färbung noch eine Strecke weit verfolgen lassen. Dabei spalten sich von ihnen fortwährend kleinere Seitenzweige oder auch einzelne Lamellen ab.

Die starke Reduzierung des Perlsackes an der betreffenden Stelle dürfte sich wohl durch die Abgabe des Secrets erklären; der größte Teil der Kerne ist vielleicht rückgebildet, während die dunkel tingierten als erschöpfte Kerne zu betrachten wären. Im übrigen

kann die Reduktion, wie sich an einigen Stellen beobachten ließ, noch viel weiter gehen, so daß die Annahme, daß die Perlsäcke in den Figg. H<sup>1</sup>—K<sup>1</sup> solche infolge kräftiger Secernierung stark reduzierte Epithelien seien, immerhin einige Berechtigung haben dürfte.

Eine genauere Untersuchung des Secretionsprozesses, die mit speziellen Konservierungs- und Färbungsmethoden ausgeführt werden müßte, konnte an dem vorhandenen Material noch nicht vorgenommen werden. Einer solchen Arbeit bliebe die Lösung verschiedener Fragen vorbehalten, die hier noch nicht möglich war, von denen aber einige kurz angedeutet werden sollen.

Die erste dieser Fragen betrifft natürlich das Verhalten der Perlsackzellen und ihrer Kerne während der verschiedenen Stadien der Secernierung und nach ihrem Abschluß. Eine weitere Frage würde sich auf die etwaigen Unterschiede des secernierenden Epithels bei der Abscheidung der verschiedenen Schalenschichten beziehen. Ferner bedarf eine Erscheinung noch des Aufschlusses, die sich an vielen Perlen beobachten ließ; es ist dies die Anwesenheit kleinerer und auch größerer Gewebepartikeln zwischen den Lamellen der Perle. Diese Teilchen sind an ihrer starken Färbbarkeit leicht zu erkennen; in einigen Fällen glaube ich degenerierende Kerne innerhalb dieser Partikeln erkannt zu haben.

War bis jetzt vom Wachstum der einzelnen Perle die Rede, so soll nun noch die Verschmelzung mehrerer Perlen geschildert werden. Komplexe von zwei und mehr zusammengewachsenen Perlen kommen nicht selten vor; sie finden sich im Ligament, im Mantelrande, besonders häufig aber innerhalb des hinteren Schließmuskels. In Fig. 19, Taf. 18 ist eine Perle dargestellt, die fünf deutlich getrennte Teile zeigt, wahrscheinlich also aus ebenso vielen Perlen zusammengewachsen ist. Die Figg. Q<sup>1</sup> und R<sup>1</sup> zeigen den Bildungsprozeß, der zu der Entstehung mehrfacher Perlen führt. Man findet zuweilen mehrere Perlsäcke nahe beieinander liegen, so daß sie nur noch durch schmale Bindegewebszonen getrennt sind. Man kann sich denken, daß ein ferneres Wachstum der Perlen, das notwendig auch eine Erweiterung der Perlsäcke bedingt, ein Verdrängen des zwischen ihnen liegenden Bindegewebes zur Folge hat. In Fig. Q<sup>1</sup> ist dieser Prozeß bereits bis zur vollständigen Verdrängung des mesodermalen Gewebes gediehen; die beiden Perlsäcke (*ps*) berühren sich unmittelbar und sind an der Berührungsstelle stark abgeflacht. Im Verlaufe des weiteren Wachstums werden beide Epithelien an dieser Stelle immer dünner, bis schließlich ein Zerreißen statt-

findet, worauf beide Perlen verschmelzen. Fig. R<sup>1</sup> läßt noch deutlich den Perlsack der kleineren Perle erkennen, obwohl die Verwachsung der beiden Perlen bereits vollzogen ist. In Fig. S<sup>1</sup> ist das Resultat einer mehrfachen Verschmelzung von Perlen dargestellt, die dann

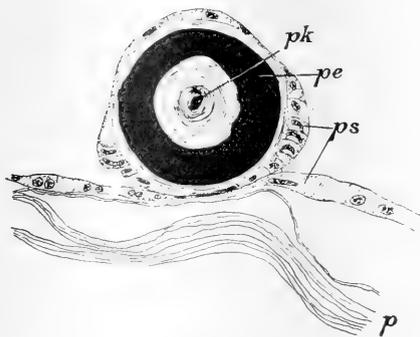
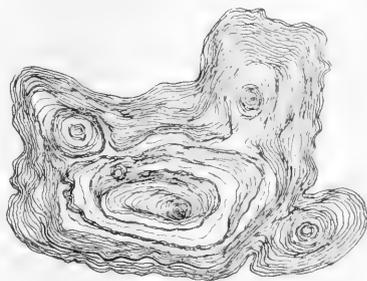
Fig. Q<sup>1</sup>.Fig. R<sup>1</sup>.

Fig. Q<sup>1</sup>—S<sup>1</sup>. 3 Stadien der Verwachsung zweier Perlen.

Fig. Q<sup>1</sup>. Dichte Lagerung zweier Perlsäcke vor ihrer Verschmelzung. 200:1.

Fig. R<sup>1</sup>. Verschmelzung zweier Perlen. 200:1.

Fig. S<sup>1</sup>. Verschmelzung von fünf Perlen. 60:1.

Fig. S<sup>1</sup>.

von gemeinsamen Schichten umgeben sind. Endlich zeigt Fig. 2, Taf. 17 einen Schliff durch zwei miteinander verwachsene Perlen. Ihre beiden Zentren sind aus heller Schicht gebildet, der ein breites Periostracumband folgt. Die linke Perle läßt in ihrer Mitte 2 Perlchen aus heller Schicht erkennen, die vor der Umlagerung mit Periostracumsubstanz miteinander verwachsen sein müssen. In beiden Perlen wechseln breitere Perlmutterschichten mit Periostracumlagen ab, die nur ganz schwache Ansätze von Prismenschichten zeigen, die man nur da wahrnimmt, wo das Periostracum im Schliff von der Fläche getroffen ist. Das ist z. B. an der innersten gelben Lamelle der größeren Perle der Fall, deren Rand die polygonale Felderung aufweist.

## 5. Die Schalenperlen.

Unter Schalenperlen sind solche Perlen zu verstehen, die im Mantel des Tieres gebildet sind und dann erst an bzw. in die Schale verlagert wurden. Auf Schliffen lassen sie stets eine konzentrische Lagerung ihrer Schichten erkennen. Dadurch unterscheiden sie sich von den perlartigen Auswüchsen der Schale, denen eine solche Schichtung nicht zukommt. Im Folgenden sollen diese Bildungen als Schalenkonkretionen bezeichnet werden. Mit Rücksicht auf die große Rolle, die sie früher besonders bei Versuchen über die Bildung künstlicher Perlen gespielt haben, sei hier näher auf sie eingegangen.

### a) Die Schalenkonkretionen.

JAMESON (20, p. 147) scheidet sie als „blisters“ von den Perlen. „It is proposed to confine this term to internal excrescences of the shell, which are caused by the intrusion of foreign bodies between the mantle and the shell, or by the secretion of a nacreous cicatrix to close the perforation of boring molluscs, worms, or sponges. These are sometimes referred to as attached pearls or even as pearls but have a totally different mode of origin and should never be confused with the latter.“

Der von JAMESON (20) gebrauchte Vergleich dieser Schalenauswüchse mit blasenförmigen Bildungen ist sehr zutreffend; besonders gilt das im Hinblick auf die Schale von *Anodonta*, deren Innenfläche mitunter viele derartige Gebilde zeigt. Bei *Margaritana* sind sie verhältnismäßig selten. Diese Tatsache erklärt sich durch die Bildungsweise der Konkretionen. Sie verdanken ihre Entstehung irgendeinem Fremdkörper, der zwischen Mantel und Schale des Tieres geraten ist. Das kann auf zweierlei Art und Weise geschehen: zunächst durch eine verletzte Stelle der Schale oder aber dadurch, daß der Mantel am Rande auf eine kurze Strecke von der Schale abgelöst wird. Da die dünne Schale von *Anodonta* leicht durchbrochen wird, ist hier das häufige Vorkommen der Konkretionen erklärlich; die eingedrungenen Fremdkörper reizen die benachbarten Mantelpartien zu einer stärkeren Secretproduktion, die zu ihrer Überdeckung mit Schalenschichten führt. Die viel kompaktere Schale von *Margaritana* leistet etwaigen Angriffen von außen einen kräftigeren Widerstand; nur bei sehr alten Muscheln findet man Schalenstellen, die durch Abtragung der kalkhaltigen Schichten so dünn geworden

sind, daß sie leicht durchbrochen werden können. Bei der Flußperlmuschel kommt es viel öfter vor, daß der Mantelrand gewaltsam von der Schale abgetrennt wird und Fremdkörper durch die so entstandene Öffnung in den Mantelschalenraum gelangen. Die Erklärung dafür ist in der Lebensweise der Muschel zu finden. Bekanntlich lebt sie in Bächen mit starkem Gefälle; das hintere Ende des Tieres, das aus dem Boden hervorragt, ist in der schnellen Strömung manchen Verletzungen ausgesetzt. So fand ich z. B. in der Ruwer (Hunsrück) eine *Margaritana*, aus deren Schalenöffnung das Bruchstück eines Zweiges hervorragte, das zwischen Mantel und Schale eingedrungen war. Ein Teil des im Inneren des Mantelschalenraumes befindlichen Holzes war mit Perlmutter-schichten umhüllt.

An einigen Schalen ließ sich auf der Innenfläche eine wurmartig gekrümmte Leiste von etwa 4—5 cm Länge und 1 mm Höhe erkennen. Querschliffe, die an verschiedenen Stellen durch eine solche Leiste geführt wurden, zeigten unterhalb derselben einen kleinen Hohlraum innerhalb der Schale, der mit einer schwärzlich-braunen, formlosen Masse gefüllt war. Wie der intensive Fäulnisgeruch bewies, bestand sie aus zerfallender organischer Substanz, an der keine Einzelheiten zu erkennen waren. Jedenfalls war sie auf dem eben angegebenen Wege in den Mantelschalenraum gelangt, da die Schale selbst unverletzt war. Neben diesen Schalenauswüchsen, die zur Abkapselung eines Fremdkörpers dienen, finden sich andere, massive, die keinen Hohlraum besitzen. In Fig. J ist eine solche lokale Schalenverdickung, die in diesem Falle aus *Periostracum*substanz besteht, abgebildet. Für die Erklärung dieser Gebilde bietet sich nirgends ein Anhalt, es sei denn, daß ihre Entstehung auf abnormalen Verhältnissen in der secernierenden Mantelpartie läge, was sich indes nur schwer feststellen läßt.

Auf der Ablagerung von Perlmutter-schichten um die im Mantelschalenraum befindlichen Fremdkörper beruht ein alter Industriezweig der Chinesen, nämlich die Herstellung von Halbperlen und kleinen Schmucksachen mit Perlmutterüberzug, wie sie CARL (31, p. 50) beschreibt. Es sind viele Versuche angestellt worden, diese Eigenschaft der Muschel zur Herstellung künstlicher Perlen zu benutzen. LINNÉ soll durch ein Verfahren, das er geheim hielt, die Bildung freier Perlen erreicht haben. Doch ist es bis heute noch nicht gelungen, dieses Ziel zu erreichen.

## b) Die Lage der Schalenperlen.

Es kommen für die Lagerung der Schalenperlen bei *Margaritana* hauptsächlich drei Bezirke in Betracht: der Schalenrand, die Mantellinie und der Vorderrand der Mantelplatte. Seltener sind sie innerhalb der Schalenfläche und an den Muskelhaftstellen; am Ligament fehlen sie gänzlich.

Am Schalenrande liegen die Perlen in der Regel in flachen Einsenkungen, die allerdings durch das Wachstum der umliegenden

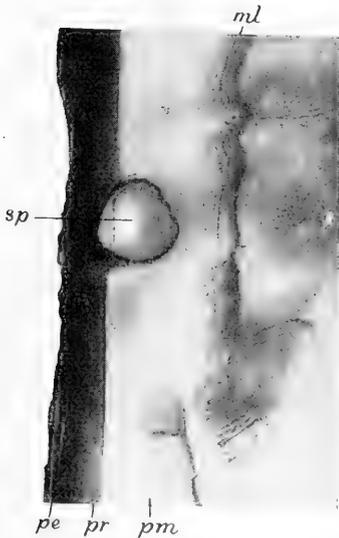


Fig. T¹.

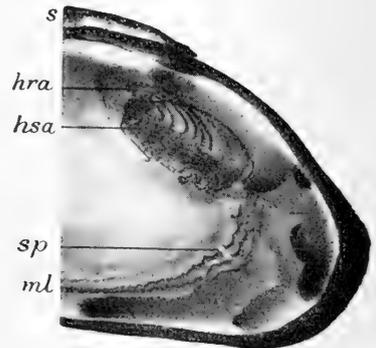


Fig. U¹.

Fig. T¹. Schalenperle am Schalenrande. 2:1.

Fig. U¹. Schalenperle an der Mantellinie. Etwas verkl.

Schalenpartien beständig an Tiefe zunehmen. In Fig. T¹ ist eine Schalenperle (*sp*) aus dem Rande einer *Margaritana*-Schale dargestellt. Die benachbarten Schalenteile beginnen bereits die Perle zuzudecken; an der dem Schaleninneren zugekehrten Seite greift ein vorspringender Rand schon ziemlich weit über die Höhlung, in der die Perle liegt. Diese zeigt auf dem größten Teile ihrer Oberfläche lebhaften Perlmutterglanz, der nur an ihrem äußeren Rande fehlt, wo sie eine dunkle, bräunliche Färbung aufweist. Das erklärt sich dadurch, daß die Perle mit jenem Rande in dem Bereich der prismenbildenden Mantelrandzone liegt und daher eine Auflagerung von Prismen-

schichten erhält, die ihren Rand dunkel erscheinen läßt. Die hier beschriebene Schalenperle ist übrigens dieselbe, die auch in Fig. 20, Taf. 18 dargestellt ist; sie ist in jene Schale, die nur eine kleine Schalenperle aufweist, mit hineingezeichnet worden. Die kleinere Perle zeigt übrigens sehr lebhaft Farbtöne, die in der Zeichnung zum Ausdruck kommen.

Ein wesentlich anderes Bild bieten diejenigen Perlen, die in der Nähe der Mantellinie befestigt sind. Nach PAGENSTECHE (9, p. 504) entspricht ihnen „ein plötzlich ansteigender, sachte abfallender Wulst in der Richtung des Wachstums“. Fig. U<sup>1</sup> zeigt eine solche, im hinteren Teile der Schale befestigte Perle (*sp*). Dieses Bild ist typisch für sämtliche Schalenperlen, die sich an der Mantellinie finden. An Schliffen durch solche Bildungen läßt sich die auffallende Tatsache konstatieren, daß wir es bei ihnen stets mit Perlen zu tun haben, die nur aus heller Schicht gebildet sind, und daß diese regelmäßig der hellen Schichtzone ansitzen, die von der Mantellinie zum Schloß zieht. Die Figg. V<sup>1</sup>—X<sup>1</sup>, sowie Fig. 6, Taf. 17 lassen diese Verhältnisse klar erkennen.

Fig. V<sup>1</sup> stellt ein Perlchen aus heller Schicht dar, das eben erst an der Mantellinie befestigt ist. Die helle Schicht (*h*) erreicht an der rechten Seite der Figur die Schalenoberfläche, wo sie einen „Ölflecken“ (*oe*) durchsetzt. Typischer ist das Bild, das Fig. W<sup>1</sup> bietet. Hier liegt das Perlchen (*ph*) direkt der hellen Schicht (*h*) an; es ist erst von wenigen Perlmutter-schichten überdeckt. In dieser Form treten die meisten Bildungen an der Mantellinie auf; sie erklärt sich durch die vollständige Bedeckung der Perle mit Perlmutter-schichten im Verlauf des weiteren Wachstums, wodurch sie endlich der Beobachtung entzogen werden. In Fig. X<sup>1</sup> ist ein solcher Fall dargestellt; eine schwache Aufwölbung der Schale läßt vermuten, daß sie durch darunter liegende Perlen verursacht ist. Der Prozeß der Einbettung in die Schale ist hier schon weit fortgeschritten. Auch hier liegen die Perlen (*ph*) der hellen Schicht unmittelbar an. Fig. 6, Taf. 17 zeigt den „plötzlich ansteigenden Wulst“ und dessen allmähliches Abflachen in der Wachstumsrichtung. Wie auch die Schichten des äußeren Periostracums zeigen, haben wir uns den Schalenrand in dieser Richtung zu denken. Das Periostracum ist hier in seiner natürlichen Farbe dargestellt. Es ist in dieser Figur dunkler als z. B. in Fig. 1, Taf. 17; das erklärt sich aus der verschiedenen Dicke beider Schriffe. Je dünner der Schliff angefertigt wird, um so mehr nähert sich die Farbe des Periostracums einem hellen Gelb,

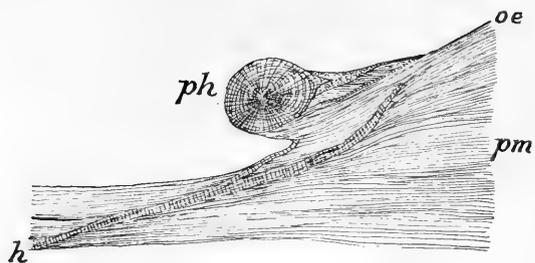


Fig. V¹.

Schalenperle aus heller Schicht an der Mantellinie. 12:1.

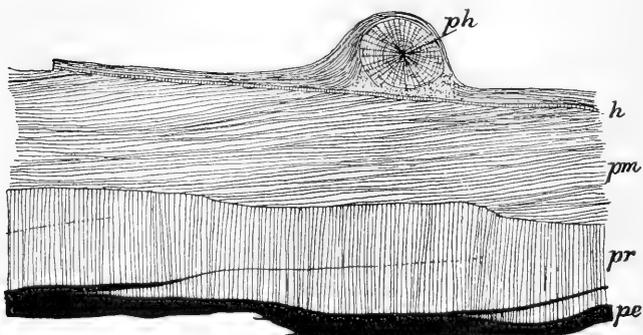


Fig. W¹.

Überdeckte Schalenperle aus heller Schicht. 14:1.

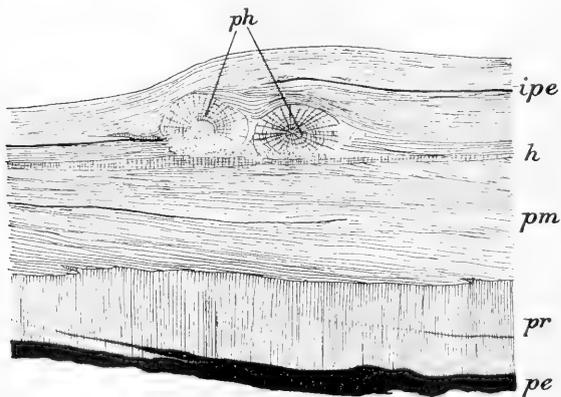
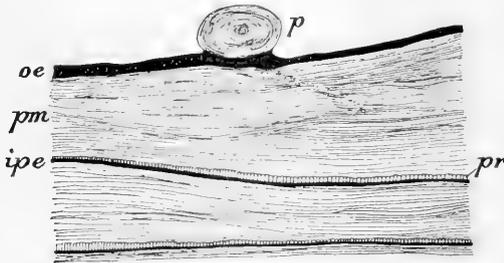


Fig. X¹.

2 Perlen aus heller Schicht in der Schale. 14:1.

während es im umgekehrten Falle hellbraun bis dunkelbraun erscheint. Die Bänder des äußeren Periostracums biegen, nachdem sie eine Strecke weit die Oberfläche der Schale gebildet haben, nach innen, wo sie schnell an Stärke abnehmen und sich zuweilen in zwei oder drei zarte Lamellen auflösen, die sich weit in die Prismenschichten hinein verfolgen lassen (vgl. Fig. C und E). Die Lagen der inneren Perlmutter-schicht, die mit Periostracum und Prismenschichten gleiche Streichungsrichtung besitzen, werden von einer hellen Schichtzone begrenzt, die bekanntlich den Weg der Mantellinie bezeichnet. An dieser liegt eine Perle aus heller Schicht, die die Hervorwölbung der Schale an dieser Stelle verursacht hat.

Bevor die komplizierten Verhältnisse dargestellt werden, wie sie in demjenigen Teile der Schale herrschen, dem der vordere Rand der Mantelplatte anliegt, sollen hier die Schalenperlen besprochen werden, die man vereinzelt in der Mitte der Schalenfläche antrifft.

Fig. Y<sup>1</sup>.

Eben angewachsene Schalenperle auf einem Ölfleck (oe). 48:1.

Fig. Y<sup>1</sup>—A<sup>2</sup> zeigt solche Bildungen. Die erste der Figuren stellt einen Schliff durch eine kleine Perle dar, die auf einem dunkelbraunen „Ölfleck“ befestigt war. Der dunklen Farbe desselben entsprechend zeigt der Schliff an seinem oberen Rande eine breite Lage von Periostracum (oe). Die ansitzende Perle (p) zeigt außer einer dünnen Periostracumschicht nur Perlmutterlagen. Zwei Lamellen vom inneren Periostracum (ipc) zeigen deutliche Ansätze von Prismenschichten (pr). In Fig. Z<sup>1</sup> sind ebenfalls 2 Perlen abgebildet, die auf einer Periostracumunterlage liegen und von Periostracumsubstanz umlagert sind. Innerhalb der Perlmutter-schichten (pm) liegt ein drittes, sehr kleines Perlchen. In Fig. A<sup>2</sup> läßt nur eine schwache Wölbung der Schaleninnenfläche erkennen, daß an dieser Stelle eine

Perle in der Schale vorhanden ist. Erreicht die aufgelagerte Perlmutter-schicht nur geringe Mächtigkeit, wie in Fig. Z<sup>1</sup>, so schimmert außerdem die dunkle Periostracumsubstanz durch und zeigt damit die Lage der Perle an. Die größere der beiden Perlen, die in



Fig. Z<sup>1</sup>.

2 auf einem Ölfleck angewachsene und überdeckte Schalenperlen. 18:1.

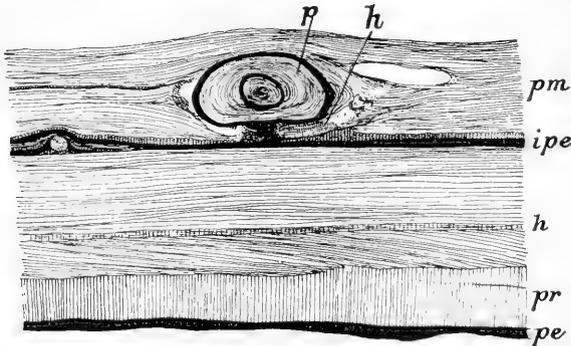


Fig. A<sup>2</sup>.

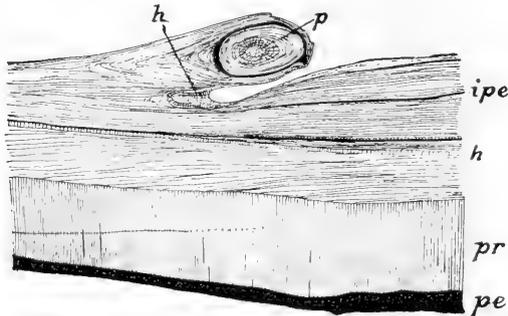
Überdeckte Perlen innerhalb der Schale. 10:1.

Fig. A<sup>2</sup> abgebildet sind, ist durch Ablagerungen von Periostracum-substanz mit einer dunklen Schicht (*ipe*) verbunden. Von besonderem Interesse ist das Vorkommen von heller Schicht (*h*) neben und unter der Perle. Auf einer Lamelle von innerem Periostracum ist ein kleines Perlchen aus heller Schicht befestigt.

Die Perle, die Fig. B<sup>2</sup> im Schliiff darstellt, zeigt ähnliche Verhältnisse wie diejenige in Fig. V<sup>1</sup>. Ein Schalenvorsprung trägt in sich eine Perle, deren Kern aus heller Schicht gebildet ist, dann folgen Perlmutter-schichten und eine Periostracumlamelle. Eigentümlicherweise findet sich auch hier an der Anheftungsstelle der Perle ein Komplex von heller Schicht (*h*).

Ganz anders sind diejenigen Perlen der Schale angefügt, die

am vorderen Rande der Mantelplatte gebildet sind. Dort findet man sie in Vertiefungen der Schale, die in der Wachstumsrichtung verlaufen. Fig. C<sup>2</sup> stellt eine solche Perle dar, die nach Entfernung des sie umhüllenden Perlsacks lose in einer Schalenvertiefung lag; eine Verbindung mit der Schale war bei ihr nicht vorhanden.

Fig. B<sup>2</sup>.

Schalenperle in einem Schalenvorsprung gelegen. 10:1.

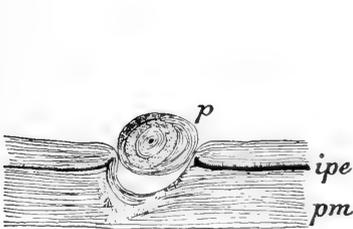
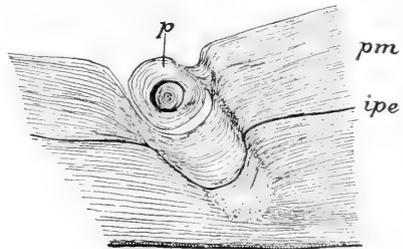
Fig. C<sup>2</sup>.Fig. D<sup>2</sup>.

Fig. C<sup>2</sup>. Perle noch lose in einer Schalenvertiefung. 14:1.

Fig. D<sup>2</sup>. Perle in einer Schalenvertiefung gelegen und mit der Schale verwachsen. 14:1.

Fig. D<sup>2</sup> zeigt den Schliff durch eine Perle, die an einer Seite mit der Schale verbunden ist; zum größten Teile liegt sie noch frei in einer Schalenhöhle, die sich noch eine Strecke weit in die Schale hinein fortsetzt. Daß diese Vertiefungen nur durch ein Zurückbleiben im Wachstum entstanden sind, wird durch das Ausbiegen der Periostracumlamelle (*ipe*) bewiesen. Die Perlmutter-schichten zeigen dieselbe Erscheinung, die aber bei ihnen infolge der Feinheit der Lamellen nicht verfolgt werden kann.

In Fig. E<sup>2</sup> ist der Schliff durch ein Schalenstück dargestellt, in dem eine Perle bereits soweit mit Schalenschichten zugedeckt ist, daß nur noch ein kleiner Teil ihrer Peripherie frei liegt. Auch hier ist wieder an der Anheftungsstelle helle Schicht vorhanden und zwar an der linken Seite der Perle. An ihrer rechten Seite tritt eine polygonale Felderung auf, die dadurch entstanden ist, daß Prismenschichten im Schliff quer getroffen sind. An zwei Stellen wird der kontinuierliche Verlauf der Schalenschichten durch helle Schichtzonen unterbrochen, die schräg zur allgemeinen Streichungsrichtung verlaufen. Ähnlich wie in Fig. R, wo sie den Weg der Mantelhaftmuskel bezeichnen, brechen die Schichten des inneren Periostracums (*ipe*) unvermittelt an ihnen ab. Auf die Erklärung dieser Erscheinungen muß ich später zurückkommen.

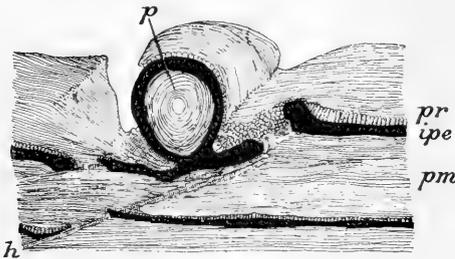
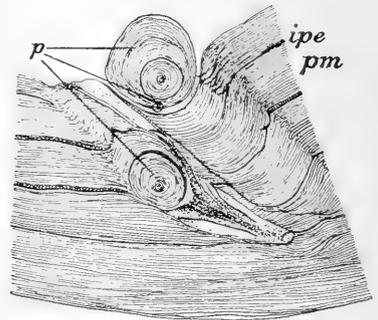
Fig. E<sup>2</sup>.Fig. F<sup>2</sup>.

Fig. E<sup>2</sup>. Schalenperle, von Schalenschichten fast zugedeckt. 18:1.

Fig. F<sup>2</sup>. Schalenperle innerhalb der Schale. 14:1.

Fig. F<sup>2</sup> bringt in einem Schliff verschiedene Stadien der Entwicklung der Schalenperlen. Es lassen sich hier zwei parallel verlaufende Schalenhöhlungen erkennen, die im Schliff getroffen sind. Am Ausgang der größeren Schalenvertiefung liegen zwei Perlen, von denen die kleinere nur aus heller Schicht gebildet ist. Innerhalb der zweiten Schalenhöhle, ungefähr in ihrer Mitte, bemerkt man eine dritte Perle, die vollkommen mit Schalenschichten überdeckt ist. Das Auffinden solcher zugedeckten Perlen ist natürlich vollkommen vom Zufall abhängig, da an der Schaleninnenfläche nichts auf ihre Anwesenheit hinweist. Besonders zahlreich liegen diese Bildungen in der Schalenverdickung, die sich vom Schloßzahn an der Haftstelle des vorderen Schließmuskels entlang zum Schalen-

rante erstreckt, also dem Vorderrande der Mantelplatte gegenüber. Mitunter findet man in ein und derselben Schalenvertiefung an verschiedenen Stellen Perlen eingelagert, die im Laufe des Wachstums in die Schale eingeschlossen worden sind.

### c) Die Entstehung der Schalenperlen.

Untersuchungen über die Bildung der Schalenperlen sind von PAGENSTECHEK (9), NATHUSIUS-Königsborn (11), F. MÜLLER (13) und BOUTAN (24) angestellt worden; JAMESON (20) spricht sich ebenfalls, wenn auch nur kurz, über ihre Entstehung aus.

NATHUSIUS-Königsborn (11) und F. MÜLLER (13), die bekanntlich ein Wachstum der Molluskenschale durch Intussusception annehmen, waren der Ansicht, daß die Perlen aus der Schale hervorzuwachsen und sekundär in den Mantel verlagert würden. PAGENSTECHEK (9), BOUTAN (24) und JAMESON (20) betrachten dagegen den Mantel als Bildungsstätte der Perlen, ihre Befestigung an die Schale als einen sekundären Prozeß, der nur bei einem Teil der Bildungen stattfindet. Im Folgenden soll nachgewiesen werden, daß die Ansicht der drei letztgenannten Autoren wohl die richtigere ist, indem der Prozeß der Anschweißung von Perlen an die Schale in den verschiedenen Stadien dargelegt wird.

NATHUSIUS-Königsborn (11, p. 82) geht nur kurz auf die Perlbildung ein; seine Beobachtungen und Erklärungen über diesen Vorgang seien hier wiedergegeben. „Ich habe das Glück gehabt, in einem ziemlich ausgewachsenen *Mytilus* zwei kleine, noch angewachsene Perlen, dicht neben einander stehend, in der Basis des grossen Schliessmuskels zu finden und gelang es, einen befriedigenden Querschliff durch diese Schalenregion und die beiden Perlchen selbst herzustellen, aus welchem in fig. 56, tab. 11 das wesentlichste abgebildet ist.“

„Dieses Präparat ergibt mit unzweideutiger Bestimmtheit, dass die äussere Schicht dieser Perlchen, deren Struktur mit der der orientalischen übereinstimmt, eine kontinuierliche Fortsetzung der Basalschicht des Muskelansatzes ist . . ., sie ergibt ferner, dass der Punkt, von welchem die Bildung dieser Perlen ausgeht, unterhalb der Basalschicht und innerhalb des gewöhnlichen Perlmutter liegen muss, wie denn auch ihr Inneres noch mit geschichteten Massen des letzteren. . . ausgefüllt ist; dass aber auch die blaue Schicht, wie sich an dem etwas grösseren Perlchen zeigt, an diesen abnormen Vorgängen participirt.“

„Dauert der Bildungsprocess, der diese Perlen schon so weit aus der Perlmutter-schicht hat hervorwachsen lassen, an, so muss er früher oder später zu einer wirklichen Abschnürung derselben führen, nach welcher sie sich dann in den Weichtheilen des Thieres finden werden. Doch es handelt sich hier um ein sehr unklares Gebiet und ich bin weit entfernt, die Möglichkeit dessen zu bestreiten, dass Perlen sich auch, wie häufig behauptet wird, in den Weichtheilen des Thieres ohne Zusammenhang mit der Schale bilden können.“

Wie NATHUSIUS-Königsborn zu Beginn seiner Abhandlung mittheilt, war er gezwungen, an konserviertem Material zu arbeiten, worin die Mantelperlen sehr schwer aufzufinden sind; daran lag es jedenfalls, daß er Perlen im Mantel nicht festgestellt hat. Bei den beiden Perlen, die er im Schließmuskelansatz fand, handelt es sich ohne Zweifel um solche Gebilde, die bereits an der Schale befestigt waren, ehe der vorrückende Schließmuskel diese Stelle erreichte und sie mit heller Schicht — „der Basalschicht des Muskelansatzes“ — überdeckte. An einer anderen Stelle bemerkt derselbe Autor „... ich begnüge mich hier mit der Andeutung, dass die Perlen ... direkt aus dieser Schicht hervorgehen“ (p. 67).

F. MÜLLER (13) ist der gleichen Ansicht wie NATHUSIUS-KÖNIGSBORN; auch er betrachtet die Perle als eine Bildung innerhalb der Schale. Da er in seiner Arbeit fortwährend auf Schalenperlen, die PAGENSTECHER (9) beschrieben hat, Bezug nimmt, so wird es notwendig sein, zunächst die Ansicht dieses Forschers über ihre Bildung kennen zu lernen. Er beschreibt die Entstehung der Perlen im Mantelgewebe und meint, daß schließlich das umliegende Gewebe zerreißen und die Perle herausfallen müßte. „Es können aber solche ausgefallenen Perlen zwischen Mantel und Schale bleiben und dort wieder angelötet und allmählich begraben werden. Ein gutes Beispiel hierzu liegt vor mir. Die Perle ist in eine Grube der Schale aufgenommen und an den Seiten mit einem Walle eingeeengt worden, vom Rücken her aber mit der Schale verschmolzen und selbst mit weniger glänzender Schicht bedeckt. Die nach dem Schalenrand zu liegende Stelle ist mit etwas brauner Schalensubstanz bedeckt, während eine zwischenliegende Stelle noch den alten Glanz hat. Es wäre dies frei eine recht schöne Perle gewesen und ich kann mir den Process auf keine Weise als ein Lösen aus der Schale, die daselbst äusserlich nicht beschädigt war, sondern nur als das Gegenheil denken.“

F. MÜLLER (13, p. 226) erklärt diese Erscheinung ganz anders.

„Die Schale ist eben ein belebter Organismus. Die Perle wurde ihr nicht durch Schichten vom Mantel her angekittet, sondern sie wurde von der Schale aus umwachsen. Die Grube in der Schale kann nur durch einen Reiz, welchen die harte Perle auf die Innenfläche der belebten Schale ausübte, entstanden gedacht werden.“ (p. 228) „Es scheint mir . . . mehr der Wahrheit zu entsprechen, die mit der Struktur der Perlmutter-schicht an den Muskelansätzen vollständig übereinstimmend geschichteten Perlen als eine an dieser Stelle aus der Schale hervorgewachsene und sich allmählich abschnürende Konkretion zu betrachten.“

BOUTAN (24), der bekanntlich den Perlsack aus einer von einem Parasiten bewirkten Einstülpung des Mantelaußenepithels entstehen läßt, betrachtet die Schalenperlen gewissermaßen als nicht zu Ende geführte Bildungen freier Perlen. Nach seiner Auffassung werden viele Perlen, die in solchen offenen Perlsäcken entstanden sein sollen, an die Schale gekittet, ehe der Perlsack sich geschlossen und vom Außenepithel abgeschnürt hat.

JAMESON (20, p. 151) läßt die Verwachsung einer Perle mit der Schale dadurch geschehen, daß Perlsack und Außenepithel miteinander verschmelzen, so daß sich hier eine Öffnung bildet, an welcher die verbindenden Schichten abgelagert werden. Er vergleicht diesen Prozeß mit dem der Verwachsung zweier Perlen. „If it (the pearl) presses upon the tissues intervening between itself and the shell, these may become absorbed, in which case the epithelium of the pearl-sac becomes continuous with the shell-forming epidermis. The result is that the subsequently formed layers of the pearl are continuous with those of the shell, and an attached pearl is formed. The fusion of two or more pearls to form a compound pearl is effected in the same way.“

Die Vermutung JAMESON'S wird durch die Beobachtungen, die ich an Perlen von *Margaritana* machte, bestätigt. Daß die heranwachsenden Perlen imstande sind, auf das Außenepithel des Mantels einen starken Druck auszuüben, zeigen die Fig. G<sup>2</sup> und H<sup>2</sup>, die Schnitte durch Perlen darstellen, deren Perlsack sehr nahe am Außenepithel gelegen ist. In Fig. G<sup>2</sup> lagert die Perle in einer Ausstülpung des Mantels. Das Mantelepithel, das infolge des Wachstums der Perle immer stärker angespannt wird, nimmt hier nur noch ein Drittel bis ein Viertel seiner ursprünglichen Breite ein. Es ließ sich nicht feststellen, ob die Zerreißen des Epithels, die an einer Stelle erfolgt ist, beim Schneiden entstanden oder ob sie natürlichen Ursprungs ist.

In Fig. H<sup>2</sup> liegen 2 Perlen, deren innere Strukturverhältnisse in der Zeichnung nur angedeutet sind, nebeneinander und dicht am Außenepithel. Dieses ist hier bereits so stark gepreßt, daß es einem Plattenepithel gleicht. Es ist daher wohl zu verstehen,

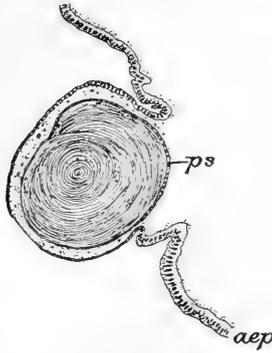


Fig. G<sup>2</sup>—K<sup>2</sup>. Bildung des offenen Perlsacks.

Fig. G<sup>2</sup>.

Perle in einer Ausstülpung des Mantels gelegen. 36:1.

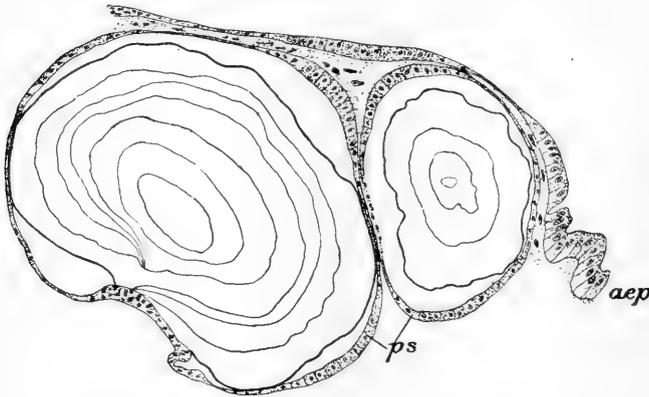


Fig. H<sup>2</sup>.

Durch Perldruck schmal gewordenenes Außenepithel. 110:1.

daß es bei weiterem Wachstum der Perlen zerreißt. Vielleicht spielt dabei auch der Muskelzug eine Rolle, der den Mantel an solchen Stellen spannt und dadurch das Außenepithel zum Zerreißen bringt. Diese Vermutung liegt deshalb nahe, weil Schalenperlen sich stets da finden, wo muskulöse Elemente im Mantel vorherrschen, wie dies am

Schalenrande, an der Mantellinie und am Vorderrande der Mantelplatte der Fall ist. In der Schalenfläche, wo die Muskeln im anliegenden Mantel nur wenig zahlreich vorhanden sind, kommen nur wenige Schalenperlen vor. Sie fehlen gänzlich im Ligament, obwohl dort die sonstigen Verhältnisse für eine Befestigung an der Schale sehr günstig liegen. Dort sind auch muskulöse Elemente im Mantel nicht enthalten.

Fig. J<sup>2</sup> stellt den Teil eines Perlsacks dar, wo eine Verschmelzung des Außenepithels mit diesem eingetreten ist, nachdem beide durch den Druck der wachsenden Perle zum Zerreißen gebracht

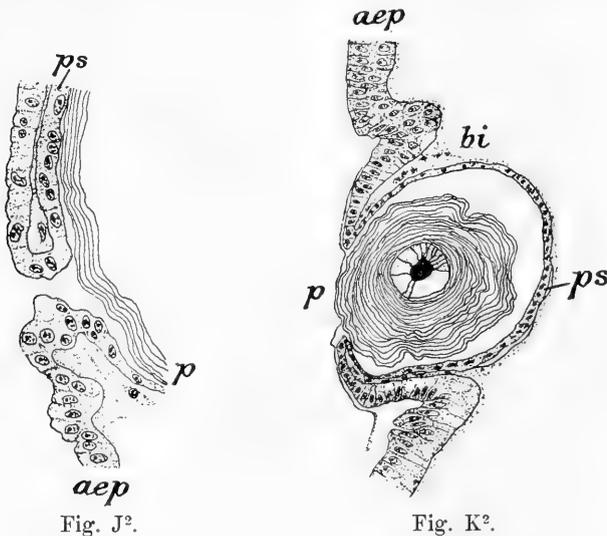
Fig. J<sup>2</sup>.Fig. K<sup>2</sup>.

Fig. J<sup>2</sup>. Verschmelzung von Perlsack und Außenepithel. 250:1.

Fig. K<sup>2</sup>. Offener Perlsack; beginnende Verkittung der Perle mit der Schale. 110:1.

worden sind. Von der Perle (*p*) sind nur einige Randlamellen abgebildet. Es muß ausdrücklich hinzugefügt werden, daß hier, wie auch bei den Figg. G<sup>2</sup>, H<sup>2</sup> und K<sup>2</sup>, ein Schematisieren vermieden worden ist. Fig. K<sup>2</sup> zeigt ein weiteres Stadium des Verschmelzungsprozesses zwischen Perlsack und Außenepithel. Deutlich ist noch zu erkennen, wie von beiden Seiten her das Außenepithel nach den Verbindungsstellen mit dem Perlsack zu immer schmäler wird. In der Zeichnung ist am Außenrande der Perle eine dünne Lamelle zu erkennen, die sich nach beiden Seiten hin fortsetzt. Wir haben es hier offenbar mit dem Beginn der Ankittung an die Schale zu tun.

Ein nächstes Stadium würde Fig. Y<sup>1</sup> darstellen, die die Perle der Schale noch relativ lose angefügt zeigt. Es korrespondieren ferner die Figg. G<sup>2</sup> und C<sup>2</sup> miteinander; die erste zeigt die Perle im Mantel, während die zweite sie in einer Schalenhöhle gelegen darstellt, wobei der sie ursprünglich noch umhüllende Mantel bei der Präparation zerrissen und entfernt ist. Solche Fälle lassen sich des öfteren beobachten; es läßt sich dabei ferner feststellen, daß der Perlsack auch bereits angeheftete Perlen noch umgibt. So war er z. B. bei der Perle, die Fig. D<sup>2</sup> im Schliff darstellt, fest zwischen dieser und der Schale eingeklemmt und konnte nur durch sehr vorsichtiges Ziehen entfernt werden. Im übrigen entspricht das in dieser Figur abgebildete Stadium dem in Fig. Y<sup>1</sup> gezeichneten. Die Figg. Z<sup>1</sup> und E<sup>2</sup> stellen den Fortgang der Einbettung der Perle in die Schale dar. Einer besonderen Erwähnung bedarf hier die in Fig. E<sup>2</sup> auftretende helle Schicht (*h*). Es könnte die Vermutung naheliegen, daß wir es hier mit der Ansatzstelle eines Mantelhaftmuskels zu tun hätten, wozu ihre Ähnlichkeit mit jener Erscheinung vollauf berechtigt. Daß die helle Schichtzone nicht bis zur Schaleninnenfläche gelangt, ließe sich in diesem Falle dadurch erklären, daß der Schliff sie schräg getroffen hat. Andere Beobachtungen lassen jedoch zuverlässig erkennen, daß die Komplexe von heller Schicht in keiner Verbindung mit der Haftstelle von Muskeln stehen. In Fig. A<sup>2</sup>, B<sup>2</sup> und E<sup>2</sup> sind einige dieser Fälle dargestellt; die Lagerung der hellen Schicht läßt vielmehr vermuten, daß sie da entsteht, wo ein Druck auf das secernierende Epithel ausgeübt wird, eine Annahme, die natürlich einer Bestätigung durch das Experiment bedarf.

Schlußstadien der Vereinigung von Perle und Schale sind in den Figg. A<sup>2</sup> und F<sup>2</sup> gegeben, wo die Perlen bereits von dicken Lagen der Schalensubstanz überdeckt und so der Schale einverleibt sind.

Die Figg. H<sup>2</sup>—K<sup>2</sup>, die die Bildung der Schalenperlen veranschaulichen, zeigen eine überraschende Ähnlichkeit mit den figg. IV, III und II des Schemas, das BOUTAN (24) von der Entstehung des Perlsacks bei *Mytilus* gibt. Während aber bei *Margaritana* die Entwicklung in der Richtung fortschreitet, daß sich der Perlsack immer mehr öffnet, soll dort der Prozeß in umgekehrter Weise verlaufen. BOUTAN nimmt bekanntlich an, daß ein im Mantelschalenraum befindlicher Parasit zunächst eine kleine Einsenkung des Außenepithels bewirke. Der Reiz des Fremdkörpers verursacht eine verstärkte Secretionstätigkeit der betreffenden Mantelstelle, die den Parasiten

mit Schalenschichten umgibt. Nun soll sich das Außenepithel immer tiefer einstülpen und schließlich als Perlsack ab schnüren können.

Wenn auf diese Weise auch die ectodermale Natur des Perlsackes am einfachsten erklärt ist, so halte ich dennoch diesen Bildungsgang in der Form, wie ihn BOUTAN darstellt, für ausgeschlossen. Die Erfahrung hat gezeigt, und jede Beobachtung bestätigt es, daß Fremdkörper, die im Mantelschalenraum auftreten und den Mantel irritieren, an die Schale gekittet werden. Wie bereits erwähnt wurde, ist das z. B. bei *Anodonta* in ausgedehntem Maße der Fall. Wenn BOUTAN'S Ansicht richtig wäre, müßten bei dieser Muschel weit mehr Perlen gefunden werden, als das tatsächlich der Fall ist. Es wäre demnach sehr zu wünschen, daß die Verhältnisse der Perlsackbildung und der Bildung der Schalenperlen bei *Mytilus* einer sorgfältigen Nachprüfung unterzogen würden.

JAMESON (20) bildet übrigens in fig. 22 seiner Arbeit ein Stadium ab, das er als „a Pearl about to become attached to the Shell“ bezeichnet. Diese Zeichnung entspricht vollkommen der Fig. K<sup>2</sup> dieser Arbeit. BOUTAN bemerkt zu JAMESON'S Figur: Cette figure . . . est trop schématique et me paraît inexacte sur un point important“ (p. 84). Dann modellt er die Figur um, damit sie dem 2. Stadium seines Schemas, dem „stade de l'encapuchonnement“ entspricht. An die Stelle der von dem englischen Autor abgebildeten runden Perle setzt er eine solche, die eine bis zum Zentrum reichende Vertiefung zeigt. Perlen dieser Art habe ich bei *Margaritana* und *Anodonta* nie gefunden; vielmehr zeigten alle in offenen Perlsäcken liegenden Bildungen die von JAMESON angegebene runde Form.

Ohne eine Erklärung dieser Erscheinung zu geben, bezeichnen HERDMAN u. HORNELL (27, p. 28) die Perlen in offenen Perlsäcken als „ampullar-pearls, where the nucleus and resulting pearl lie between the shell and the body, or in a pouch (the ampulla) of the ectoderm projecting into the mantle. The others lie in closed ectodermal sacs“. Sie scheiden diese Bildungen von den „muscle pearls, formed around calcospherules near the insertion of muscles“ und den „cyst-pearls, formed around encysted parasites“.

Demnach scheinen die beiden Autoren für die „ampullar-pearls“ und die „cyst-pearls“ gesonderte Entstehungsarten anzunehmen.

### Zusammenfassung.

Die Perlmutter-schicht der *Margaritana*-Schale besteht aus äußeren und inneren Lagen, deren Trennung durch eine helle Schichtzone bewirkt wird.

Die helle Schicht findet sich vorzugsweise an den Muskelhaften, kommt aber auch in anderen Schalenpartien und in den Perlen vor. Sie ist nicht, wie die Prismenschicht, an das Vorhandensein von Periostracumsubstanz gebunden, sondern tritt unabhängig von den anderen Schalenschichten auf. Sie kann deshalb als besondere, vierte Schalenschicht neben Periostracum, Prismenschicht und Perlmutter-schicht gestellt werden. Das Außenepithel des Mantels ist überall befähigt sämtliche Schalenschichten zu secernieren.

Die meisten Perlen sind aus wechselnden Lagen der verschiedenen Schalenschichten zusammengesetzt; doch gibt es auch Perlen, die nur aus einer Schichtart bestehen.

Die Ursache der Perlbildung bei *Margaritana margaritifera* besteht in Partikeln einer gelben Substanz, die dem Periostracum ähnlich ist.

Die Perlen entstehen in geschlossenen, einschichtigen Epithelsäcken, die sich vom Außenepithel des Mantels abschnüren und ebenso wie dieses die Fähigkeit besitzen sämtliche Schalenschichten zu bilden.

Die Perlen wachsen durch Auflagerung von Schichten auf ihre Oberfläche. Durch Verschmelzung mehrerer Perlsäcke kommt es zur Bildung von Perlkonglomeraten.

Schalenperlen sind im Mantel gebildete Perlen, die sekundär an der Schale befestigt wurden. Sie sind wohl zu unterscheiden von den Schalenkonkretionen, die durch eingedrungene Fremdkörper veranlaßt werden und keine konzentrische Schichtung aufweisen.

Zum Schlusse erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Prof. KORSCHULT, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit ausgeführt wurde, sowie Herrn Prof. MEISENHEIMER und Herrn Dr. HARMS für die Unterstützung, die mir von ihnen zuteil wurde, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Ferner bin ich Herrn F. WINTER (in Firma: WERNER u. WINTER) für die künstlerische Ausführung der farbigen Tafel und dem Herrn Verleger für das in dieser Beziehung bewiesene freundliche Entgegenkommen zu besonderem Danke verpflichtet.

### Literaturverzeichnis.

1. RÉAUMUR, Observations sur le coquillage appelé Pinne marine ou Nacre de Perle, in: Hist. Acad. Roy. Sc., Paris 1717.
2. CHEMNITZ, Vom Ursprung der Perlen, in: Der Naturforscher, Vol. 25, 1791.
3. V. BAER, Bemerkungen über die Erzeugung der Perlen, in: Arch. Anat. Physiol., 1830.
4. DE FILIPPI, Sull' origine delle Perle. Übersetzung und Anmerkungen von KÜCHENMEISTER, in: Arch. Anat. Physiol., 1856.
5. —, Encore un mot sur la formation des perles, *ibid.*
6. KÜCHENMEISTER, Über eine der häufigsten Ursachen der Elsterperlen, *ibid.*
7. V. HESSLING, Über die Ursachen der Perlbildung bei *Unio margaritifera*, *ibid.*
8. —, Die Perlmuscheln und ihre Perlen, Leipzig 1859.
9. PAGENSTECHEK, Über Perlbildung, in: Z. wiss. Zool., Vol. 9, 1858.
10. MÖBIUS, Die echten Perlen, Hamburg 1858.
11. NATHUSIUS-Königsborn, Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen, Berlin 1877.
12. TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachsthum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen, in: Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 19, Stockholm 1882.
13. F. MÜLLER, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten, in: Zool. Beiträge, ANT. SCHNEIDER, 1885.
14. EHRENBAUM, Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln, in: Z. wiss. Zool., Vol. 41, 1885.
- 14a. CLESSIN, Beitrag zu ZACHARIAS, Pflanzen und Thiere des Süßwassers, Leipzig 1891.
15. M. DE VILLEPOIX, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 28, 1892.

16. DIGUET, Sur la formation de la perle fine chez la Meleagrina, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 128, 1899.
  17. STEMPPELL, Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschelschalen (Referat), in: Biol. Ctrbl., Vol. 20, 1900.
  18. DUBOIS, Sur le mécanisme de la formation des perles fines, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 133, 1901.
  - 18a. LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 27. Monographie, 1902.
  19. BIEDERMANN, Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 36, 1902.
  20. JAMESON, On the origin of Pearls, in: Proc. zool. Soc. London 1902.
  21. —, The formation of Pearls, in: Nature, Vol. 67, 22. Jan. 1903.
  22. GIARD, L'épithélium sécréteur des Perles, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 55, 1903.
  23. RÖMER, Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 75, 1903.
  24. BOUTAN, Les Perles fines; leur origine réelle, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 2, 1904.
  25. DUBOIS, Sur le mécanisme sécrétoire producteur des Perles, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 138, 1904.
  26. MEISENHEIMER, Die neueren Untersuchungen über die Entstehung der Perlen, in: Naturw. Wochenschr., No. 18, 1905.
  27. HERDMAN and HORNELL, Pearl production, in: Report Pearl-Oyster Fish., Vol. 5, London 1906.
  28. SEURAT, La Nacre et la Perle en Océanie; Pêche, origine et mode de formation des Perles, in: Bull. Mus. Océanogr. Monaco, Nr. 75, 1906.
  29. DUBOIS, Sur un sporozoaire parasitaire, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 62, 1907.
  30. KUNZ and STEVENSON, The book of the Pearl, New York 1908.
  31. CARL, Die Flußperlmuschel und ihre Perlen, Karlsruhe 1910.
  32. RUBBEL, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Flußperlmuschel, in: Zool. Anz., Vol. 37, 1911.
  33. —, Die Entstehung der Perlen bei Margaritana margaritifera (Vorläufige Mitt.), *ibid.*
  34. KORSCHULT, Über Perlen und Perlenbildung (Bemerkungen zu einer Demonstration), in: Verh. D. zool. Ges., 21. Vers. (Basel), 1911.
-

### Erklärung der Abbildungen.

- aep* Außenepithel des Mantels  
*apm* äußere Perlmutter-schicht  
*bi* Bindegewebe  
*bz* Becherzellen im Außenepithel des Mantels  
*ep* Epicuticula  
*gs* gelbe Substanz  
*h* helle Schicht  
*hwa* Ansatzstelle des hinteren Fußretractors  
*hsa* Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels  
*hsm* hinterer Schließmuskel  
*icp* Innenepithel des Mantels  
*ipe* innerhalb der Schale liegende Periostracumschicht  
*ipm* innere Perlmutter-schicht  
*li* Ligament  
*mha* Ansatzstelle eines Mantelhaftmuskels  
*ml* Mantellinie  
*mp* Muskelperle  
*oe* Ölfleck  
*p* Perle  
*pe* Periostracum  
*ph* Perle, die aus heller Schicht besteht  
*pk* Perlkern  
*pm* Perlmutter-schicht  
*ppe* Perle, die aus Periostracum besteht  
*pr* Prismenschicht  
*ps* Perlsack  
*reg* Regenerat  
*s* Schalenschloß  
*sp* Schalenperle  
*sz* Schleimzellen  
*va* Ansatzstelle des vorderen Fußretractors  
*vas* Ansatzstelle des vorderen Schließmuskels

Tafel 17.

Fig. 1. Schliff durch eine Mantelperle, die zum größten Teil aus Perlmutter-schicht (*pm*) besteht. Eine eingelagerte Periostracumlamelle (*pe*) zeigt Ansätze von Prismenschicht (*pr*). Zwischen den Perlmutter-schichten findet sich eine Einlagerung von heller Schicht (*h*). 40 : 1.

Fig. 2. Schliff durch zwei zusammengewachsene Perlen, deren Zentren aus heller Schicht (*h*) bestehen. 18 : 1.

Fig. 3. Schliff durch eine rotbraune Mantelrandperle. Der mittlere Teil der Perle besteht aus Periostracumsubstanz; die Randpartien sind aus Prismenschichten gebildet, zwischen denen dünne Periostracumlamellen liegen. 18 : 1.

Fig. 4. Schliff durch eine Perle aus dem äußeren Mantelrande, die nur aus Periostracum besteht. 24 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch das Außenepithel (*ap*) des Mantels und das angrenzende Bindegewebe (*bi*). Größere und kleinere Partikel der gelben Substanz (*gs*) liegen in beiden Geweben verstreut. 435 : 1.

Fig. 6. Schliff durch eine Schalenpartie mit angewachsener Perle aus heller Schicht. 12 : 1.

Tafel 18.

Fig. 7. Weiße Perle aus dem Mantelrande.  $2\frac{1}{2}$  : 1.

Fig. 8. Silbergraue Perle aus dem Mantelrande.  $2\frac{1}{2}$  : 1.

Fig. 9. Rötliche Perle mit Perlmutterglanz.  $2\frac{1}{2}$  : 1.

Fig. 10. Rotbraune Perle ohne Auflagerung von Perlmutter-schichten.  $2\frac{1}{2}$  : 1.

Fig. 11. Barockperle mit gefelderter Oberfläche. 5 : 1.

Fig. 12. Braune, durchscheinende Perle aus Periostracum. 5 : 1.

Fig. 13. Muskelperlen innerhalb eines Schließmuskels. 6 : 1.

Fig. 14. Schwarze Perle aus Periostracum. 5 : 1.

Fig. 15. Perle, deren Oberfläche zur Hälfte aus Perlmutter-schicht und zur Hälfte aus Periostracumsubstanz gebildet ist.  $2\frac{1}{2}$  : 1.

Fig. 16. Perle aus 5 Einzelperlen zusammengewachsen. 5 : 1.

Fig. 17. Rotbraune Prismenschichtperle mit unregelmäßiger Oberfläche. 3 : 1.

Fig. 18. Muskelperle mit metallisch schimmernder Oberfläche. 3 : 1.

Fig. 19. Ligamentperle. 5 : 1.

Fig. 20. Schale einer Flußperlmuschel mit 2 Schalenperlen, die an ihrem Rande angewachsen sind. 1 : 1.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Untersuchungen über niedrigere Organismen.

## III. Monerenstudien.

Von

**Dr. Alexander Schepotieff,**  
Privatdozent in St. Petersburg.

Mit Tafel 19–20.

### Allgemeines.

Unter dem Namen „Monera“ beschrieb, wie bekannt, HAECKEL in den Jahren 1866 und 1870 eine Anzahl von Organismen, welche keinen Kern oder Kerne besitzen sollten, so daß ihr ganzer Körper weiter nichts darstellte, „als ein einziges, durch und durch homogenes, in festflüssigem Aggregatzustande befindliches Eiweisskörperchen“ (HAECKEL, 1870, p. 3). Allgemein bekannt sind die geistvollen Schlußfolgerungen des berühmten Forschers, die er in seiner „Generellen Morphologie“ (1866) und der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (1870) an diese Entdeckung geknüpft hatte. Über den so schwer erklärlichen Dualismus in den einfachsten Lebewesen — das gleichzeitige Vorhandensein von Kern und Protoplasma — konnte demnach nach der Entdeckung der Moneren leicht hinweggegangen werden. Sich durch Zweiteilung fortpflanzende kernlose Organismen müssen die niedrigsten Lebewesen auf der Oberfläche unseres Planeten darstellen; sie sind die direkten Nachkommen von Formen, die durch Urzeugung ihren Anfang nahmen und der ganzen heutigen Organismenwelt ihren Ursprung gaben. Der Kern bildete sich erst

später in den unabhängig existierenden Plasmaklumpchen, nachdem diese einen höheren Entwicklungsgrad erreicht hatten.

Die bekannte Episode mit dem *Bathybius*, die mit einem so großen Fiasko endete, berührte damals die Lehre über die Moneren nur indirekt, da deren Existenz während der „Entdeckung“ und dem Streit um den *Bathybius* schon außer allem „Zweifel“ stand (HAECKEL, 1877).

Als Moneren bezeichnete HAECKEL<sup>1)</sup> folgende Formen:

1. *Protamoeba* HKL. Eine Art: *P. primitiva* HKL. (1866, p. 133); OLLIVIER (1886).
2. *Myxodictyum* HKL. Eine Art: *M. sociale* HKL. (1870, p. 38).
3. *Protogenes* HKL. Eine Art: *P. primordialis* HKL. (1865, p. 360).
4. *Protomonas* HKL. Eine Art: *P. amyli* HKL. (1865, p. 213).  
Syn. *Monas amyli* CIENKOWSKI (1852, p. 12; 1856; 1858, p. 371; 1859; 1863, p. 400; 1865, p. 213); REGEL (1856), MERKLIN (1856), KLEIN (1882, p. 224).
5. *Protomyxa* HKL. Eine Art: *P. aurantiaca* HKL. (1870, p. 10).
6. *Vampyrella* CIENKOWSKI (1865, p. 15). 3 Arten:  
*V. spirogyrae* CIENK. (1865, p. 18).  
Syn. *Amoeba laterita* FREZENIUS (1858, p. 218).  
*V. pendula* CIENK. (1865, p. 221); DE BARY (1866).  
*V. vorax* CIENK. (1865, p. 223).  
Später rechnete HAECKEL noch eine Art hinzu: *V. gomphonematis* HKL. (1870, p. 163).
7. *Myxastrum* HKL. Eine Art: *M. radians* HKL. (1870, p. 134).

Von diesen 7 Gattungen besitzen *Protamoeba*, *Protogenes* und *Myxodictyum* keine Ruhestadien oder Cystenbildungen, d. h. es sind Gymnomonera; die übrigen Gattungen dagegen besitzen ein Encystierungsvermögen, d. h. gehören zu den Lepomonera.

Die Zahl der „kernlosen“ Organismen vergrößerte sich nach dem Erscheinen der HAECKEL'schen Monographie in späteren Jahren noch ganz bedeutend. In den meisten Fällen aber mußte das Fehlen eines Kernes ungenügenden oder oberflächlichen Beobachtungen zugeschrieben werden. Wenn eine Form nur einmal oder überhaupt sehr selten und nur lebend beobachtet wurde und dabei kein Kern zu erkennen war, so ist dies noch kein Beweis dafür, daß dieser letztere wirklich fehlt. Und in der Tat finden wir bei den älteren Forschern einige sich ziemlich widersprechende Artdiagnosen, wonach die eine Art als kernlos bezeichnet wird, eine andere Art derselben

1) Über die sogenannten kernlosen Organismen bis zu HAECKEL'S Zeit s. besonders bei AUERBACH (1856) und STEIN (1867).

Gattung dagegen mit Kernen versehen ist. Zu derselben gehören solche Arten wie *Gromia dubia* GRUBER (1884, p. 18), *Gromia lagenoides* GRUBER (1884, p. 23), *Gromia paludosa* CIENKOWSKI (1876, p. 32), *Urnulina difflugiaeformis* GRUBER (1884, p. 24) oder *Lieberkühnia diffluens* GRUBER (1884, p. 12). Alle diese Arten wurden beschrieben, als der Anwesenheit oder dem Fehlen eines Kernes noch keine große Bedeutung zugeschrieben wurde, und alle diese Formen selbstverständlich können keinesfalls als „Moneren“ bezeichnet werden.

Zu den als „wirklich kernlos“ betrachteten Formen gehören nach 1870 folgende Gattungen:

1. Die neuen Arten von *Protamoeba*.<sup>1)</sup>

*P. minima* TRINCHESE (1881, p. 121; 1884, p. 3).

*P. vorax* GRUBER (1884, p. 11); LONGHI (1892, p. 3); CUNEO (1890, p. 1).

*P. flava* FRENZEL (1892, p. 6).

*P. simplex* HAECKEL (1870, p. 172); PARONA (1883, p. 226).

*P. agilis* HAECKEL (1870, p. 173); PARONA (1883, p. 225).

*P. schultzeana* HAECKEL (1870, p. 174).

*P. polyptodia* HAECKEL (1870, p. 175).

*P. grimmi* MERESCHKOWSKY (1879, p. 214).

*P. primordialis* KOROTNEFF (1881, p. 467); PENARD (1902, p. 27).

2. Eine neue Art von *Protomonas*.

*P. huxleyi* HAECKEL (1870, p. 169); PARONA (1883, p. 227).

3. Die neuen Arten von *Protozenes*.

*P. roseus* TRINCHESE (1884, p. 4).

*P. porrectus* HAECKEL.

Syn. *Biomyxa* (HAECKEL, 1862, p. 68).

4. *Zooteirea religata* STR. WRIGHT (1862, p. 217). Nach SCHAUDINN (1896, p. 11) und PENARD (1904, p. 83) ist diese Form ein einfaches Heliozoon.

5. *Biomyxa vagans* LEIDY (1875, p. 124).

Syn. *Protozenes porrectus* HKL. (1870, p. 62); *Amoeba porrecta* MAX SCHULTZE (1854, p. 8). Kernlos nach MÜBIUS (1888, p. 23).

6. *Haeckelina*. 2 Arten.

*H. gigantea* BESSELS (1875, p. 264). Stellt nach der Zeichnung eine einfache Astrorhizide dar.

*H. borealis* MERESCHKOWSKY (1879, p. 211); CIENKOWSKY (1881, p. 156). Nach der allgemeinen Beschreibung ist dies ein einfaches

---

1) Die von PIANA u. FIORENTINI (1893, p. 333) beschriebene *Protamoeba aphthogenes*, der angebliche Erreger des Keuchhustens, erwies sich nach genauerer Untersuchung als ein einfacher Leucocyt.

- mit Kernen versehenes Heliozoon (SCHAUDINN, 1896, p. 12; PENARD, 1904, p. 83).
7. *Arachnula impatiens* CIENKOWSKY (1876, p. 27 u. 67); PENARD (1903, p. 241); RHUMBLER (1904, p. 189).  
Syn. *Biomyxa vagans* MOEBIUS (1888, p. 23).
8. *Gymnophrys cometa* CIENKOWSKY (1876, p. 31); ARCHER (1877, p. 349); BLOCHMANN (1895, p. 14); WEST (1901, p. 311); PENARD (1902, p. 541); CASH (1904, p. 218).  
Syn. *Biomyxa cometa* CIENK.
9. *Monobia confluens* AIMÉ SCHNEIDER (1878, p. 585). Die nächste Art, *M. solitaria* SCHEWIAKOFF (1893, p. 213), hat einen Kern und gehört nach SCHAUDINN (1896, p. 9) und PENARD (1904, p. 326) zu den Heliozoen.  
Syn. *Actinophrys sol. var. fusca* PENARD.<sup>1)</sup>
10. *Gloidium*. 5 Arten.  
*G. quadrifidum* SOROKIN (1878, p. 399); PENARD (1902).  
*G. granuliferum* PENARD (1890, p. 122).  
*G. mutabile* PENARD (1902, p. 29).  
*G. horridum* PENARD (1902, p. 30).  
*G. inquinatum* PENARD (1902, p. 32).  
Die von PENARD beschriebenen Arten wurden in nur 1—2 Exemplaren zufällig beobachtet und provisorisch aufgestellt. Keine derselben wurde in Teilung gesehen.
11. *Gobiella borealis* CIENKOWSKY (1881, p. 23).  
12. *Multicilia marina* CIENKOWSKY (1881, p. 29).  
13. *Erwiella marina* CIENKOWSKY (1881, p. 31).  
14. *Daphnidium boreale* CIENKOWSKY (1881, p. 31).  
15. *Dactylamoeba elongata* KOROTNEFF (1881, p. 469).  
16. *Cienkowskya mereschkowskii* CIENK. (1881, p. 157).  
Syn. *Wagneria mereschkowskii* CIENK. (1881, p. 28; nach SCHAUDINN, 1896, p. 19). Ist nach SCHAUDINN (l. c.) und PENARD (1904, p. 83) ein Heliozoon.
17. *Aletium pyriforme* TRINCHESE (1881, p. 31; 1884, p. 5).  
18. *Craterina mollis* GRUBER (1884, p. 16). Nur 1 Exemplar beobachtet.  
19. *Myxastrum liguricum* GREEFF. Stellt nach SCHAUDINN (1896, p. 9) und PENARD (1904, p. 83) ein vielkerniges Heliozoon dar.  
20. *Schizogenes parasiticus* MONIEZ (1886, p. 515). Erwies sich nach genaueren Untersuchungen durch MÜLLER (1895, p. 395), DEICHLER (1885, p. 144) und GIARD (1895, p. 792) als ein erhärtetes Secret der Schalendrüse der Cladoceren.  
21. *Gringa*. 4 Arten.  
*G. filiformis* FRENZEL (1892, p. 340), ähnelt sehr *Biomyxa vagans* GR. (s. auch SMITH, 1904, p. 43).

1) Nach SCHAUDINN (1896) gehören zu den Heliozoen noch fragliche Formen, wie *Archerina* RAY LANK., *Lithocolla* F. E. SCHULZE und *Elaeorhanis* GREEFF (1873, p. 57; 1875, p. 23). *Mycetomyxa* ZACHARIAS stellt einfach einen Stiel der Kolonie von *Pandorina* dar.

*G. flava* FRENZEL (1892, p. 343).

Syn. *Protamoeba flava*.

*G. verrucosa* (?) FRENZEL (1892, p. 344).

*G. media* (?) FRENZEL (1892, p. 344).

Bei allen Arten ist nach FRENZEL die Kernlosigkeit nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

22. *Chromatella argentina* FRENZEL (l. c.).

23. *Dictiomyxa trinchesei* MONTICELLI (1897, p. 67). Kern vermutet (in meinen in Vorbereitung befindlichen Studien über einige Rhizopoden wird seine Anwesenheit nachgewiesen).

24. *Modderula hartwigi* FRENZEL (1897). Ist nach LAUTERBORN (1898, p. 315) mit *Achromatium oxalipherum* SCHEWIAKOFF (1893, p. 17) identisch.

25. *Penardia mutabilis* CASH (1904, p. 223).

26. *Monopodium kowalewskii* A. MERESCHKOWSKY (BRANDT, 1880, p. 11).

27. Die von VEJDOVSKY (1904; zitiert nach RUZICKA, 1906, p. 629) beobachteten amöbenartigen kernlosen Organismen in den Ovarien und Eiern von *Enchytraeus homiocultur* wurden nur einmal, und zwar auf Präparaten, beobachtet; sie stellen wohl keine Organismen, sondern entweder Leucocyten oder Eiprodukte dar.

Die Fortschritte der Protistenkunde haben in den letzten drei Dezennien die Zahl der kernlosen Organismen rasch sehr stark eingeschränkt und überhaupt die ganze Lehre von den „Moneren“ völlig erschüttert. Dank den neuen Methoden der mikroskopischen Technik, von welchen die Forscher der 70er Jahre des 19. Jahrhunderts noch keine Ahnung hatten, gelang es in sehr vielen früher als „kernlos“ bezeichneten Organismen die Anwesenheit eines Kernes oder vieler kleinerer Kerne (bis zu 100) nachzuweisen. So wurden solche bei *Biomyxa vagans* LEIDY (1879, p. 231), bei *Multicilia*-Arten (LAUTERBORN, 1895, p. 236), bei den *Protomonas*-Arten (ZOPF, 1885, p. 124) und bei allen Vampyrelliden (ZOPF, 1885, p. 15; 1882, p. 16; MÖBIUS, 1888, p. 10) gefunden. Es muß also nur den ungenügenden oder unvollständigen Färbemethoden zugeschrieben werden, daß Kerne bei diesen Formen zuerst nicht erkannt wurden.

Weitere Untersuchungen ergaben neue Niederlagen für die Lehre von den Moneren. Es sind hier vor allem die Untersuchungen von BÜTSCHLI über den Bau der Bakterien (1890, 1897, 1902) zu erwähnen, durch welche ganz verschiedene und durchaus unerwartete Aussichtspunkte eröffnet wurden, die vollständig im Gegensatz zu den Grundzügen der Monerenlehre standen: nach diesen Untersuchungen bestehen die kleinsten Bakterien vielleicht vorwiegend aus Kernsubstanzen, nicht aber aus Plasma, welches bei den größeren

Formen auf ein Minimum reduziert ist. Hierauf folgten die klassischen Untersuchungen von SCHAUDINN über die Entwicklungsgeschichte vieler niedriger Formen, aus welchen hervorging, daß die meisten von ihnen einen komplizierten Generationswechsel besitzen, der aus einer Aufeinanderfolge von amöbenähnlichen und geißeltragenden Generationen besteht. Auf Grund dieser Befunde ist die Selbständigkeit amöbenartiger Organismen, die bis jetzt nur in Teilung beobachtet wurden, überhaupt fraglich geworden. Einige Moneren können bloß die Entwicklungsstadien solcher Organismen darstellen, die vielleicht auch echte Kerne besitzen. Der schwerste Schlag wurde der Auffassung von den kernlosen Organismen durch die Lehre von der Chromidialsubstanz versetzt; der Kern oder die Kerne sind in stände während einiger Perioden des Organismenlebens zu „zerfließen“ und durch die in dem Plasma zerstreuten Chromidien ersetzt zu werden. Dabei wird die Chromatinsubstanz derselben manchmal in Achromatin umgewandelt (z. B. bei einigen Gregarinen nach KUSCHAKEWITSCH, 1907). Die angebliche „Kernlosigkeit“ ist hier demnach bloß ein Stadium der Kernmetamorphose.

Die Kenntnis von dem Bau der Zelle hat also eine ganz andere Richtung eingeschlagen, als dies vor 35 Jahren vermutet werden konnte. Heutigen Tages erscheint die Existenz von während ihres ganzen Lebenszyklus wirklich kernlosen Organismen auch theoretisch fraglich. Das mußte auch von HAECKEL selbst zugegeben werden, wenn er in seiner „Systematischen Phylogenie“ (1894, p. 145) schreibt: „Da wir die Beobachtungen über die Ontogenie dieser Zoomoneren schon vor längerer Zeit (von 25–30 Jahren) anstellten — zu einer Zeit, als die modernen technischen Hilfsmittel zur sicheren Erkenntnis der Zellkerne noch fehlten, — ist dagegen der Einwand erhoben worden, daß die letzteren übersehen worden seien. Vielleicht ist dieser Einwand berechtigt. Sollen die Zoomoneren wirklich einen oder mehrere Zellkerne enthalten, so würden sie sich den echten Rhizopoden anschließen, denen sie im Uebrigen sehr nahe stehen.“

Trotz der großen Fortschritte der Protistologie sind noch nicht sämtliche Moneren HAECKEL'S und viele andere interessante Formen nach den neuen Untersuchungsmethoden nachgeprüft worden. Aus diesem Grunde sind sie in einigen Lehrbüchern, wie z. B. DELAGE (1896), noch als kernlose Moneren bezeichnet. Neben ihnen stehen stets die übrigen Formen, bei welchen der Kern oder

die Kerne noch nicht nachgewiesen sind — *Arachnula*, *Aletium*, *Craterina*, *Dactylamoeba*, *Daphnidium*, *Exuviella*, *Gloidium*, *Gobiella*, *Gymnophrys*, *Monodopium* oder *Penardia*. Auch über die Entwicklungsgeschichte dieser Organismen haben wir fast gar keine Angaben.

Das waren die Gründe, welche mich bewogen, mich Nachforschungen über diese HAECKEL'schen Moneren zu widmen. Diese sind in Neapel nicht selten, besonders auf den Steinen von Porto di Mergellina und Algen aus Cenito. Die von mir dort gesammelten Organismen bezeichne ich als *Protogenes primordialis* HKL., *Protogenes roseus* TRINCHESE, *Protamoeba primitiva* HKL., *Protamoeba vorax* GRUBER, *Protamoeba agilis* HKL. und *Myxastrum radians* HKL., *Protomyxa aurantiaca* HKL. fand ich nur einmal, aber in sehr großer Zahl von Exemplaren in leeren Austerschalen aus dem Lago di Fusaro. *Aletium pyriforme* TRINCH. bekam ich zuerst durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. URBAN, in dessen Aquarien diese Form auftrat und von ihm gesammelt wurde. Später fand ich *Aletium* auch auf Algen aus Cenito.

Bei allen diesen Formen wurden einige Entwicklungsstadien, Encystierungen, Kerne und Kernveränderungen usw. beobachtet. Den mehr oder weniger vollständigen Entwicklungszyklus gelang es mir aber nur bei *Protomyxa aurantiaca* festzustellen und zu verfolgen, deren Untersuchung denn auch allen hier mitgeteilten Studien zugrunde gelegt wurde.

### 1. *Protogenes* HAECKEL.

HAECKEL's Gattungsdiagnose (1870, p. 69): „Ein einfachster formloser Protoplasmakörper ohne Vacuolenbildung, welcher verästelte und anastomosierende Fortsätze treibt und sich durch Zweitheilung fortpflanzt.“

a) *Protogenes primordialis* HKL. (1870, p. 69): „Protoplasmakörper bald kugelig zusammengezogen, von 0,1—1 Mm Durchmesser, bald plattenförmig ausgebreitet, von ganz unregelmässigem Umriss; von 3—4 Mm Durchmesser. Pseudopodien äusserst zahlreich (über Tausend), sehr fein, mit sehr zahlreichen Verästelungen und Anastomosen.“

b) *Protogenes roseus* TRINCHESE (1884, p. [496]) wurde auf einer Rodophycee *Gelidium corneum* gefunden, in Gestalt von langen (bis 5—15 mm), quer zwischen den Algenzweigen frei in das Wasser hängenden feinen (bis  $\frac{1}{2}$  mm) Fäden von intensiver rosa Färbung. Eine genauere Diagnose wurde von TRINCHESE nicht gegeben.

*Protogenes primordialis* HKL.

(Fig. 1—7, Taf. 19).

Allgemeiner Bau des Körpers. Die in Neapel gefundenen Organismen, wie man nach Fig. 1 u. 2, Taf. 19 beurteilen kann, stimmen nach ihrem allgemeinen Aussehen mit der HAECKEL'schen Diagnose für *Protogenes* vollständig überein. In Ruhezustand stellen sie kuglige Protoplasmamassen dar (Fig. 1), ca. 1 mm im Durchmesser, mit zahlreichen strahlenförmigen Pseudopodien (*Pp*). Während des Kriechens schmelzen die letzteren zu einem unregelmäßigen Netzwerk (*Pp*, Fig. 2) zusammen. Die Sonderung des Protoplasmas in Ecto- und Endoplasma ist nur im Ruhezustand zu erkennen. Die frisch gesammelten Tiere lassen eine feinwabige Struktur in den Pseudopodien und im Ectoplasma erkennen, indem das Endoplasma feinkörnig aussieht und zahlreiche Einschlüsse besitzt. Von diesen Einschlüssen sind besonders zahlreich kleine stark lichtbrechende Kügelchen, die während des Hungerns verschwinden; es sind wahrscheinlich Fettröpfchen. Nach einem längeren Aufenthalt in sauberen Uhrgläsern werden die Tiere blasser, und die meisten Einschlüsse verschwinden; man kann deshalb im Endoplasma zahlreiche hellere vacuolenartige Einschlüsse erkennen, die bis 10—15  $\mu$  breit sind. An gefärbten Präparaten sieht man, daß einige von diesen Gebilden echte Kerne darstellen (*K*, Fig. 4), deren Zahl 12—30 erreicht, die übrigen aber sind Vacuolen (*V*) und färben sich mit Kernfarbstoffen fast gar nicht. Die Kerne erscheinen als scharf abgegrenzte Kügelchen mit dünner Membran (Fig. 5), feinwabiger Grundsubstanz und unregelmäßig zerstreuten Chromatinkörnchen (*Chr*). Die Kerne liegen gleichmäßig im ganzen Endoplasma. Auf Schnitten oder in lebenden, schwach mit dem Deckglas gepreßten Exemplaren vermag man im Endoplasma (*End*, Fig. 6) eine grobe Alveolarstruktur zu erkennen; in den Knotenpunkten der Waben liegen gewöhnlich kleine stark lichtbrechende Körnchen.

Der Cystenbau (Fig. 7). Vor der Encystierung werden, wie es bei meisten Protozoen der Fall ist, alle Einschlüsse ausgestoßen, die Pseudopodien zurückgezogen und der Körper abgerundet und kontrahiert. Die Cysten (bis  $\frac{1}{3}$  mm breit) haben eine sehr dichte und dicke graue Membran (*Cw*), die für Reagentien ziemlich schwer durchgänglich ist. Bei den älteren Cysten sind die Hüllen ganz schwarz, undurchsichtig und brüchig.

Die meisten Cysten, über die ich verfügte, hatten bei Nach-

prüfung ihre Kerne (*K*, Fig. 7) noch intakt. Der übrige Cysteninhalte stellte eine alveoläre protoplasmatische und sich ziemlich stark färbende Masse dar.

In einer einzigen Cyste, die 10 Tage lang noch lebendig blieb, zeigte die Untersuchung, daß die meisten Kerne ihr Chromatin verloren haben, und in Protoplasma traten zahlreiche Massen von Chromidialsubstanz auf.

Aus diesen spärlichen Angaben geht jedoch deutlich hervor, daß *Protogenes primordialis* HKL. einen Generationswechsel besitzt und einen vielkernigen Organismus, nicht aber eine Monere im Sinne HAECKEL'S darstellt. Am nächsten unter den Protozoa steht er im System den gewöhnlichen Rhizopoda reticulosa. Da aber sein jetziger Name „*Protogenes primordialis*“ auf seine Einfachheit und Ursprünglichkeit hindeutet, wovon in Wirklichkeit jedoch keine Rede sein kann, so wird es besser sein diesen Namen fallen zu lassen und, wenn er wirklich eine selbständige Gattung darstellt, nicht aber das Entwicklungsstadium eines schon bekannten Rhizopoden ist, ihm einen anderen Namen zu geben. In diesem Falle dürfte der Name „*Haeckelina radiosa*“ (Syn. *Protogenes primordialis* HKL.) am passendsten erscheinen.

### *Protogenes roseus* TRINCHESE.

(Fig. 8—15, Taf. 19.)

Am häufigsten trat diese Art auf verschiedenen Rotalgen, speziell auf *Chaetomorpha crassa* (aus Cenito bei Neapel), auf, auf welchen sie schmarotzt, den Inhalt der einzelnen Algenzellen ausaugend. Sie hat gewöhnlich, wie dies TRINCHESE beobachtete, die Gestalt länglicher, rötlicher Fädchen, welche zwischen den einzelnen Algenzweigen liegen. Die Oberfläche solcher Fädchen ist glatt (*ofl*, Fig. 8), und nur an beiden Spitzen, den Anheftungsstellen an die Algenzellen, zerfallen die Fäden in je 1 Büschel kurzer Pseudopodien (*Pp*). Auf glattem Boden haben die Tiere das Aussehen von länglichen, seltner rundlichen Plasmaklumpchen (Fig. 10) mit allseitig ausstrahlenden kurzen fadenförmigen, nicht anastomosierenden Pseudopodien (*Pp*).

Die auf Algen sitzenden roten Exemplare sehen entweder ganz homogen oder nur grobkörnig aus; nach 2—3tägigem Aufenthalt in den leeren Schalen werden die Tiere viel blasser und lassen ein

homogenes farbloses Ectoplasma und ein alveoläres rötliches Endoplasma mit zahlreichen Einschlüssen erkennen. Die Größe der einzelnen Alveolen ist sehr verschieden (*Alv*, Fig. 11); in optischen Schnitten sieht das Endoplasma netzartig mit unregelmäßigen Maschen aus. Die Wände der Alveolen färben sich viel intensiver als ihr Inhalt. Das Verschwinden der rötlichen Plasmafärbung nach dem Hungern zeigt, daß die gefärbten Plasmasubstanzen ein Produkt des Stoffwechsels des Organismus darstellen und von den Farbstoffen des Wirtes abhängen (in diesem Falle vom Physoerythrin). Der rote Farbstoff von *Pr. roseus* tritt morphologisch in zwei Gestalten auf: als größere kuglige Körner, die innerhalb der Alveolen des Endoplasmas liegen (*Tr*, Fig. 11), und als sehr kleine rötliche Einschlüsse, die wie im Innern der Alveolen wie auch in ihren Wänden zerstreut sind. Diese kleinsten Einschlüsse treten auch im Ectoplasma und in den Pseudopodien auf. Während des Hungerns verschwinden zuerst die größeren Kugeln; die kleineren Einschlüsse erhalten sich sehr lange und verschwinden vollständig erst vor der Encystierung.

Außerdem kann man in den Knotenpunkten der Alveolen des Endoplasmas noch besondere stark lichtbrechende Körnchen erkennen. TRINCHESE fand im Protoplasma von *Protogenes roseus* zahlreiche bläschenförmige Gebilde, die von ihm als Vacuolen bezeichnet wurden. Nach Färbung mit Eisenhämatoxylin (Fig. 12) färbt sich ein Teil dieser Gebilde sehr stark und stellt sich als kleine Kerne (*K*) heraus; die übrigen bleiben fast ungefärbt und haben das Aussehen von echten Vacuolen (*V*). Die Kernzahl variiert von 25 bis 45. Sie befinden sich nur im Endoplasma, und ihr Durchmesser erreicht 10–15  $\mu$ . Die Kerne haben eine gut erkennbare Membran und kleine, meist peripher angeordnete Chromatinkörnchen. Es wurden keine Kernteilungsfiguren gefunden.

Die Entwicklung wurde nur einmal im späteren Herbst beobachtet. Sie beginnt mit der Bildung von großen Cysten (bis  $\frac{1}{2}$  mm im Durchmesser; Fig. 13). Vor der Encystierung treten im Protoplasma von *Protogenes roseus* zahlreiche ovale oder kuglige Körner auf, die die Größe eines Kernes erreichen können und weißliche Farbe besitzen. Diese Körner verändern sich nicht nach Iodkalium, werden gelblich nach Chlorzinkiod und lösen sich sehr schnell in 10% KOH. Sie erinnern daher an Paramylonkörner.

Die jungen Cysten besitzen eine dünne durchsichtige Membran und feinkörniges homogenes Protoplasma mit zahlreichen Körnern von Paramylon (*Kp*, Fig. 13), zwischen denen kleine Kerne liegen.

Die Zahl der Cysten von *Protogenes roseus* war ziemlich gering, so daß ich nicht imstande war alle Veränderungen bei ihnen zu verfolgen.

In den älteren Cysten, die mit dunklerer Hülle versehen sind (Fig. 14), konnte man den Beginn des Plasmazerfalls in einkernige Fragmente erkennen (*K* u. *Plms*). Er fängt von der Peripherie der Cyste an; in ihrer Mitte ist manchmal noch eine kompakte protoplasmatische Masse mit Paramylonkörnern (*Kp*) zu erkennen, die in einkernigen Fragmenten ganz fehlen. Nur aus zwei von allen Cysten von *Pr. roseus*, die ich gehabt habe, schlüpften (22 Tage nach dem Beginn der Encystierung) besondere einkernige Organismen aus (Fig. 15), die bis 75—80  $\mu$  breit wurden.

Diese Organismen erscheinen als farblose Kügelchen mit feinen, miteinander nicht anastomosierenden strahlenförmigen Pseudopodien. Sie erinnern im ganzen an junge *Actinophrys*- oder Heliozoen-ähnliche Stadien von *Arcella vulgaris*, die von ELPATIEWSKY (1907) und SWARCZWESKY (1908) beschrieben sind. Solche Stadien sind bei vielen Rhizopoden nicht selten (HERTWIG u. LESSER, 1874; PENARD, 1904), so daß auch *Protogenes roseus* deshalb als ein Rhizopod bezeichnet werden kann. Die genauere Prüfung der Organisation und wenn auch wenige bekannte Entwicklungsstadien sprechen aber mehr zugunsten der Zugehörigkeit von *Protogenes roseus* zu den Vampyrelliden als zu den echten Rhizopoden, nämlich:

1. eine ähnliche parasitische Lebensweise (Aussaugung des Algenzelleninhalts);
2. die rote Farbe des erwachsenen Stadiums;
3. das Vorhandensein von Paramylonkörnern;
4. der Zerfall des Cysteninhalts in einkernige Gebilde;
5. das Vorhandensein eines Heliozoen-ähnlichen Stadiums.

Gegen die direkte Zuzählung des *Pr. roseus* TRINCH. zu den echten Vampyrelliden spricht die Vielkernigkeit; jedoch sind auch die *Vampyrella* am nächsten stehenden Gattungen *Leptophrys* HERTW. et LESS., *Endyonema* ZOPF und *Enteromyxa* CIENK. vielkernig. Mir scheint deshalb, daß *Protogenes roseus* TRINCH. eine marine vielkernige Vampyrellide darstellt, die entweder eine selbständige Gattung bildet oder eine Art einer schon bekannten Gattung ist. Eine endgültige Lösung dieser Frage können wir nur nach genauerer Kenntnis der Entwicklungsgeschichte sowohl der vielkernigen Vampyrelliden als auch von *Protogenes roseus* selbst erwarten. In beiden Fällen muß aber auch hier, wie dies bei *Protogenes primordialis* HKL. der

Fall war, der Gattungsname „*Protogenes*“ in einen anderen Namen umgewandelt werden; handelt es sich um einen neuen Gattungsnamen, so wäre „*Vampyrelloides roseus*“ zu empfehlen; der Gattungsnamen „*Protogenes*“ ist aus der zoologischen Nomenklatur zu streichen.

## 2. *Aletium pyriforme* TRINCHESE.

Allgemeiner Bau. *Aletium* wurde 1881 und 1884 von TRINCHESE in Neapel auf der Alge *Chaetomorpha crassa* entdeckt und bezeichnet als „un corpuscolo piriforme avente un colore giallo vivo ed uno splendore serico“. TR. gab aber keine genauere Diagnose. Das Tier erreicht nach diesem Autor 3 mm Länge bei 1 mm Breite, besitzt gewöhnlich nur zwei seitliche, einander gegenüberliegende Pseudopodien, enthält keinen Kern und zerfällt nach einem Ruhezustand in kleinere „sferale“ von ca. 10  $\mu$  im Durchmesser.

Die von Dr. URBAN gesammelten Exemplare erreichten bis 5 mm in der Länge ohne Pseudopodien. Ihre Form war birnförmig oder oval mit zwei einander gegenüberliegenden Spitzen, die sich allmählich zu Pseudopodien verlängern. Letztere stellen lange (manchmal bis 1 $\frac{1}{2}$  cm), sehr feine Stränge dar, die sich entweder nicht verzweigen oder nur an ihren Spitzen dichotomisch in kurzen Zweigen verästelt sind. Die häufigsten Formveränderungen sind auf Fig. 17—21, Taf. 19 dargestellt. Besonders interessant ist die auf Fig. 16 dargestellte Form, welche auffallend an *Gymnophrys cometa* CIENK. erinnert. Mir scheint deshalb, daß diese letztere Form kaum als eine von *Aletium* verschiedene Art betrachtet werden kann. Nach der Beschreibung von *Monopodium kowalewskii* BRANDT zu urteilen (die zwar ohne Zeichnungen ist), ist auch diese Form *Aletium* äußerst ähnlich.

Die von mir auf den Algen aus Cenito gefundenen Exemplare erreichten bis 4 mm und waren graugelblich bis rein gelb gefärbt. Gleich dem „*Protogenes roseus*“ scheint auch *Aletium* ein Algenparasit zu sein. Doch fand ich niemals in seinem Plasma irgendwelche Nahrungsreste, nach denen man über seinen Ernährungsmodus urteilen könnte. Nach längerem Aufenthalt in reinem Meereswasser werden die Aletien blaß und verlieren ihre gelbe Farbe. Die letztere stellt also ein Produkt des Stoffwechsels des Organismus dar.

Eine Differenzierung in farbloses schmales Ectoplasma (*Ect.*; Fig. 24—26) und in gelb gefärbtes Endoplasma (*End.*, Fig. 24 u. 26) tritt bei *Aletium* sehr deutlich hervor. Die lebenden, frisch erhaltenen Exemplare sind fast undurchsichtig und lassen keine

innere Organisation deutlich unterscheiden. Die eine Zeitlang in leeren Uhrgläsern aufbewahrten Tiere erscheinen ganz durchsichtig und stellen dann ein sehr geeignetes Objekt für das Studium der feineren Alveolarstruktur des Protoplasmas dar.

Das Ectoplasma läßt, auf Schnitten wie auch an den lebenden Objekten, keine innere Struktur unterscheiden. Die Pseudopodien (*Pp*, Fig. 17—23) stellen einfache Fortsätze des Ectoplasmas dar und sind deshalb auch stark lichtbrechend und dabei strukturlos. Nur an ihren Endverzweigungen ist an breiteren Stellen eine Andeutung von Wabenbau zu bemerken (*Alv*, Fig. 28).

Bei *Aletium* hängt die Färbung, ebenso wie es bei der „*Protogenes roseus*“ der Fall war, von der Anwesenheit zweierleiartiger Farbeinschlüsse ab: größeren Körnchen bis  $1\frac{1}{2}$ — $2\ \mu$ , die innerhalb der Plasmaalveolen eingeschlossen sind (*Tr*, Fig. 27), und kleinsten Körnchen, die durch das ganze Protoplasma zerstreut sind, wie im Endo- so auch teilweise im Ectoplasma. Außerdem treten im Endoplasma von *Aletium* zahlreiche Vacuolen, dunklere Körnchen und stark lichtbrechende farblose Einschlüsse auf, allem Anschein nach Excretionskrystalle.

Die Kerne (*K*, Fig. 25 u. 26) sind klein und in ungefärbten Exemplaren von den Vacuolen nicht unterscheidbar. Sie erreichen bis 10—15  $\mu$  im Durchmesser, besitzen eine sehr deutliche, doppelt konturierte Membran und zahlreiche Chromatinkörnchen von gleicher Größe, so daß das Kerngerüst schwer zu erkennen ist. Ihre Zahl variiert je nach der Größe der Exemplare von 25—75. Eine Teilung der Kerne konnte ich nicht bemerken.

Entwicklung. Der von TRINCHESE beschriebene Zerfall des Körpers in kleinere Gebilde ist keine simultane Teilung, sondern eine Vorbereitung zur Encystierung. Vor dem Zerfall verlieren die Tiere ihre gelbe Farbe vollständig, der Körper wird abgerundet und die Pseudopodien eingezogen. Es bildet sich eine ca. 2 mm breite Plasmamasse, die in 12—15 Teile zerfällt, welche entweder sich unmittelbar encystieren (*C*, Fig. 29) oder noch eine kurze Zeit in Gestalt kleinerer vielkerniger Plasmodien herumkriechen, die erst später sich encystieren.

Die ziemlich großen Cysten sind mit einer weichen durchsichtigen gelblichen Membran versehen. Ihr Inhalt erscheint als eine feinwabige gelbliche Plasmamasse. Die Kerne teilen sich sehr intensiv caryokinetisch (*K*, *Kth*, *Aep*, Fig. 31); nach Zerfall des Cysteninhalts in einzelne einkernige Körper wandern letztere nach

außen in Gestalt besonderer einkerniger Amöben (Fig. 30). Solche Amöben sehen wie kleine ovale Plasmaklumpchen mit sehr kurzen lappigen Pseudopodien aus (Typus von *A. limax*). Der ziemlich große Kern liegt in der feinkörnigen zentralen Plasmapartie (End, Fig. 30).

Die einkernigen Amöben entwickeln sich nach zweierlei Art weiter: entweder sie vermehren sich durch eine Querteilung durch mehrere Generationen (der Kern teilt sich dabei wahrscheinlich amitotisch, *Kth*, Fig. 33), oder sie encystieren sich. In solchen Amöbencysten beginnt wieder eine intensive caryokinetische Kernteilung (Fig. 32). Das weitere Schicksal der Amöben und der Cysten bleibt unbekannt.

Trotz der ungenügenden Angaben über die Entwicklung von *Aletium* ist es klar, daß sie keine Monere ist und zu den Rhizopoda Lobosa gerechnet werden muß.

Gattung *Aletium* TRINCHESE (1881, p. 31; 1884, p. 5). Großes, bis 5 mm breites vielkerniges Plasmodium von gelber Farbe, mit zwei langen einander gegenüber ausgehenden Pseudopodien, die sich entweder gar nicht verzweigen oder nur dichotomisch an ihren Spitzen gabeln. Die Vermehrung mit Generationswechsel (ein- und vielkernige Generationen).

Eine Art: *A. pyriforme* TRINCHESE.

Syn. *Gymnophrys comela* CIENKOWSKY, 1876, p. 31.

*Monopodium kowalewskii* MERESCHKOWSKY, teste A. BRANDT, 1880.

Fundort: Neapel.

### 3. *Myxastrum radians* HKL.

Gattungsdiagnose nach HAECKEL (1870, p. 37): „Ein einfachster formloser Protoplasmakörper ohne Vacuolenbildung, welcher einfache oder verästelte und anastomosierende Fortsätze treibt. Fortpflanzung durch Strahlenteilung. Der eingekapselte ruhende Körper zerfällt in eine große Anzahl von länglichen Keimen, deren Längsaxe radial gegen das Centrum der kugeligen Cyste gerichtet ist. Jeder einzelne Keim umgibt sich mit einer kieseligen Hülle. Die aus dieser Sporenhülle ausschließenden Keime nehmen sofort wieder die Form der erwachsenen Organismen an.“

Artdiagnose nach HAECKEL (ib.): „Protoplasmakörper in frei beweglichem Zustand gewöhnlich von Gestalt einer strahlenden Kugel, von sehr zäher Consistenz, von 0,3—0,5 Mm. Durchmesser. Pseudopodien sehr zäh und starr, mit spärlicher Verästelung und Anastomosenbildung. Fremde Körper, Diatomeen, Peridineen etc. werden von den Pseudopodien umflossen und in den Centalkörper hineingedrückt. Ruhezustand eine kugelige Cyste von 0,08 Mm Durchmesser. Der Inhalt zerfällt in zahlreiche kieselchalige Sporen von 0,03 Mm Länge, 0,015 Mm Breite, deren Längsaxe radial gegen das leere Centrum der kugeligen Cyste gerichtet ist.“

Daß die von mir 2mal in Neapel gefundenen Organismen wirklich *Myxastrum radians* H<sub>KL</sub> darstellen, läßt sich durch eine einfache Vergleichung der Fig. 35, Taf. 19 mit den figg. 21, 22 und 24, tab. 2 von H<sub>AECKEL</sub> (1870) nachweisen. Seiner äußeren Körperform nach erinnert *Myxastrum* sehr an die Heliozoen, was schon H<sub>AECKEL</sub> selbst zugab (1870, p. 30): diese Form hat das Aussehen von „Schleimsternchen“, die bei schwacher Vergrößerung durchaus homogen und mit zahlreichen inneren lichtbrechenden Körnchen versehen sind. Sie ist farblos und mit nach allen Seiten strahlenförmig auslaufenden fadenförmigen Pseudopodien versehen (*Pp*). Der Durchmesser der von mir beobachteten Exemplare erreichte bis 0,1 mm.

Der von H<sub>AECKEL</sub> beschriebene Entwicklungsgang kann folgendermaßen zusammengefaßt werden:

1. *Myxastrum* mit zahlreichen Pseudopodien.
2. Cyste („Ruhestadium“).
3. Cyste mit sekundären Cysten; „Kieselsporen“ im „Sporonium“.
4. Junges Stadium: „Sarkodekugel“; *Myxastrum* ohne Pseudopodien.

Von den vielen Exemplaren von *Myxastrum*, welche ich gehabt hatte, wurde die Mehrzahl im September gefunden, und ihre weitere Entwicklung konnte nur bis zur Bildung der sekundären Cysten verfolgt werden. Im Frühjahr fand ich eine große Anzahl kleiner Organismen, die meistens untergingen, von denen sich jedoch einige später in die typische *Myxastrum*-Form verwandelten. Solche Organismen kann man also als junge Myxastren bezeichnen.

Bau des entwickelten Tieres. An lebenden Exemplaren kann man nur zahlreiche strahlenförmige Pseudopodien und grobkörniges Protoplasma erkennen, dagegen keine Spur von Kernen oder Vacuolen. Auf den Präparaten ist es leicht eine sehr stark vacuolisierte periphere Zone, das Ectoplasma (*Ect*, Fig. 36, Taf. 19), und ein grobkörniges Endoplasma (*End*) mit zahlreichen (35–45) kleinen Kernen und Einschlüssen zu unterscheiden. Von den letzteren kann man besonders gut große, stark lichtbrechende und in Essigsäure sich auflösende Tröpfchen erkennen, allem Anschein nach Fettröpfchen. Sie sind bei den frisch gesammelten Exemplaren so zahlreich, daß der ganze Körper als eine stark lichtbrechende Masse erscheint. Auf Schnitten kann man außer kleineren glänzenden Kryställchen noch zahlreiche kleinere Vacuolen (*V*, Fig. 37) und Kerne (*K*) erkennen. Jeder Kern ist ein kugliges, etwa 10–15  $\mu$  im Durchmesser haltendes Gebilde mit einer deutlichen Membran,

gleichmäßig zerstreuten kleinen Chromatinkörnchen und großem Caryosom.

Bau der Cysten. Die Encystierung tritt gewöhnlich plötzlich auf, ohne die erkennbaren Vorbereitungsstadien. Die Cysten erscheinen als große braune Kugeln mit durchsichtiger Hülle. Die Cysten konnte ich nur 3mal, am 1., 7. und 15. Tage nach ihrer Entstehung, untersuchen. Die jüngsten Cysten besaßen einen fast gleichmäßigen grobkörnigen Plasmahalt mit zahlreichen unveränderten Kernen, ohne erkennbare Vacuolen oder sonstige Einschlüsse. Dann zerfällt der Cysteninhalt von der Peripherie bis zum Zentrum in zahlreiche einkernige ovale Körper, die wieder innerhalb der gemeinsamen Cystenhülle sich in die kleine sekundäre Cyste (*sc*, Fig. 38) encystieren. Die Hüllen der sekundären Cysten (*Cw*, Fig. 39) sind dicht und undurchsichtig. Obwohl solche Hüllen nicht aus Kieselsäureverbindungen bestehen, so entsprechen doch die sekundären Cysten vollständig den „Kieselsporen“, welche HAECKEL bei seinem *Myxastrum radians* beobachtet hat.

Am 15. Tage nach der Encystierung platzt die gemeinsame Hülle der großen Cyste, und die sekundären Cysten wandern nach außen (*sc* u. *Cw*, Fig. 40).

Bau der jungen Tiere. Die erwähnten jungen Stadien von *Myxastrum* haben das Aussehen von kleinen Heliozoen, die bis 50  $\mu$  im Durchmesser erreichen (Fig. 41, Taf. 19). Sie sind kuglig mit kurzen Pseudopodien (*Pp*), die unabhängig voneinander als breite Plasmastämme von der Körperwand ausgehen und bald in ein Büschel feiner, miteinander nicht anastomosierender Fädchen (*Zw*) zerfallen. Der Körper selbst ist scharf abgegrenzt mit einer Art dünner Pellicula zwischen den Ausgangsstellen der Pseudopodien, ohne erkennbare Sonderung in Ecto- und Endoplasma. In der Mitte liegt ein ziemlich kleiner Kern.

Im ganzen erinnert dieses Stadium an die von PENARD (1904) beschriebene *Actinocoma borealis*. Es ist deshalb möglich, daß *Actinocoma* und *Myxastrum* verschiedene Stadien eines und desselben Organismus darstellen.

#### 4. *Protomyxa aurantiaca* HKL.

HAECKEL's Gattungsdiagnose (1870, p. 71): „Ein einfachster formloser Protoplasmakörper mit Vacuolenbildung, welcher verästelte und anastomosierende Pseudopodien treibt. Fortpflanzung durch Schwärmsporen, welche in Plasmodien zusammenfließen.“

Artdiagnose (ibid.): „*Protomyxa aurantiaca* HAECKEL. Protoplasma-körper ein Plasmodium von orangerother Farbe, welches (immer?) durch Verschmelzen mehrerer Schwärmsporen entsteht, von 0,5—1 mm Durchmesser; mit sehr zahlreichen und sehr dicken, baumförmig verästelten Pseudopodien, welche durch viele Anastomosen ein Netz bilden. Ruhezustand eine kugelige Lepocytode von 0,15 mm Durchmesser, mit dicker, strukturloser Hülle (Cyste). Schwärmsporen birnförmig, am spitzen Ende kegelförmig, in eine starke Geißel auslaufend, sich nach Art der Myxomycetenschwärmer bewegend. Die zur Ruhe gekommenen Sporen kriechen nach Amöbenart umher.“

Dieselbe Form fand ich, wie erwähnt, nur einmal, aber in sehr großer Menge von Exemplaren in leeren Austerschalen aus dem Lago di Fusaro bei Neapel. Auf der inneren glänzenden Fläche der Schalen sind ziemlich große (bis 3—4 mm im Durchmesser) hell-orangerote Flecke vorhanden (Fig. 1, Taf. 20), die schon bei schwacher Vergrößerung in kleine, bis  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  mm breite Pünktchen zerlegt werden (Fig. 2). Jedes Pünktchen stellt eine *Protomyxa aurantiaca* dar, die also gesellschaftlich leben. Eine direkte Verbindung der Pseudopodien zu einem Syncytium tritt niemals ein; mit einer Pipette kann man leicht einzelne Tiere isolieren, ohne daß die übrigen dabei gestört werden. In einem solchen „Fleck“ kann man bis zu 20—30 Exemplare erkennen. Neben solchen Ansammlungen treten sehr oft große dunkle Cysten (C) auf, die lose an die Schalenfläche angeklebt sind. Seltner finden sich noch durchsichtige kleine Cysten, die gewöhnlich zwischen den Tieren liegen (Zy). Infolge ihrer bedeutenden Größe und ihrer intensiven Farbe geben die Protomyxen sehr gute Objekte für entwicklungs-geschichtliche Beobachtungen ab, indem die einzelnen Tiere leicht mit bloßem Auge auf der weißen Schalenfläche erkennbar sind.

Nach HAECKEL besteht die Entwicklungsgeschichte von *Protomyxa aurantiaca* in Folgendem:

1. *Protomyxa aurantiaca*; erwachsenes Exemplar.
2. Cyste mit homogenem Inhalt.
3. Zerfall des Cysteninhaltes in einzelne Plasmakugeln.
4. Austritt der letzteren als „Schwärmsporen“.
5. Umwandlung derselben in „amöbenartige Keime“.
- 6a. Verschmelzung der Amöben zu einem Plasmodium = *Protomyxa*.
- 6b. Umwandlung der Amöbe in große *Protomyxa*.

Die Bildung der Isogameten (= Schwärmsporen HCKL.) und die Umwandlung derselben in Amöben stimmt vollständig mit meinen Beobachtungen überein. Der einzige Unterschied zwischen meinen

und HAECKEL'S Angaben besteht in der Bildung der Fusionsplasmodien. Allein HAECKEL selbst gibt zu, daß diese Erscheinung eine zufällige sein könne. Alle übrigen Unterschiede sind nur sekundärer Natur oder können auf unvollständige Beobachtungen zurückgeführt werden. Die auf den ersten Blick an Plasmodien erinnernden Gebilde erwiesen sich bei genauerer Untersuchung in Wirklichkeit stets als einfache Ansammlungen von einkernigen Amöben.

#### Bau des Gamonts.

Die von HAECKEL und von mir beobachtete orangerote Generation von *Protomyxa* erreicht im Ruhezustand und mit ausgestreckten Pseudopodien bis ca. 2 mm Breite. Diese Generation ist einkernig; der Kern wird schon nach sehr kurzer Färbung mit Eisenhämatoxylin leicht erkennbar. Bei den lebenden Exemplaren ist der Kern unsichtbar wegen der Anwesenheit von zahlreichen Vacuolen, Nahrungsresten und verschiedenen Einschlüssen (Fig. 4, Taf. 20). Auch nach der Färbung der frisch gesammelten Exemplare mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin ist der Kern von den übrigen Einschlüssen kaum zu unterscheiden. Der eigentliche Körper des Gamonts hat das Aussehen einer kreisförmigen, flachen und fest an der Unterlage liegenden Plasmamasse, von deren Rändern zahlreiche lange, fadenförmige Pseudopodien ausgehen, die, miteinander anastomosierend, oft zu einem kontinuierlichen plasmatischen Netz verbunden sind (*Pp*, Fig. 4). Die von der Unterlage mechanisch abgetrennten Exemplare von *Protomyxa* werden kuglig mit wenigen strahlenförmigen Pseudopodien. Solche Exemplare schwimmen gewöhnlich nur ganz kurze Zeit und befestigen sich dann wieder auf der Unterlage, ihre flache Körperform annehmend. In den Uhrgläsern, wo das Wasser sehr lange Zeit nicht gewechselt wurde, bekommen die Protomyxen ein eigentümliches lappiges Aussehen, wobei sie ihre Pseudopodien und Einschlüsse verlieren (Fig. 5). Solche lappige Exemplare zerfließen dann allmählich.

Die Protomyxen leben fast ausschließlich von Diatomeen; die leeren Schalen der letzteren füllen beinahe den ganzen Körper vieler frisch gesammelten Tiere. An den Totalpräparaten kann man die breite äußere Schicht von Ectoplasma mit zahlreichen großen Vacuolen und das grobkörnige Endoplasma unterscheiden. Wie es bei „*Protogenes primordialis*“ oder *Aletium pyriforme* der Fall war, so ist auch hier die orangerote Farbe bloß das Resultat des Stoffwechsels; die Farbe ist durch die Anwesenheit von zahlreichen

großen orangefarbenen und kleineren roten Einschlüssen verursacht. Die größeren liegen meistens im Endoplasma, die kleineren dagegen sind durch den ganzen Körper zerstreut. In leeren Schalen verliert *Protomyxa* allmählich ihre intensive Farbe und wird halb durchsichtig.

Der Kern (Fig. 6) erreicht 25—30  $\mu$  im Durchmesser und besitzt eine ziemlich dicke Membran (*Km*). Bei vielen Exemplaren sind innerhalb des Kernes ein alveolärer Bau und kleine Chromatinkörnchen zu erkennen; einer von diesen ist etwas größer als die übrigen (*Nc* Caryosom?). Vor der Encystierung treten in den Kernen zahlreichere, peripher angeordnete Chromatinkörnchen auf.

Die Vacuolen sind ziemlich groß, sehr scharf abgegrenzt und nicht pulsierend. Außer farbigen Einschlüssen sind noch große Fetttropfen, Excretionskryställchen und kleinere Körnchen in Alveolenknoten zu unterscheiden.

Bei Beginn ungünstiger Verhältnisse encystieren sich die Tiere sehr leicht (Bildung der Protektioncysten; Fig. 7). Solche Cysten unterscheiden sich von den Generationscysten (Fig. 8, 10 u. 12) dadurch, daß ihre Kerne unverändert bleiben (*K*), bei den letzteren aber tritt die Bildung der Chromidialsubstanz auf (*Chm*, Fig. 8).

### Gamogonie.

Die neugebildeten Generationscysten sind kuglig und mit einer ziemlich dünnen, rötlichen und weichen Hülle versehen (*Cw*, Fig. 10). Sie ist sehr klebrig, so daß die Cysten sich leicht an Schalenflächen oder Glaswänden anheften. Bei weiterer Entwicklung werden die Hüllen dunkler und fester und fallen leicht von der Unterlage ab. Auf den Schnitten erscheint die Hülle feinschichtig (*Cw*, Fig. 13 u. 15).

Im ganzen kann man 3 Stadien von Cystenreife unterscheiden.

Junge Cysten mit noch erhaltenem Kern (*K*, Fig. 9). Das Protoplasma zeigt hier deutlich eine feinwabige Struktur mit einem deutlichen Alveolarsaum um den Kern herum (*K* u. *Alv*). In der Peripherie der Cyste erscheint die Struktur undeutlich und der äußere Alveolarsaum nicht erkennbar.

In den Knotenpunkten der Alveolen bei jüngeren Cysten treten zahlreiche kleinere kuglige oder lappige Körner auf, die sich nur mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin färben. Ihre Breite erreicht ca.  $\frac{1}{2}$   $\mu$  (*Kp*, Fig. 15). Solche Körner erinnern an die sogenannten Dotterkörner von Heliozoen, die von F. E. SCHULZE (1877) und BRAUER (1894) beschrieben wurden. Der Austritt der Chromidien

aus dem Kern erfolgt gewöhnlich nur von einer Stelle heraus und ist dem der anderen Protozoen gleich (*Chm*, *Chrm*, Fig. 8 u. 9). Nach dem Chromatinverlust bleibt der Kern als eine hellere Vacuole in der dunkleren feinwabigen Plasmamasse sichtbar (*K*, Fig. 10). In diesen besonders oft beobachteten Cysten kann man unterscheiden: eine periphere hellere Zone mit zahlreicheren schon erwähnten Dotterkörnchen, eine mittlere dunklere Zone mit Chromidialsubstanz (*Chm*, Fig. 10) und den zentral liegenden Kernrest (*K*).

Cysten mit Chromidialsubstanz, ohne Kernreste. Ursprünglich erscheint die Chromidialsubstanz als kontinuierliche Chromatinkörnchen von verschiedener Größe und Gestalt. Bei weiterer Entwicklung wandeln sich die einzelnen Chromidien meistens in Globuliten um, indem sie hohl werden, so daß die periphere Partie sich viel intensiver färbt als die innere. Die letztere bleibt manchmal ungefärbt, so daß im Querschnitt solche Chromidien kreisförmig aussehen. Bald nach ihrer Bildung kleben sich alle Chromidien mittels ihrer Wände zu unregelmäßigen Gebilden zusammen (*Chrm*, Fig. 13 u. 15), die im Querschnitt netzförmig aussehen. Dabei geht der Globulitenbau oft verloren; infolgedessen treten auf Schnittten neben den hohlen Gebilden größere kompakte Massen der Chromidialsubstanz auf (*Chm*, Fig. 14). Nicht selten vergrößern sich die einzelnen Hohlräume des Chromidialnetzes auf Kosten der anderen, und dann erscheinen in ihnen besondere grünliche Einschlüsse, welche nach Iod intensiv rot werden (*K<sub>2</sub>*, Fig. 14). Solche Einschlüsse sind mit den Glykogenkörnern der Chromidialsubstanz von *Diffugia* (nach ZUELZER, 1904) vergleichbar. In den Knoten des Chromidialnetzes erscheinen sehr zahlreiche kleinere Einschlüsse in Gestalt schwarzer oder dunkler Punkte.

Während weiterer Reifung sammeln sich alle Chromidialmassen zu einigen geringeren Ansammlungen (*Chm*, Fig. 12), die Dotterkörner werden allmählich absorbiert.

Cysten mit den Gametenanlagen. Die weiteren Veränderungen innerhalb der Cysten bestehen aus dem Zerfall der Chromidialmassen in kleinere Fragmente, die sich in sekundäre Kerne (*K*, Fig. 12) umwandeln. Die Zahl solcher Kerne erreicht ca. 65—75. Nach dem vollständigen Zerfall der Chromidialmassen beginnt die Absonderung des protoplasmatischen Inhalts um jeden Kern herum (*K*, Fig. 16) und Zerfall der letzteren zu einkernigen Fragmenten, welche die Anlage der Gameten darstellen (*Plms*).

Bau der Gameten. Die durch das Platzen der Cystenhülle

frei gewordenen Gameten (Fig. 17 u. 18) erreichen 35—40  $\mu$  in der Länge und haben einen birnförmigen oder länglichen Körper, der nach vorn in einen schmalen Vorsprung sich verlängert. Der Vorsprung setzt sich dann in eine längliche Geißel fort (*Gs*, Fig. 19). Solche Gameten wurden schon von HAECKEL beobachtet, und er bezeichnete den erwähnten Vorsprung als „einen haarförmig ausgezogenen Fortsatz des Plasmas“ (1870, p. 25).

Die Gameten lassen eine sehr dünne Pellicula und deutliche Alveolarstruktur des Plasmas (*Pl*, Fig. 19) mit dem gut entwickelten Alveolarsaum (*Alv*) erkennen. In der hinteren abgerundeten Körperpartie liegt eine große Vacuole (*V*, Fig. 18), in der Mitte des Körpers ein bläschenförmiger Kern (*K*, Fig. 18 und Fig. 19). Um den Kern herum ist manchmal ein Alveolarsaum, manchmal eine hellere Zwischenschicht (*Zz*, Fig. 20) erkennbar. Der Kern selbst (Fig. 20) läßt nur eine stark entwickelte Membran und eine große zentrale Chromatinmasse (*Nc*) unterscheiden.

In der vorderen Körperpartie an der Basis des Vorsprungs liegt ein kugliger Glanzkörper, Blepharoplast (*Bl*, Fig. 18 u. 19), der sehr intensiv mit Kernfarbstoffen sich färbt. Von dem Blepharoplasten geht in den vorderen Körpervorsprung ein feiner Achsenfaden aus (*Axf*), der weiter in die Geißel übergeht. Im Gametenkörper sind oft kleinere Körnchen sichtbar, die in den Knoten der Alveolen liegen (*Kp*, Fig. 19).

Die Teilung der Gameten wurde nicht ganz sicher beobachtet. Vielleicht stellt das auf Fig. 21, Taf. 20 dargestellte Gebilde mit länglichem Kern ein Vorbereitungsstadium zu dieser Teilung dar.

Alle beobachteten Gameten zeigen so wenig Unterschied voneinander, daß man sie als Isogameten bezeichnen kann. Das weitere Schicksal der Isogameten von *Protomyxa aurantiaca* ist von zweierlei Art: entweder sie copulieren miteinander in Zygoten, oder sie wandeln sich unmittelbar in amöbenartige Organismen um. Solche Umwandlung geht manchmal sehr schnell vor sich. Die Übergangsstadien aber, die man als Mastigamöbenstadium bezeichnen kann (Fig. 22), wurden nur einmal gesehen.

Bau der Amöben. Die Amöben haben das Aussehen kleiner (10—15  $\mu$  breite) Plasmaklumpchen mit sehr eigenartigen breiten, zugespitzten Pseudopodien (*Pp'*), deren Spitzen oft gespalten sind. Infolge dieser Pseudopodienform kann man die Amöbengeneration von *Protomyxa* leicht von den übrigen Amöben unterscheiden. Solche Amöben wurden ebenfalls von HAECKEL beobachtet. An den lebenden

Exemplaren von Amöben ist das feinkörnige Endoplasma (*End*, Fig. 25) vom hellen hyalinen Ectoplasma (*Ect*), das auch allein die Pseudopodien bildet, leicht zu unterscheiden. Der Kern ist bei lebenden Amöben entweder gar nicht oder nur als eine kleine Vacuole erkennbar. Besser ist er an gefärbten Exemplaren zu sehen (Fig. 24). Im ganzen aber charakterisiert er sich durch sehr schwache Chromatinmengen; ganz kleine Chromatinkörnchen sind gleichmäßig durch den ganzen Kern zerstreut.

Die Amöben entwickeln sich mittels Querteilung (Fig. 25—27) während einer Reihe von Generationen. Die Kerne teilen sich caryokinetisch (*Aep*, Fig. 28). Während der Teilung der Amöben ist die Sonderung in Ecto- und Endoplasma undeutlich (Fig. 26). Dann encystieren sich die Amöben in kleine Cysten (Amöbencysten; Fig. 29), die eine dünne und ganz durchsichtige Membran besitzen, durch welche der zentral liegende Kern (*K*) leicht erkennbar ist. Der Kern solcher Cysten teilt sich weiter ebenfalls caryokinetisch (*Kth*, Fig. 30). Die weitere Entwicklung der Amöbencysten ließ sich nicht verfolgen. Außer Amöbencysten, wo die Kernvermehrung beginnt, treten im Falle ungünstiger Umstände noch sogenannte Protektionscysten (Fig. 31) auf, in welchen keine Kernvermehrung stattfindet.

#### Bau des Agamonts.

Das Copulationsprodukt — die Zygote (Fig. 32) — stellt eine kleine (55—60  $\mu$ ) blasse Cyste dar, die mit einer dünnen durchsichtigen Membran bedeckt ist. Ganz ähnliche Cysten sind auch auf Austernschalen vorhanden zwischen einzelnen orangeroten Gamonten und großen dunkleren Cysten (Gametocysten) (*Zg*, Fig. 3, Taf. 20). Auf den Schnitten durch diese helleren Cysten kann man ebensolche caryokinetische Kernteilungsfiguren (*Kth*, Fig. 33) erkennen wie bei den Zygoten, die in den Uhrschaalen mit Gameten gesammelt wurden (*Kth*, Fig. 34).

Die Bildung des Agamonts oder der vielkernigen Generation von *Protomyxa aurantiaca* konnte ich nur sehr selten beobachten. Junge, nur eben aus Zygotenhüllen ausgeschlüpfte Agamonten erscheinen als kleine protoplasmatische flache Massen mit abgerundeten Rändern. Sie sind oval oder kreisförmig während des Ruhezustandes (Fig. 35) und lappig während des Kriechens (Fig. 36) und sind mit wenigen (10—20), fadenförmigen Pseudopodien (*Pp*) versehen. Diese sind ziemlich kurz, sehr fein und teilen sich nicht.

Äußerlich erinnern die Agamonten an viele Heliozoen (Fig. 37), besonders an *Actinophrys*. Ihr Körper ist mit einer Pellicula bedeckt. Das Protoplasma an der Peripherie ist grobalveolar, in der Mitte des Körpers feinwabig (Fig. 38). In Wabenkanten liegen sehr kleine Körnchen; größere stark lichtbrechende Tröpfchen (*Tr*), wahrscheinlich Fetteinschlüsse, sind gleichmäßig durch den ganzen Körper zerstreut. Die Kernzahl variiert von 25—35. Die Kerne (*K*) erscheinen als kleine, 3—5  $\mu$  breite Kügelchen und konzentrieren sich im Inneren des Körpers.

Das weitere Schicksal der Agamonten konnte ich nur einmal beobachten. Dabei zerfiel ein ziemlich großer Agamont in eine Anzahl einkerniger lappiger Körper, von denen sich einige encystierten (Bildung der Agamonten).

---

Aus obiger Beschreibung geht deutlich hervor, daß *Protomyxa aurantiaca* HKL., wie das auch RHUMBLER (1904) vermutete, zu den typischen Rhizopoda reticulosa nuda gehört und nach ihrem Generationswechsel in vielen Beziehungen auch an *Trichosphaerium sieboldii* erinnert.

## 5. Über einige sogenannte „Protamöben“.

Mit dem Namen *Protamoeba* bezeichnete HAECKEL kernlose Plasmaklumpchen mit lappigen Pseudopodien, die sich durch Querteilung vermehren. Er gab folgende Gattungsdiagnose: „Ein einfachster formloser Protoplasmakörper ohne Vacuolenbildung, welcher einfache, nicht verästelte und nicht anastomosierende Fortsätze treibt und sich durch Zweitheilung fortpflanzt.“

Wie aus der Einleitung zu sehen ist, waren bis jetzt 10 Arten von solchen Plasmaklumpchen beschrieben, die mit der HAECKELschen Gattungsdiagnose übereinstimmten. Bei allen diesen „Arten“ wurde die Entwicklung entweder gar nicht beobachtet oder nur als Querteilung bezeichnet. Die Artmerkmale beschränken sich einerseits auf die Form der Pseudopodien, andererseits auf den allgemeinen Protoplasmaabau (Arten mit hyalinem oder feinkörnigem Plasma und Arten mit einer Differenzierung in Ecto- und Endoplasma).

Die Frage nach der Selbständigkeit der Arten von *Protamoeba* hängt mit den Studien über die Entwicklungsgeschichte von Foraminiferen zusammen. Bei vielen Foraminiferen (z. B. *Centropyxis aculeata*, *Miliola seminulum*; SCHAUDINN, 1895) nimmt die Entwicklung

ihren Anfang nach dem Auskriechen des Protoplasmainshalts der Schalen nach außen in Gestalt eines Plasmodiums, das eine Zeitlang durch Querteilung oder durch Zerfall in einzelne kleinere Amöben sich vermehrt. Dabei degenerieren die Kerne oder der Kern und bleiben nur Chromidien, die durch das ganze Plasma zerstreut sind. Diese Chromidien sind aber größtenteils durch zahlreiche fremde Einschlüsse verdeckt. Solche Entwicklungsstadien stimmen vollständig mit der allgemeinen Gattungsdiagnose von *Protamoeba* HKL. überein. Die Selbständigkeit der Gattung scheint deshalb sehr zweifelhaft zu sein.

In Neapel fand ich 3 verschiedene Formen von „kernlosen“ protoplasmatischen Klümpchen, die sich durch einfache Querteilung vermehrten und deshalb vollständig mit der Diagnose der Gattung *Protamoeba* übereinstimmten.

Die erste Form ist auf Fig. 39—42, 44—46, Taf. 20 dargestellt; sie ist ganz der *Protamoeba primitiva* HKL. gleich (s. HAECKEL, 1870, fig. 25—30, tab. 2). Nach ein paar Tagen Aufenthalt in sauberem Wasser verlieren solche Exemplare allmählich alle ihre Einschlüsse und erscheinen als einfache protoplasmatische Massen mit gleichmäßig zerstreuten kleinen Körnchen (*End*, Fig. 42). Nach Färbung mit Kernfarbstoffen ergibt sich, daß diese Körnchen Chromidien darstellen, die hier nicht in größeren Massen oder Netzen angesammelt sind, sondern aus einzelnen Körnchen und Globuliten bestehen.

Solch eine „*Protamoeba*“ encystiert sich nach einer Periode der direkten Querteilung (*Vg*, Fig. 40 u. 41). Die Cysten, die 3 Tage nach ihrer Bildung fixiert wurden (Fig. 44), zeigen eine Differenzierung in eine feinkörnige zentrale Partie und eine grobkörnige Peripherie; zwischen beiden liegen die Chromidien (*Chm*), die sich schon in einigen unregelmäßigen Massen ansammeln. 10 Tage nach ihrer Bildung sind die Cysten schon vielkernig (*K*, Fig. 45); die Reste der Chromidien sind noch im Cysteninneren erkennbar (*Chm*). Die noch älteren Cysten (15 Tage alt; Fig. 46) zeigen neben gut entwickelten kleinen Kernen (*K*) noch caryokinetische Kernteilungsfiguren (*Kth*). Es ist mir nicht gelungen die Entwicklung solcher Cysten weiter zu verfolgen, aber diese spärlichen Angaben zeigen doch klar genug, daß hier eine Vorbereitung zu der Gamogonie irgendeines Protozoons stattfindet.

Die zweite Form, die in Fig. 48 dargestellt ist, entspricht vollständig der *Protamoeba agilis* HKL.

Die dritte Form (Fig. 47), welche eine starke Differenzierung

in feinkörniges Ectoplasma und feinwabiges Endoplasma besitzt, kann als *Protamoeba vorax* HkL. bezeichnet werden. An den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten kommen im Endoplasma zwischen den übrigen Einschlüssen noch kleine Chromidien (*Chm*, Fig. 43) vor.

Beide letzteren Formen — „*Pr. agilis*“ und „*Pr. vorax*“ — stellen in Wirklichkeit nichts anderes als die Entwicklungsstadien von Milioliden, speziell von *Miliola ramosa* und *Biloculina depressa*, dar. Bei *Miliola* haben wir einen Generationswechsel (microsphärischer Agamont und macrosphärischer Gamont), wie es bei den übrigen Rhizopoden der Fall ist. Der Hauptunterschied besteht aber darin, daß hier vor der Gamogonie der protoplasmatische Schaleninhalt herauskriecht und längere Zeit freilebend bleibt in Gestalt der verschiedenen Generationen von Plasmodien und Amöben, die vielkernig, einkernig und auch „kernlos“ (nur mit Chromidien versehen) sind.

In den Uhrgläsern mit Biloculinen (micro- sowohl wie macrosphärische Generation) treten nach 7—10 Tagen zahlreiche protoplasmatische Massen auf, die oben als „*Pr. vorax*“ bezeichnet wurden.

Nach der Gamogonie degeneriert der Kern der macrosphärischen Generation (Gamont) von *Miliola*, und im Plasma treten zahlreiche kleine Chromidien auf, genau so wie es bei der Entwicklung von *Penneroplis* (nach WINTER, 1907) der Fall ist. Während einer weiteren Periode der Entwicklung geht entweder der gesamte protoplasmatische Schaleninhalt aus der Schale heraus, oder er zerfällt anfänglich in kleinere Massen, die später herauskriechen. Im ersteren Falle haben wir ein großes Plasmodium mit Chromidien und lappigen Pseudopodien vor uns, das später in kleinere Teile zerfällt. Die nach beiden erwähnten Entwicklungsarten auftretenden kleineren Plasmaklumpchen haben keinen Kern, sondern nur gleichmäßig zerstreute Chromidien, die oben als *Pr. agilis* bezeichnet wurden. Eine längere Zeit entwickeln sie sich zu kleineren Cysten, wo die Bildung der sekundären Kerne vor sich geht (Vorbereitung der Gamogonie).

„*Protamoeba agilis*“ stellt also ein Entwicklungsstadium von *Miliola* dar, sozusagen ihr „Protamöbenstadium“. Da bei allen in der Einleitung angegebenen Arten von „*Protamoeba*“ nur die Quer- teilung bekannt ist, so besteht auf Grund dieser drei Beispiele die Möglichkeit zu behaupten, daß die Gattung „*Protamoeba*“ der Wirklichkeit nicht entspricht, wie der Name „*Protogenes*“. Die Arten

von „*Protamoeba*“ stellen sehr wahrscheinlich nur die Entwicklungsstadien verschiedener Protozoen dar.

Alle hier mitgeteilten Angaben lassen sich in folgender Weise zusammenfassen:

1. *Protogenes primordialis* HKL. (= *Haeckelina radiosa* mihi<sup>1)</sup>) stellt einen Vertreter der *Rhizopoda reticulosa* dar.
2. *Protogenes roseus* TRINCH. stellt eine Vampyrellide dar.
3. Die Existenz der selbständigen Gattung „*Protamoeba*“ ist sehr zweifelhaft.
4. *Aletium pyriforme* TRINCH. (Syn. *Monopodium* und *Gymnophrys*) stellt einen Vertreter der *Rhizopoda lobosa* dar.
5. *Protomyxa aurantiaca* HKL. stellt einen Vertreter der *Rhizopoda reticulosa nuda* dar.
6. *Myxastrum radians* HKL. ist ein Heliozoon.

Wir sehen also, daß sämtliche Moneren HAECKEL'S<sup>2)</sup> entweder einen echten Kern oder mehrere Kerne auf einem der Stadien ihrer Entwicklung besitzen; es sind deshalb keine „Moneren“.

Wenn wir wieder zu den in der Einleitung als noch fraglichen Formen bezeichneten kernlosen Organismen zurückkehren, so können wir nur diejenigen Formen in Betracht ziehen, die mehrfach und genauer beobachtet wurden, nicht aber solche, die einmal und nur nach dem Studium von lebenden Objekten beschrieben worden sind. Zu diesen unsicheren Gattungen gehören die 1880 beschriebenen Formen (*Gobiella*, *Multicilia*, *Exuviella*, *Daphnidium*, *Cienkowskya*), die von KOROTNEFF (1881) einmal gesehene *Dactylamoeba* und die von GRUBER nur in einem einzigen Exemplar beobachtete *Craterina*. Die von SOROKIN (1878) und PENARD (1903) beschriebenen *Gloidium*-Arten wurden ebenfalls nur in 1—2 lebenden Exemplaren beobachtet; keine dieser Formen wurde in Teilung gesehen und genau auf das Vorhandensein der Kernsubstanz geprüft. *Penardia* wurde von CASE

1) Die übrigen als *Haeckelina* beschriebenen Arten — *H. borealis* MERESCH. und *H. gigantea* BESSELS — sind zweifelhaft. Wie schon erwähnt, erinnert *H. gigantea* an eine Foraminifere, *H. borealis* MERESCH. an eine Vampyrellide.

2) *Myxodictyum sociale* HKL. erinnert auf den ersten Blick an eine Kolonie von Heliozoen oder schalenlosen Rhizopoden, ferner auch an *Gromia socialis* (s. auch DELAGE, 1896, p. 68).

(1904) nur an lebenden Objekten und nicht in Teilung beobachtet. Aus seiner Artdiagnose ist es klar, daß der Kern oder die Kerne hier durch die grünen Einschlüsse verdeckt sind. Soweit man nach den Zeichnungen von CASH urteilen kann, haben wir es hier entweder mit einer *Vampyrella*- oder mit einer *Protomyxa*-ähnlichen Form zu tun. *Arachnula* CIENK. hat das Aussehen einer kleinen, bis 0,8 mm langen, meist strangartig ausgezogenen und seltener verzweigten Plasmamasse, die endständige Erweiterungen bildet, welche mit feinen Pseudopodien besetzt sind. Ihre Entwicklung ist unbekannt. Äußerlich erinnert sie sehr an *Pontomyxa* TOPS. Nach PENARD (1903) ist die Anwesenheit von Kernen, obwohl dieselben nach Karminfärbung nicht erkennbar sind, doch nicht ausgeschlossen, da er von ihnen sagt (p. 223): „probablement que ces noyaux sont extraordinairement petits et ne forment qu'une poussière confondue avec les granulations du plasma“. CIENKOWSKY (1876) rechnete sie zu den Vampyrelliden, BÜTSCHLI (1882) und DELAGE (1896) zu den Heliozoen; PENARD (1903) bezeichnet sie als eine unter den Rhizopoden isoliert stehende Gruppe. Wenn *Arachnula* kein Entwicklungsstadium der Rhizopoden darstellt, so steht sie doch den Reticulosen (wie *Pontomyxa*, *Biomyxa* oder *Rhizoplasma*) am nächsten.

Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse von der Natur der niederen Organismen können wir mit Sicherheit behaupten, daß kernlose Organismen in Wirklichkeit nicht existieren (wenn wir als „kernlose“ Zellen nicht die Chromidialzellen im Sinne DOFLEIN'S (1909), sondern von Kernsubstanzen vollständig freie Plasmamassen bezeichnen). Die Lehre von den Moneren, den Archebionten, den Acaryoten, den Probioten, den Archezoen, den Phyto- und Zoomoneren gehört, ebenso wie der berühmte „*Bathybius*“, nur noch der Geschichte der Zoologie an.

### Literaturverzeichnis.

1877. ARCHER, W., Resumé of recent contributions to our knowledge of freshwater Rhizopoda, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 17.  
 1856. AUERBACH, L., Ueber die Einzelligkeit der Amöben, in: Z. wiss. Zool., Vol. 7.

1866. DE BARY, A., Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bakterien, Leipzig, 1. Aufl.
1875. BESSELS, E., Haeckelina gigantea. Ein Protist aus der Gruppe der Monothalamien, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 9.
1895. BLOCHMANN, F., Die mikroskopische Tierwelt des Süßwassers, Abth. 1, 2 Aufl., Hamburg.
1880. BRANDT, A., in: Verh. zool. Sect. 6. Vers. russ. Naturf., auch in: Zool. Anz., Jg. 3.
1894. BRAUER, A., Ueber die Encystierung von Actinosphaerium eichhorni EHBG., in: Z. wiss. Zool., Vol. 58.
- 1880—1882. BÜTSCHLI, O., Protozoa, in: BRONN, Kl. Ordn. Tierr., Abt. 1, Leipzig u. Heidelberg.
1890. —, Ueber den Bau der Bakterien und verwandten Organismen, Leipzig.
1897. —, Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, Leipzig.
1902. —, Bemerkungen über Cyanophyceen und Bakterien, in: Arch. Protistenk., Vol. 1.
1904. CASH, I., On some new and little-known British freshwater Rhizopoda, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 29.
1852. CIENKOWSKY, L., in: Flora (non vidi).
1856. —, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 14 (non vidi).
1858. —, Die Pseudogonidien, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 1.
1859. —, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 17 (non vidi).
1863. —, Das Plasmodium, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 3.
1865. —, Beitrag zur Kenntnis der Monaden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 1.
1875. —, Ueber einige Rhizopoden und verwandte Organismen, *ibid.*, Vol. 12.
1881. —, in: Arb. St. Petersburg naturf. Ges., Vol. 12 (russisch).
1890. CUNEO, G., Ricerche sui protisti delle aque de Rapallo, in: Bull. sc., Vol. 11.
1885. DEICHLER, Ueber parasitische Protozoen im Keuchhustenauswurf, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43.
1896. DELAGE, J. (et HÉROUARD), Traité de zoologie concrète, Vol. 1, La cellule et les Protozoaires, Paris.
1909. DOFLEIN, F., Lehrbuch der Protozoenkunde, Jena.
1907. ELPATIEWSKY, W., Zur Fortpflanzung von Arcella vulgaris, in: Arch. Protistenk., Vol. 10.
1892. FRENZEL, J., Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentinens, 1. Teil, Abt. 1 u. 2, in: Bibl. zool., Vol. 12.

1897. —, Neue oder wenig bekannte Süßwasserprotozoen, I. *Modderula hartwigii* n. g. n. sp., in: Biol. Ctrbl., Vol. 17.
1858. FRESenius, in: Abh. Senckenbg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 2, (non vidi).
1895. GIARD, A., Sur un pseudo-protozoaire, *Schizogenes parasiticus* MONIEZ, in: CR. Soc. Biol. Paris (10), Vol. 2.
1873. GREEFF, R., Ueber Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süßsen Wassers, Vorl. Ber., in: SB. Ges. Wiss. Marburg (s. auch in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 11, 1875).
1884. GRUBER, A., Die Protozoen des Hafens von Genua, in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 46 (sep. Halle).
1862. HAECKEL, E., De *Rhizopodum finibus atque ordinibus*, Jena.
1865. —, Ueber den Sarkodekörper der Rhizopoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 15.
1866. —, Generelle Morphologie der Organismen, Berlin.
1867. —, Monographie der Moneren, in: Jena. Ztschr. Med. Naturw., Vol. 4.
1868. —, Natürliche Schöpfungsgeschichte, 1. Aufl., Jena.
1870. —, Biologische Studien I. Studien über Moneren und andere Protisten, Leipzig.
1877. —, Nachträge zur Monographie der Moneren, *ibid.*; auch in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 11.
1894. —, Systematische Phylogenie. 1. Theil. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen, Berlin.
1874. HERTWIG, R. und E. LESSER, Ueber Rhizopoden und nahestehenden Organismen, in: Arch. mikrosk. Anat., Suppl. 10.
1882. KLEIN, J., Les *Vampyrella* leur développement et leur place dans la classification, in: Rev. Sc. nat. (deutsch in: Bot. Ctrbl., Vol. 11).
1881. KOROTNEFF, A., Etudes sur les Rhizopodes, in: Arch. zool. expér., Vol. 8.
1907. KUSCHAKEWITSCH, S., Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen etc., in: Arch. Protistenk., Suppl. 1.
1898. LAUTERBORN, R., Ueber *Modderula hartwigii*, in: Biol. Ctrbl., Vol. 18.
1875. LEIDY, J., in: Proc. Acad. Nat. sc. Philadelphia (non vidi).
1879. —, Fresh Water Rhizopods of North America, in: U. S. geol. Survey, Washington.
1892. LONGHI, P., Protisti delle acque dolci di Genova e dintorni, in: Atti Soc. Ligust. sc. n., Vol. 3.
1879. MERESCHKOWSKY, K., Studien über Protozoen d. nördl. Russlands, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 16.
1856. MERKLIN (zitiert nach CIENKOWSKY, 1865).

1888. MÖBIUS, K., Bruchstücke einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht, Berlin (auch in: Abh. Akad. Wiss., Berlin).
1886. MONIEZ, R., Note sur une nouvelle forme de sarcodine, le Schizogenes parasiticus, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 22.
1897. MONTICELLI, F., Dictiomyxa trinchesei, sp. n. g. n. di rizopode marino, in: Bull. Soc. Natural. Napoli, Vol. 11.
1895. MÜLLER, G., Ueber Schizogenes parasiticus, in: Zool. Anz., Jg. 18.
1886. OLLIVIER, G., in: Union med. Reims (non vidi).
1883. PARONA, C., Essai d'une protistologie de la Sardaigne, in: Arch. Sc. phys. nat., Vol. 10.
1890. PENARD, E., Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce, in: Mem. Soc. Hist. nat. Genève, Vol. 22.
1902. —, Faune rhizopodique du bassin du Léman, Genève.
1903. —, Notice sur les Rhizopodes du Spitzberg, in: Arch. Protistenk., Vol. 2.
1904. —, Hélozoaires de l'eau douce de Genève, Genève.
1898. PIANA, G. und A. FIORENTINI, Neuer Beitrag zur Morphologie und Biologie des pathogenen Protozoons der Maul- und Klauenseuche, in: Ctrbl. Bakteriol., Abt. 1 Orig., Vol. 23.
1856. REGEL (zitiert nach CIENKOWSKY 1876).
1904. RHUMBLER, L., Systematische Zusammenstellung der rezenten Reticulosa, in: Arch. Protistenk., Vol. 3.
1906. RUZICKA, V., Struktur und Plasma, in: Ergebn. Anat., Vol. 16.
1895. SCHAUDINN, F., Ueber Plastogamie bei Foraminiferen, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin.
1896. —, Heliozoa, in: Tierreich, Probelief., Berlin.
1893. SCHEWIAKOFF, W., Ueber die geographische Verbreitung der Süßwasser-Protozoen, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), Vol. 41.
1878. SCHNEIDER, AIMÉ, Monobia confluens, nouvelle monère, in: Arch. Zool. expér. (1), Vol. 7.
1851. SCHULTZE, MAX, Ueber den Organismus der Polythalamien, Leipzig.
1877. SCHULZE, F. E., Rhizopodenstudien VI, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 13.
1904. SMITH, J., A preliminary contribution to the Protozoan fauna of the biol. station etc., in: 2 Rep. Golf Biol. Stat. N. Orl.
1878. SOROKIN, Ueber Gloïdium quadriflum, eine neue Gattung aus der Protisten-Gruppe, in: Morphol. Jahrb., Vol. 4.
1867. STEIN, F., Der Organismus der Infusionsthier, Vol. 2, Leipzig.
1908. SWARCZEWSKY, B., Ueber die Fortpflanzungserscheinungen bei Arcella vulgaris EHRBG., in: Arch. Protistenk., Vol. 12.
1881. TRINCHESE, in: Rendic. Acad. Sc. Napoli (non vidi).
1884. —, Materiali per la storia naturale delle Monere del golfo di Napoli, Bologna (sep.).

1901. WEST, G., British freshwater Rhizopods, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 28.
1907. WINTER, F., Zur Kenntnis der Thalamophoren. 1. Untersuchungen über *Peneroplis pertusus*, in: Arch. Protistenk., Vol. 10.
1862. WRIGHT, STR., Observations on british Protozoa, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 2.
1882. ZOPF, W., Zur Kenntnis der niederen Pilzthiere (non vidi).
1885. —, Zur Morphologie und Biologie der niederen Pilzthiere (Monadinen), Breslau.
1904. ZUELZER, M., Beiträge zur Kenntnis von *Diffugia urceolata* CARTER, in: Arch. Protistenk., Vol. 4.

### Erklärung der Abbildungen.

<i>Aep</i> Äquatorialplatte	<i>Kth</i> Kernteilungsfiguren
<i>Al</i> Alveole	<i>Nc</i> Nucleolen
<i>Alv</i> Alveolarraum	<i>Ofl</i> Oberfläche
<i>Axf</i> Axialfaden	<i>Pl</i> Plasma
<i>Bl</i> Blepharoplast	<i>Plms</i> Plasmamasse
<i>C</i> Cyste	<i>Pp</i> Pseudopodien
<i>Chm</i> Chromidien	<i>Pzw</i> Plasmaverzweigungen
<i>Chr</i> Chromatinkörnchen	<i>Rk</i> Restkörper
<i>Chrn</i> Chromidialnetz	<i>sc</i> sekundäre Cysten
<i>Cw</i> Cystenwand	<i>T</i> Tier
<i>Ect</i> Ectoplasma	<i>Tr</i> Tröpfchen
<i>End</i> Endoplasma	<i>V</i> Vacuole
<i>Gs</i> Geißel	<i>Vg</i> Verengung
<i>K</i> Kern	<i>Vzw</i> Verzweigung
<i>Kr</i> Körnchen	<i>Zr</i> Zwischenraum

### Tafel 19.

#### Fig. 1—7. *Protogenes primordialis* HKL.

- Fig. 1. *Protogenes* nach dem Leben im Ruhezustand. 35 : 1.
- Fig. 2. *Protogenes* auf der Glasplatte kriechend. 35 : 1.
- Fig. 3. Eine Partie des Pseudopodiums eines lebenden Exemplars. 545 : 1.
- Fig. 4. *Protogenes*. Totalpräparat. 70 : 1.

Fig. 5. Ein Kern. 545 : 1.

Fig. 6. Eine Partie des schwach gepreßten Präparats. 214 : 1.

Fig. 7. Schnitt durch eine Cyste. 365 : 1.

Fig. 8—15. *Protogenes roseus* TRINCH.

Fig. 8. *Protogenes roseus* in normaler ausgestreuter Lage (die Zweige von Chaetomorpha sind nicht gezeichnet). 35 : 1.

Fig. 9. *Protogenes* auf der Glasplatte kriechend.

Fig. 10. Schnitt durch *Protogenes*. 107 : 1.

Fig. 11. Partie eines Schnittes durch blasses Exemplar. 1500 : 1.

Fig. 12. Totalpräparat. Halbschematisch.

Fig. 13. Schnitt durch eine junge Cyste. 365 : 1.

Fig. 14. Schnitt durch eine ältere Cyste. 365 : 1.

Fig. 15. Ganz junges Exemplar; Heliozoenstadium. 35 : 1.

Fig. 16—34. *Aletium pyriforme* TRINCH.

Fig. 16—22. Verschiedene Veränderungen eines und desselben Exemplars. 10 : 1.

Fig. 23. *Aletium* vor der Encystierung. 10 : 1.

Fig. 24. Randpartie eines lebenden stark gepreßten Exemplars. 70 : 1.

Fig. 25. Dsgl. 214 : 1.

Fig. 26. Randpartie eines fixierten Exemplars. 545 : 1.

Fig. 27. Partie eines optischen Schnittes durch das Endoplasma. 1160 : 1.

Fig. 28. Vordere Partie des Pseudopodiums. 776 : 1.

Fig. 29. Encystierung. 70 : 1.

Fig. 30. Einkernige Amöbe. 365 : 1.

Fig. 31. Schnitt durch eine junge Cyste von *Aletium*. 776 : 1.

Fig. 32. Schnitt durch eine Amöbencyste. 915 : 1.

Fig. 33 u. 34. Teilung einer Amöbe. 365 : 1.

Fig. 35—47. *Myxastrum radians* HKL.

Fig. 35. *Myxastrum* nach dem Leben. 86 : 1.

Fig. 36. Opt. Querschnitt durch ein Totalpräparat. 365 : 1.

Fig. 37. Randpartie des Körpers. 1090 : 1.

Fig. 38. Schnitt durch eine junge Cyste während der Bildung der sekundären Cysten. 776 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch eine sekundäre Cyste (eine Partie des Präparats d. Fig. 38). 1500 : 1.

Fig. 40. Austritt der sekundären Cysten nach außen.

Fig. 41. Actinocomastadium von *Myxastrum*. 214 : 1.

## Tafel 20.

Fig. 1—38. *Protomyxa aurantiaca* HKL.

Fig. 1. Randpartie der Austerschale von der Innenseite mit Anhäufungen von *Protomyxa*. 1 : 1.

Fig. 2. Eine Gruppe von Protomyxen. 7 : 1.

Fig. 3. Eine Gruppe von Protomyxen. 55 : 1.

Fig. 4. Totalbild von *Protomyxa* (einkerniger Gamont). 214 : 1.

Fig. 5. Vermutlich abnormes Exemplar. Halbschematisch.

Fig. 6. Kern des Gamonts. 365 : 1.

## Fig. 7—16. Gamogonie.

Fig. 7. Schnitt durch eine junge einkernige Cyste. 200 : 1.

Fig. 8. Austritt der Chromidien aus dem Kern. 255 : 1.

Fig. 9. Kern nach Austritt der Chromidien. 236 : 1.

Fig. 10 u. 11. Schnitte durch die Cysten mit Chromidialsubstanz.

Fig. 12. Schnitt durch eine Cyste. Zerfall des Chromidialnetzes in den sekundären Kernen. 305 : 1.

Fig. 13—15. Partie der Schnitte mit Chromidialsubstanz. Verschiedene Bilder der Chromidienanhäufungen. Fig. 13 u. 15, 1190 : 1, Fig. 14 1500 : 1.

Fig. 16. Schnitt durch eine Cyste während der Bildung der Isogameten. 200 : 1. Halbschematisch.

## Fig. 17—22. Bau der Gameten.

Fig. 17 u. 18. Gesamtansichten. 545 : 1 u. 610 : 1.

Fig. 19. Vordere Partie. 950 : 1.

Fig. 20. Kern des Gameten. 1130 : 1.

Fig. 21. Ein Gamet mit länglichem Kern. 545 : 1.

Fig. 22. Umwandlung der Gameten in Amöben. Halbschematisch.

## Fig. 23—31. Amöbengeneration.

Fig. 23. Amöben nach dem Leben 305 : 1.

Fig. 24. Kern der Amöbe. 1130 : 1.

Fig. 25—27. Teilungsstadien der Amöben. 305 : 1.

Fig. 28. Kern der Amöbe während Teilung. 1160 : 1.

Fig. 29. Amöbencyste. 305 : 1.

Fig. 30. Kernteilung in der Amöbencyste. 365 : 1.

Fig. 31. Protektionscyste der Amöbe. 365 : 1.

Fig. 32. Eine Zygote. 1160 : 1.

Fig. 33. Schnitt durch eine kleine Cyste aus einer Austerschale. 1160:1.

Fig. 34. Vielkernige Zygote. 1160:1.

Fig. 35. Ein Agamont. 171:1.

Fig. 36. Kriechender Agamont. 171:1.

Fig. 37. Agamont. Halbschematisch. 365:1.

Fig. 38. Eine Partie des Schnittes durch den Agamont, Schema. 1130:1.

Fig. 39—48. Die sogenannten Protamöben.

Fig. 39—42 (44—46). „*Protamoeba primitiva*“ HKL.

Fig. 39. Totalbild in Ruhezustand. 55:1.

Fig. 40—41. Querteilung. 55:1 u. 70:1.

Fig. 42. Eine Partie des Totalpräparats. 255:1.

Fig. 43. „*Protamoeba vorax*“ HKL. (ein Stadium der Entwicklung von *Biloculina depressa*).

Fig. 44—46. Schnitte durch die Cysten von „*Pr. primitiva*“ HKL. in verschiedenen Stadien der Entwicklung. 545:1.

Fig. 47. „*Protamoeba vorax*“ HKL. (Entwicklungsstadium von *Biloculina depressa*).

Fig. 48. „*Protamoeba agilis*“ HKL. (Entwicklungsstadium von *Miliola ramosa*).

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Das Kleinhirn der Knochenfische.

Von

**Dr. Victor Franz,**  
Abteilungsvorsteher.

(Aus dem Neurologischen Institut zu Frankfurt a. M.)

Mit Tafel 21–23 und 32 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort . . . . .	401
I. Die Form . . . . .	404
II. Histologie . . . . .	412
a) Schichten . . . . .	412
b) Medianzone . . . . .	413
c) Kerne . . . . .	413
d) Zelltypen . . . . .	417
III. Faseranatomie . . . . .	421
a) Afferente Bahnen . . . . .	422
b) Efferente Bahnen . . . . .	431
c) Eigenfasern . . . . .	433
d) Fremde Bestandteile im Cerebellum . . . . .	436
e) Spezielleres . . . . .	437
IV. Über das Kleinhirn der Larvenstadien . . . . .	442
V. Zur Funktion des Kleinhirns . . . . .	449

## Vorwort.

Mit dem Kleinhirn der Knochenfische habe ich mich ursprünglich nur in der Absicht befaßt, die nötigen Vorstudien für die Be-

arbeitung des hochgradig aberranten Mormyridengehirns anzustellen, welches bekanntlich seine geradezu riesenhafte relative Größe hauptsächlich einer enormen Hypertrophie des Kleinhirns verdankt, einer genauen Analyse seiner histologischen Elemente aber noch harrt.

Es zeigte sich nun bald, daß selbst über die konstantesten Bauverhältnisse im Kleinhirn der Knochenfische in der Literatur noch keine Übereinstimmung und vollkommene Klarheit besteht, und schon diese Tatsache ließ eine genaue Neubearbeitung des Gegenstandes lohnend erscheinen. Dazu kam, daß mir ein außerordentlich umfangreiches, die verschiedensten Teleosteer-Familien umfassendes Material vorlag, welches den Wunsch erweckte, nicht nur die typischen Verhältnisse, sondern auch deren Variationen bei Formen mit ungewöhnlicher Körperform und Lebensweise hinsichtlich der funktionellen Gestaltung genauer zu erforschen, nachdem ja schon EDINGER auf einen sehr deutlichen Parallelismus zwischen Kleinhirngröße und Bewegungsfunktion der Tiere aufmerksam gemacht hat. Endlich waren durch die neuerdings gewonnenen Einblicke in die Bauprinzipien des Kleinhirns bei Säugern und Vögeln auch neue Fragestellungen bezüglich der Fische gegeben. Liegen auch bei den Fischen die Verhältnisse so wie bei den Säugern, so daß die efferenten Bahnen nur von Kleinhirnkernen ausgehen, welche ihrerseits Impulse von den PURKINJE-Zellen der Rinde empfangen? Oder herrschen bei den Fischen andere Verhältnisse, und wie wären diese zu jenen bei Landtieren in Beziehung zu bringen? Ganz besonders auf diesen Teil der Aufgabe hat mich Herr Prof. EDINGER hingewiesen.

Eine monographische Bearbeitung des Kleinhirns der Knochenfische liegt bis jetzt nicht vor. Auf die in der Literatur vorliegenden Angaben sowie auf die kleineren Arbeiten, welche sich mit spezielleren Problemen am Kleinhirn der Fische beschäftigen, komme ich im Laufe der Darstellung noch oftmals zu sprechen. Durch die Studien der früheren Forscher scheint mir bis jetzt die Faseranatomie am meisten gefördert zu sein, während die Beschreibung der Formen bisher wenig Einheitliches, die Erforschung der Zellen aber mehr nur die Wiederkehr der von den Säugern bekannten Verhältnisse und weniger nennenswerte Abweichungen bei Fischen ergeben haben.

Die vollständigsten faseranatomischen Behandlungen des Kleinhirns der Knochenfische finden wir bisher bei FRITSCH, MAYSER, BELA HALLER, GOLDSTEIN und KAPPERS, abgesehen von der zusammenfassenden Darstellung in EDINGER'S Lehrbuch der vergleichenden

Anatomie des Gehirns. Wir werden jedoch alle diese Angaben vielfach zu berichtigen und zu vervollständigen haben. Bezüglich der Funktion werden wir sehen, daß dem Kleinhirn wahrscheinlich eine außerordentlich hohe funktionelle Bedeutung zukommt und zwar größtenteils eine andere, als man bisher annimmt.

Das Material für meine Studien konnte ich zum Teil den Beständen des EDINGER'schen Neurologischen Instituts zu Frankfurt a. M. entnehmen, wo es größtenteils sogar schon in fertigen Schnittserien, meist nach der WEIGERT'schen Markscheidenmethode behandelt, vorlag. Viele Gehirne von Nordseefischen habe ich ferner in der Kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland gesammelt und für dieselbe Methode in Formol (10 %) konserviert. Von dort sowie von der Zoologischen Station in Neapel bekam ich auch eine große Anzahl der larvalen Jugendstadien der verschiedensten Arten, welche allerdings größtenteils nicht speziell für hirnanatomische Zwecke konserviert waren, aber gerade bezüglich der auch mit allgemeineren histologischen Methoden erkennbaren Verhältnisse hochinteressante Resultate ergaben. Wesentlich erweitert wurde der Umfang des Materials durch eine an merkwürdigen Formen reiche Kollektion japanischer Fische, die ich von Prof. DOFLEIN in München nach systematischer Bearbeitung seiner Reiseausbeute erhielt. War dies auch nur Museumsmaterial, welches für ganz genaue histologische Studien nicht genügend gepflegt war, so erwies es sich doch als hochwillkommen, zumal man kaum alle Gehirne so eingehend untersuchen kann, wie man es mit einigen Typen tun muß. Einige Exemplare erhielt ich auch aus den Berliner und Frankfurter Museen sowie von der Zoologischen Station zu Neapel. Endlich war ich darauf angewiesen, für BIELSCHOWSKY-, CAJAL- und GOLGI-Präparate ganz frisches Material selbst zu beschaffen. Hierzu nahm ich Cyprinodontiden aus dem hiesigen Zoologischen Garten, Goldfische und junge Forellen.

Von den Färbemethoden wurden einige schon soeben erwähnt: die sehr vielfach in Anwendung gekommene WEIGERT'sche Markscheidenfärbung, die BIELSCHOWSKY'sche, die CAJAL'sche und die GOLGI-Methode. Namentlich die letztere brachte, dank den eifrigen, vortrefflichen Assistentinnen P. und A. MEYER, gegen den Schluß der Arbeit wichtige Aufschlüsse. Nachzutragen wäre noch die Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und HEIDENHAIN, die Zellfärbung mit Cresylviolett und endlich die Untersuchung der Degenerationen an operierten Goldfischen mit dem MARCHI-Verfahren.

Mit dem letzteren habe ich allerdings nicht so schöne Präparate erhalten wie manche anderen Autoren, speziell bei den Fischen WALLENBERG.

Bevor ich nun diese und die folgende Arbeit in die Welt hinaus sende, sei mein tiefgefühlter Dank Herrn Prof. LUDWIG EDINGER abgestattet, unter dessen Leitung ich mit den vorliegenden Studien in das schwierige, aber höchst interessante Gebiet der vergleichenden Hirnforschung eindringen durfte.

### I. Die Form des Kleinhirns.

Allgemeines. Das Kleinhirn der Knochenfische besteht aus zwei Teilen, dem Corpus cerebelli und der Valvula cerebelli (siehe Taf. 21 Fig. 1, Gehirn von *Gadus morrhua*). Das Corpus cerebelli ragt an der Dorsalseite des Gehirns unmittelbar caudal vom Mittelhirndach frei hervor, die Valvula ist jedoch vom Mittelhirndach bedeckt und wird daher nur nach Resektion desselben sichtbar. — Fig. 1.<sup>1)</sup>

Das somit zweiteilige Kleinhirn der Teleosteer läßt sich, wie zuerst STIEDA hervorhob, unschwer auf einen ursprünglicheren Typus zurückführen. Im einfachsten, bei Amphibien und Reptilien realisierten Falle ist ja das Kleinhirn eine den Ventrikel überdeckende Platte, die seitlich dem Diencephalon aufruhrt, lateral-caudal an den Nucleus acustici stößt, oral ins Velum anticum und caudal ins Velum posticum übergeht. Wie nun bei der Teleosteer sich diese Kleinhirnplatte verhält, ist am besten aus einem Sagittalschnitt Taf. 22 Fig. 8 zu ersehen. Sie ist stark herausgebogen, muß daher größtenteils stark hervorragen, nur der oralste Teil gelangt, entweder plättchenförmig oder — Fig. 8 — stark eingebogen, als „Valvula“ unter das Mittelhirndach.

Wenn daher das Corpus cerebelli stets an der konvexen Seite Molekularschicht hat (gelblich in den Tafelfiguren, hell in den Textfiguren) und innen Körnerschicht (rötlich bzw. dunkelgrau), so hat die Valvula stets an der konvexen, vom Hirnventrikel umschlossenen Seite Körnerschicht, an der konkaven Molekularschicht, z. B. Fig. 8.

---

1) Über die eigentümliche Zweiteilung des Nervus trochlearis, welche in dieser Figur zur Darstellung gelangt und bei anderen Teleosteer-Arten wiederkehrt, siehe meine im Anat. Anz. zum Abdruck gelangte Arbeit: Das intracraniale und intracerebrale Verhalten des Nervus trochlearis bei den Knochenfischen (Vol. 38, 1911).

Außer der Zweiteiligkeit ist die Unpaarigkeit des Kleinhirns für die Teleosteer charakteristisch, indem, wie SCHAPER nachwies, sich die beiden Hälften, die das Selachierkleinhirn noch deutlich zeigt, in der Mitte unter fast vollständiger Verdrängung des Ventrikels auf frühen Embryonalstadien zusammenschweißen.

So ist es wenigstens im Hauptteil des Kleinhirns, im Corpus cerebelli. Die Valvula erscheint meist noch deutlich paarig (weshalb dann ein Sagittalschnitt wie Fig. 8 an der Stelle, wo er die genaue Mediane schneidet, bei \*, die Körnerschicht fast bis zum Schwinden verdünnt zeigt).

Bei den

#### Larvenstadien,

den selten mehr als 1 cm langen Jugendstadien der Knochenfische, finden wir räumliche Verhältnisse, welche augenscheinlich jene beiden Eigentümlichkeiten der Teleosteer: Bildung der Valvula und Unpaarigkeit des Corpus cerebelli, zur Folge hatten.

Die Beziehungen zwischen Hirn und Schädel sind nämlich bei der Fischlarve ganz andere als beim Vollfisch.

Beim Vollfisch liegt das Gehirn frei in einer geräumigen Schädelhöhle (nur bei sehr mächtiger Entwicklung des Kleinhirns stößt dieses ans Schädeldach von innen an und wird dadurch scheinbar etwas plattgedrückt: Clupeiden, Scombriden), so daß man glauben könnte, es kann sich frei gestalten, wie nur immer die Stärke der verschiedenen afferenten, efferenten und inneren Verbindungen es gebieten mag.

Ganz anders bei der Fischlarve: hier füllt das Gehirn die Schädelhöhle voll aus, ja es beansprucht augenscheinlich einen relativ sehr großen Raum für sich, denn das Köpfchen der Larve ist immer ziemlich dick, ganz im Gegensatz zum Kopfe des Vollfisches, der meist dünner als der übrige Körper erscheint und so zur Bildung der Torpedoform des Fischkörpers beiträgt. Es ist dies der eklatanteste Fall des Gesetzes, daß bei allen Wirbeltieren Hirn und Kopf bei jugendlichen Exemplaren relativ größer sind als bei erwachsenen. Dieses Verhalten hängt offenbar davon ab, daß die nervösen Zell- und Faserbestandteile nicht unter eine gewisse Größe herabgehen können, um funktionsfähig zu sein. Offenbar muß dieses Verhalten zum eklatantesten Ausdruck gerade bei den Fischlarven kommen, weil diese ja die kleinsten aller freilebenden Wirbeltiere sind. Verwundern kann uns allerdings, daß der Vollfisch eine ge-

räumige Schädelhöhle bekommt, wie er sie für sein Gehirn wohl kaum braucht. Es dürfte sich darum handeln, daß die Schädelknochen als Formgeber des Schädels und als Ansatzstellen für die Körpermuskulatur nur dann die Torpedoform des außerordentlich muskulaturstarken Fischkörpers ermöglichen, wenn sie eben einen etwas weiten Hohlraum umfassen.

Da nun der Raum für das Gehirn bei den jungen Teleosteen knapper ist als bei den Jugendstadien irgendwelcher anderer Wirbeltiere, so fragt sich, ob wir die allgemeinsten Grundeigentümlichkeiten des Teleosteerkleinhirns nicht als durch die Raumfrage gegeben auffassen können. Ich glaube, daß dies bei der Unpaarigkeit sowie bei der Valvula der Fall ist.

Daß die Unpaarigkeit des Kleinhirns bzw. die Verdrängung des Ventrikels, welche sie herbeiführt, auf Raumersparnis hinauskommt, ist unmittelbar evident. Ich fand sie bei den Larvenstadien immer schon vollendet, mit Ausnahme der Aallarve *Leptocephalus*.

Ebenso ist es evident, daß die Bildung der Valvula cerebelli, d. h. die Hinunterschiebung eines Stückes Kleinhirn unter das Mittelhirndach, einer Raumersparnis gleichkommt. Wir kommen so zu der heute immer mehr Geltung gewinnenden Auffassung, „daß die Valvula cerebelli das Teleosteer sicherlich nicht im ganzen eine besondere Formation ist, sondern größtenteils mit dem vorderen Abschnitt des Selachierkleinhirns übereinstimmt“ (KAPPERS 1907), und können uns in diesem Ergebnis — nicht in der Art der Schlußfolgerung — auch BURCKHARDT anschließen.

Corpus cerebelli und Valvula sind also nicht verschiedene Organe, sondern mehr nur an verschiedener Stelle untergebrachte Teile eines und desselben Organs, des Cerebellums

Um die für alle Teleosteer charakteristischen Formeigentümlichkeiten des Kleinhirns zu beschreiben, ist nun noch Folgendes zu erwähnen: etwa da, wo das Corpus und die Valvula ineinander sowie in das übrige Gehirn (Zwischenhirn—Oblongata) übergehen, findet sich bei den Knochenfischen immer eine laterale Anschwellung des Kleinhirns, die wir (weil von der Formation der granulären Schicht gebildet) Eminentia granularis cerebelli nennen wollen (Taf. 21 Fig. 1).

An diese Eminentia stößt der Nucleus acustici an, und mit diesem steht das Kleinhirn der Fische noch in einer besonderen Beziehung durch die sogenannte Cerebellarleiste. Wie nämlich schon Taf. 22 Fig. 8 erkennen läßt, ist der Acusticuskern von einer

der Molekularschicht des Cerebellums vollkommen gleichenden Schicht bedeckt, und in weiter lateral geführten Schnitten gehen Molecularis und Cerebellarleiste vollkommen ineinander über. Man pflegt zu sagen, eine Schicht von Kleinhirncharakter bedecke den Acusticuskern (daher der Name Cerebellarleiste). Den Tatsachen entspricht nur, daß eine Schicht von ganz bestimmtem Charakter sowohl diesem Kern als auch dem Cerebellum angehört.

Schließlich ist zu erwähnen, daß die Basis der Valvula rechts und links mit dem Tegumentum verschmilzt, so daß an dieser Stelle Fasern aus dem Zwischenhirn ins Cerebellum treten können, so zum Teil die dorsale Wurzel des Nervus trochlearis, z. B. bei *Gadus*, ferner andere Faserzüge, die wir noch kennen lernen werden (oraler Teil des Tractus tegmento-cerebellaris; Faserung des Velum anticum).

Spezielleres. Das Corpus cerebelli ist manchmal nur ein kleiner, einfach dorsad oder höchstens sehr wenig caudad gerichteter Buckel: so bei *Lophius*, (Textfig. E), *Pleuronectes*, *Scorpaena*, *Orthogoriscus*, *Trachypterus*, *Zeus*, *Antigonia*, *Crystallogobius* (Fig. F), *Scorpaena*, *Agonus*, *Hippocampus*, *Nerophis*, *Centriscus* u. a., bei anderen ist es mächtiger entwickelt und legt sich dann meist caudad um [*Anguilla*, Fig. A, *Cyprinus*, *Gadus* (Taf. 21 Fig. 1 u. Taf. 22 Fig. 8), *Clupea* (Fig. B), *Trutta* (Fig. C), *Gobius* (Fig. D) u. a.], bei den Siluriden aber hat es sich orad umgelegt (Fig. G und Taf. 23 Fig. 20), vielleicht lediglich infolge der räumlichen Verhältnisse im Cranium des Larvenstadiums.

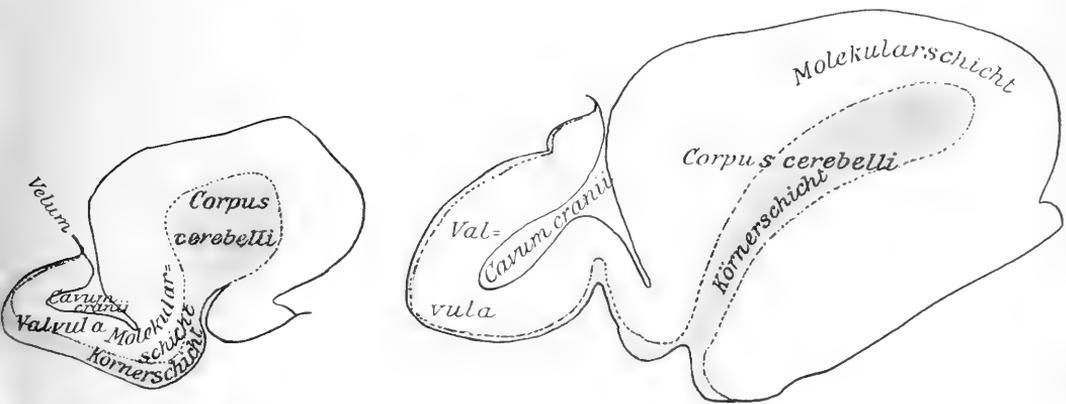


Fig. A. *Anguilla vulgaris*.

Fig. B. *Clupea harengus*.

Fig. A—B. Paramedianschnitte durch das Cerebellum.

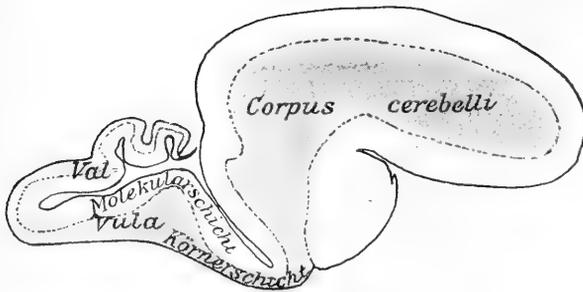


Fig. C. *Trutta fario*.

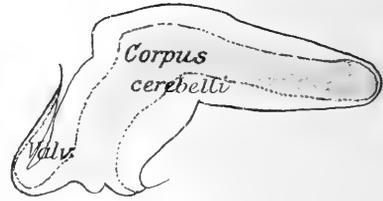


Fig. D. *Gobius minutus*.

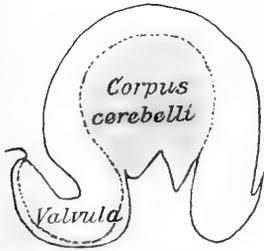


Fig. E.  
*Crystallogobius*.



Fig. F.  
*Lophius piscatorius*.

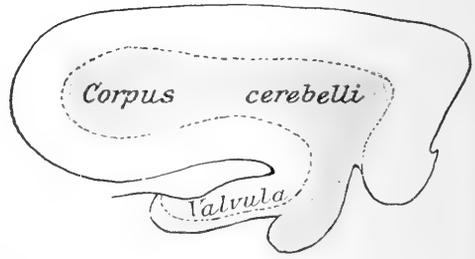


Fig. G.  
*Amiurus nebulosus*.

Fig. C—G. Paramedianschnitte durch das Cerebellum.



Fig. H. *Anguilla vulgaris*.



Fig. J. *Carassius auratus*.

Fig. H—J. Frontalschnitte durch das Corpus cerebelli.

Der Zusammenhang der Eminentia granularis mit der inneren (granulären) Schicht des Kleinhirns bleibt stets gewahrt, aber sehr oft wohl nicht in der ursprünglichen Ausdehnung, sondern beim caudalen bzw. (*Amiurus*) oralen Umbiegen des Corpus cerebelli quetscht sich dieses oft mehr oder weniger von der Eminentia

granularis ab, und wenn man auch in Mikrotomschnitten den Zusammenhang der Schichten immer noch auffindet, so beschränkt er sich meist auf eine dünne Stelle, während für die äußerliche Betrachtung z. B. bei den Siluriden die mächtigen Eminentiae granulares mehr hinter als neben dem Corpus cerebelli zu liegen scheinen.

Bei *Scomber*, *Caranx*, *Thynnus* und *Pelamys* ist das Corpus cerebelli so mächtig entwickelt, daß es T förmig einen Teil oral einen caudad entsendet.

*Anguilla* repräsentiert einen besonders einfachen Zustand insofern, als das Corpus cerebelli in seiner ganzen Länge seitlich Körnerschicht hervortreten läßt — wie Textfig. H im Querschnitt zeigt —, die mit der Eminentia granularis zusammenhängt. Auch sind bei dieser Species Spuren der erfolgten Zusammenschweißung der rechten und linken, der dorsalen und ventralen Körnerschicht noch deutlich erkennbar (Textfig. H). Bei allen anderen Fischen schließt sich die äußere Kleinhirnschicht, die Molekularschicht, seitlich um die innere herum (Textfig. J. *Carassius*), und als Rest des Zusammenwachsens ihres dorsalen und ventralen Teiles findet man bei genauem Zusehen oft noch eine „seitliche Raphe“ (Taf. 21 Fig. 1; Textfig. K *Amiurus*). Der Grund für die Nichtverwachsung bei *Anguilla* dürfte in einer gewissen Abplattung des ganzen Corpus cerebelli liegen, welche ihrer-

seits von der platten Kopfform abhängt und zur Folge hat, daß die Körnerschicht seitlich stark hervorgepreßt wird, also den Zusammenschluß der Molekularschicht verhindert.

Die Valvula variiert an Größe und Gestalt in stärkerem Maße als das Corpus cerebelli. Sie ist, wie schon gesagt, oft stark eingebogen und umschließt dann einen mit der Schädelhöhle zusammenhängenden Raum (Fig. A—D). Die Körnerschicht schließt sich dann immer lateral von dorsal und ventral her zusammen, so daß die Valvula nicht eine Falte, sondern nur ein Säckchen genannt

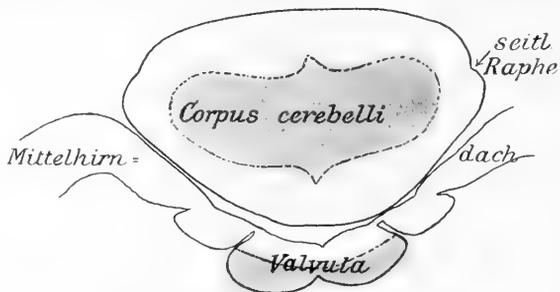


Fig. K. *Amiurus nebulosus*.  
Frontalschnitt durch Corpus und Valvula cerebelli.

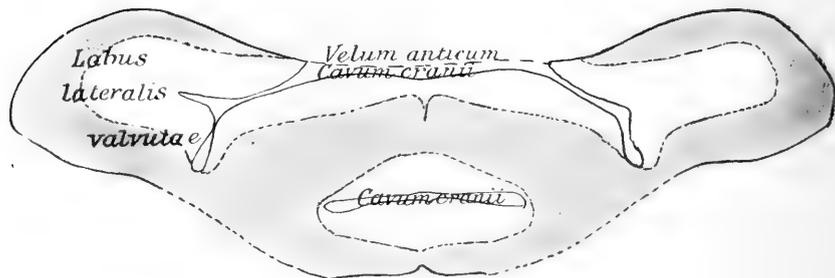
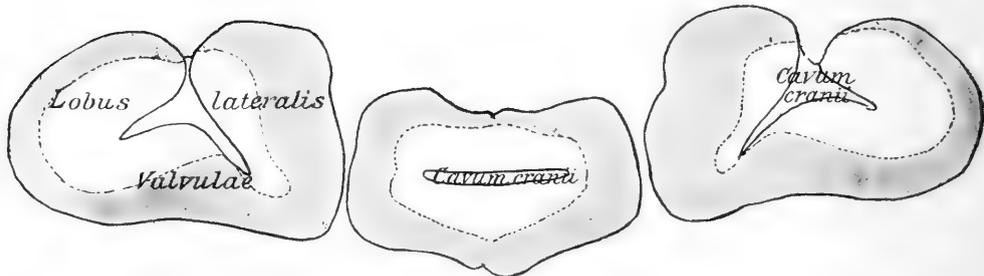
Fig. L. *Anguilla vulgaris*.Fig. M. *Centronotus gunellus*.Fig. N. *Scomber scomber*.Fig. O. *Scomber scomber* (weiter oral).

Fig. L—O. Frontalschnitte durch die Valvula cerebelli.

werden kann (Querschnitt: Textfig. L). Ein seitliches Zusammenwachsen der Molekularschicht habe ich nur selten und dann meist in schwachem Maße beobachtet: bei *Nerophis*, *Perca*; stärker bei *Gadus*. Ist die Valvula nur klein, so kommt es manchmal gar nicht zur Einstülpung, sie liegt dann, ähnlich wie bei den Ganoiden, als kleines Plättchen unter dem Mittelhirndach (oder nur halb unter ihm): *Crystallogobius* Textfig. F (zum Unterschiede von dem ihm nahe verwandten *Gobius*), *Lophius* Textfig. E, *Coryphaenoides*, *Agonus*, *Amiurus* Textfig. G u. K. Legen sich die rechte und linke Hälfte des Plättchens zusammen, so entsteht eine Valvula wie

Textfig. M, so bei *Centronotus* und bei *Prometheichthys*. (Letzterer Fisch ist übrigens außerordentlich schmal, und dem entspricht zweifellos diese zur Verschmälerung führende Zusammenlegung der Valvula; auch sind Cerebellum und Eminentia granularis hier sehr hoch infolge seitlicher Zusammenpressung.) — Ist die Valvula groß, so kommt es oft zur Bildung von Querfalten [*Trutta* (Textfigur C), *Perca*], öfter zur Bildung von Seitenlobi, die sich eventuell noch in Längsfaltenform zusammenlegen und deren je einer auf jeder Seite liegt und „Lobus lateralis valvulae“ genannt werden kann. Er gehört der dorsalen Valvulawand an bei *Clupea*, wo er sehr klein ist, bei *Trigla*, wo er größer ist, bei *Antigonia* und *Scomber* (Textfig. N, O), wo er zur Längsfalte zusammengelegt ist und an Ausdehnung orad den Mittelteil übertrifft; bei Cypriniden aber ist die Valvula von der Form des Plättchens, allerdings mächtig entwickelt, und auf beiden Seiten mit Abgliederung je eines mächtigen Lobus lateralis (Textfig. P), welcher den Mittelteil der Valvula<sup>1)</sup> an Längenausdehnung orad übertrifft.

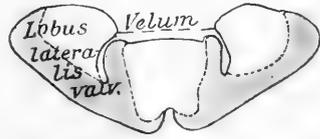


Fig. P. *Carassius auratus*.  
Frontalschnitt durch die Valvula cerebelli.

Die Ausbildung der Lobi laterales der Valvula dürfte meist mit der starken Ausbildung eines Faserzuges, des Tr. tegmento-cerebellaris, zusammenhängen (s. u.). Bei anderen Kleinhirnteilen sind wir leider nicht in der Lage, aus Hypertrophien bereits auf die starke Ausbildung bestimmter Faserzüge zu schließen. Einerseits verteilen sich die Faserzüge hierfür wohl doch etwas zu diffus im Cerebellum, andererseits ist stets damit zu rechnen, daß bereits Verhältnisse des larvalen Schädels maßgebend für die Formgebung des Cerebellums waren.

Nur so viel können wir mit großer Bestimmtheit sagen und darin EDINGER'S Ansicht durchaus bestätigen, daß ein gewisser Parallelismus zwischen der Gesamtgröße des Kleinhirns (wohl hauptsächlich des Corpus cerebelli) und der Ausbildung der Bewegungsfunktion der Tiere besteht. — Genaueres hierüber will ich erst im Schlußkapitel sagen.

1) Der Mittelteil der Valvula hat bei den Cypriniden lateral Körnerschicht, die ans Cavum cranii stößt, nicht, wie sonst die Körnerschicht der Valvula, an den Ventrikel. Sie ist die direkte Fortsetzung der Eminentia granularis nach vorn (orad).

## II. Histologie des Kleinhirns.

a) Schichten. Die Schichten des Kleinhirns sind bekanntlich von außen nach innen: 1. die Molekularschicht (gelblich in den farbigen Figuren), 2. die Schicht der PURKINJE'schen Zellen (rote punktierte Linie) und 3. die Körnerschicht (Granularis) (rötlich). Diese 3 Schichten sind den ebenso genannten bei Säugern und Vögeln durchaus homolog.

Während aber diese 3 Schichten zusammen die Rinde des Säuger- und Vögelcerebellums bilden und das Mark umschließen, kann man von einer gesonderten Markschiebt bei den Fischen nicht sprechen. Die markhaltigen Faserzüge, die ins Kleinhirn hinein- und aus ihm herausströmen, bilden keine Schicht für sich, sondern sind einzeln in die Granularis versenkt. F. E. SCHULZE, der als Erster die Histologie des Kleinhirns bei verschiedenen Wirbeltierklassen untersucht hat (1863), hat diese Verhältnisse bei den Amphibien und Reptilien richtig erkannt, und nicht anders verhält es sich bei den Fischen. Mit SANDERS (1879) auch ein Marklager bei Teleostern anzunehmen, hieße den Tatsachen Gewalt antun. Die Molekularschicht als die Rinde zu bezeichnen, würde zwar dem Sinne des Wortes Rinde, nicht aber der ihm in der Kleinhirnanatomie eigenen Bedeutung entsprechen.

In Kürze haben wir übrigens noch eine Kleinhirnschicht zu erwähnen: die der Molekularschicht außen aufliegende superficielle Körnerschicht, die transitorische, wie sie mit Recht genannt wird, da sie nur noch bei den Larvenstadien vorhanden ist, später aber verschwindet, indem ihre Elemente in die Tiefe rücken. SCHAPER'S Angaben hierüber kann ich im allgemeinen bestätigen, doch gibt es auch Beispiele vom teilweisen Persistieren dieser Schicht beim erwachsenen Fisch. So ist sie an der Valvula von *Gadus* durchaus erhalten und steht hier offenbar noch auf dem Stadium des allmählichen In-die-Tiefe-Rückens, wie Taf. 21 Fig. 2 lehrt. Nach CAJAL besteht sie aus noch embryonalem Zellmaterial.

Die granuläre Schicht besteht bekanntlich der Hauptsache nach aus kleinen Zellkernen, genauer gesagt, aus meist kleinen, sehr plasmaarmen Ganglienzellen, von denen ein sehr dünner Fortsatz in die Molekularschicht emporreicht und sich in ihr T förmig gabelt und zwar in der Transversalrichtung des Gehirns.

Die PURKINJE-Zellen sind große Ganglienzellen, die ihren Achsen-

cylinder in das Innere des Kleinhirns senden sollen, ihre Dendriten aber in die Molekularschicht.

Die Elemente, welche die Molekularschicht bilden, sind nun schon genannt. Doch sei ausdrücklich hervorgehoben, daß diese kurzen Angaben nur das allerwesentlichste von dem, was schon bekannt ist, in Erinnerung bringen wollen. Wir kommen auf die Zelltypen noch in einem besonderen Abschnitt zu sprechen.

Einige Worte wären sodann (als Nachtrag zum Abschnitt über die Form) über „Kleinhirnarne“ zu sagen. Dieser der menschlichen Anatomie entlehnte Ausdruck ist bei den Fischen wie auch bei den Reptilien und Vögeln nicht gut anwendbar, „Arne“ im Sinne von mehr oder weniger frei den Schädelhohlraum durchziehenden Fasersträngen gibt es hier nicht, die Faserverbindungen des Kleinhirns mit anderen Hirnteilen sind vielmehr ganz in die Körnerschicht eingebettet, welche ihrerseits das Cerebellum breit mit dem Diencephalon und der Oblongata verschweißt.

b) Medianzone. Wir erwähnten schon, daß in der genauen (idealen) Medianlinie die Körnerschicht in der Valvula fehlt, während sie im Corpus cerebelli hier von rechts und links her zusammenwächst; deutlich erkennbar noch beim Aal (Textfig. H). Weniger auffällig ist, daß auch die Molekularschicht hier eine verschwindend schmale, verdünnte, von PURKINJE'schen Zellen freie Zone hat (BURCKHARDT). Bei einigen Arten erreicht sie in der Kruppe des Corpus cerebelli eine etwas erheblichere Breite (*Gobius*, *Crystallogobius*, *Cyclopterus*) und kann daher auf geeigneten Sagittalschnitten als dünner, die Kleinhirnkuppe umschließender Streifen erscheinen (Taf. 22 Fig. 16).

c) Kerne. Auf der Suche nach Kleinhirnkernen hat man solche finden wollen, zunächst in dem von MAYSER so genannten Paar der Rindenknotten. Sie liegen an der Grenze zwischen Corpus und Valvula cerebelli, sind großzellig, meist schön kuglig gerundet und durch alle diese Merkmale sowie die die beiden Kerne verbindende, den Ventrikel überbrückende, starke Commissur unverkennbar. Ist der Rindenknotten klein, so liegt er ziemlich lateral, ist er größer, so trägt er zur Einengung des Ventrikels bei, kann auch in zwei ziemlich deutlich geschiedene Abteilungen, eine laterale und eine mediale, zerfallen. Wir werden nicht verfehlen, den Rindenknotten später bei den verschiedenen Arten genauer zu beschreiben, müssen jedoch hier erwähnen, daß dieser Apparat eigentlich keineswegs zum Cerebellum gehört. Er hat ja auch gar keine direkte Verbindung mit dem Kleinhirn, sondern nur eine sehr enge Lagebeziehung zu ihm. Auch hat er als sekundärer Vagus-Facialiskern

(MAYSER, HERRICK) kein Homologon in irgend einem Kleinhirnteile bei anderen Wirbeltieren. HERRICK hat seine Homologisierung durchzuführen versucht, und nach diesem Autor entspräche die sekundäre Vagus-Facialisbahn einer Spezialisierung der Substantia reticularis alba und der Rindenknotten einer entsprechenden Spezialisierung der Substantia reticularis grisea. Obwohl diese Bezeichnungen nicht viel Bestimmtes besagen, so folge ich doch HERRICK insoweit, als er die fraglichen Teile nicht mit Kleinhirnteilen homologisierte, und damit sind wir einer großen Schwierigkeit in der Homologisierung der echten Kleinhirnteile bei Fischen überhoben.

GOLDSTEIN sowie KAPPERS (1906) nannten den Rindenknotten Nucleus lateralis. EDINGER spricht außer vom Rindenknotten vom Nucleus lateralis auch bei Teleostern, beides ist aber durchaus dasselbe Gebilde. Ich möchte den alten Namen Rindenknotten beibehalten, weil er nicht in anderem Sinne bei Vögeln usw. vergeben ist und sich heute bereits auch in die nicht-deutsche Literatur eingebürgert hat. — Den Kern zeigt Fig. 10, 12—14, 20—21, 23—24.

Etwas diffuser als der Rindenknotten und aus dichter liegenden, kleineren Zellen bestehend ist das „Übergangsganglion“ MAYSER's. Vortrefflich ist diese Zellenansammlung von MAYSER für die Cypriniden beschrieben worden. Sie ist — wie schon MAYSER hervorhebt — mit dem FRITSCH'schen Ganglion des hinteren Vierhügels zu identifizieren. Vom Rindenknotten ist sie deutlich abgegrenzt, wie z. B. EDINGER's fig. 108 (im Lehrb. der vgl. Anatomie) zeigt, in welcher zwar der Rindenknotten (irrigerweise) den Namen Übergangsganglion führt, das viel kleinzelligere Übergangsganglion selbst aber zwischen diesem Knotten und dem lateralen Teil der Valvula zu finden ist. HERRICK ist wahrscheinlich im Recht, wenn er dieses Ganglion als ein komplexes Gebilde, zum Teil aber als einen Bestandteil des Vagus-Facialisapparats und zwar als eine Zwischenstation für Reize, die vom Rindenknotten ins Cerebellum gelangen, betrachtet. Denn wir werden im Schlußkapitel (über die Funktion des Kleinhirns) sehen, daß diese Auffassung Beziehungen zwischen Hirnstruktur und Lebensweise im einzelnen zu verstehen gestattet. HERRICK beschreibt die schwer sichtbaren, marklosen Verbindungen des Ganglions mit dem Rindenknotten, zeichnet auch in seiner fig. 24 „fibres arising from the granule cells of the nucleus lateralis valvulae<sup>1)</sup> and passing dorsally into the lateral lobe of the

1) Das ist der orale Teil des Übergangsganglions, welcher an der Verschmelzungsstelle von Valvula und Mesencephalon liegt.

valvula cerebelli“. Wir werden diese übrigens bald mehr in die Valvula, bald mehr ins Corpus cerebelli führenden Fasern noch vielfach wiederfinden. Es besteht also vom Übergangsganglion eine viel direktere Verbindung mit dem Kleinhirn als vom Rindenknoten. Morphologisch zum Kleinhirn gehörig ist aber diese Zellansammlung trotzdem ebensowenig wie der Rindenknoten, ja räumlich rückt sie oft bedeutend weiter vom Cerebellum ab als dieser; sie liegt eigentlich nicht im Kleinhirn, sondern mehr an ihm, nämlich der Hauptsache nach im Zwischenhirn an der Stelle, wo diesem die Valvula cerebelli aufliegt; caudal liegt ihr der Rindenknoten an, ja mehr oder weniger wird er vom Übergangsganglion umschlossen. — Fig. 10, 11, 16, 20, 21.

Doch in der Körnerschicht des Cerebellums könnte man hier und dort Endkerne afferenter Bahnen zu finden glauben, nämlich da, wo in WEIGERT-Präparaten afferente Bahnen in der Körnerschicht unter Aufpinselung zu enden scheinen. Eine schöne Aufpinselung im caudalsten Ende des Corpus cerebelli zeigt meist der Tractus mesencephalo-cerebellaris, eine noch schönere fand ich bei *Centronotus* bei einer cerebellaren Vagusbahn. Diese hier sehr mächtig entwickelte Bahn fasert sich in Form eines Straßenbesens (Taf. 22 Fig. 13) auf und umfaßt mit der Aufpinselung eine recht kuglige Partie der Körnerschicht, welche auch auf den sie treffenden Schnitten, die die Bahn selbst nicht enthalten, durch dunklere Färbung (infolge der feinen Markscheiden) kernähnlich in die Augen springt (Fig. 12) und auf einigen Schnitten sogar seitwärts aus dem Kleinhirn herausragt (Fig. 13). Es zeigen sich hier aber im WEIGERT-Präparat durchaus keine anderen Zelltypen als sonst überall in der Granularis, und eine Zellfärbung, ausgeführt beim nahe verwandten *Bleinnius*, ergab auch nicht solche. Höchst wahrscheinlich treten übrigens die Fasern dieses Stranges, marklos und daher im WEIGERT-Präparat unsichtbar werdend, in die Molecularis ein, denn nachdem dies für einige, ja die Mehrzahl der afferenten Bahnen sichergestellt ist (siehe unten), läßt sich kaum annehmen, daß andere schon in der Körnerschicht enden. Der Endkern wird also nur vorgetäuscht, und wir können, indem wir ja Rindenknoten und Übergangsganglion nicht zum eigentlichen Kleinhirn hinzurechnen, sagen, daß es abgegliederte Endkerne afferenter Bahnen im Cerebellum der Fische wie auch bei anderen Tieren nicht gibt.

Nun erhebt sich die wichtige Frage nach den Kernen der

efferenten Bahnen, den „Kleinhirnkernen“, den Homologa der Nuclei laterales der Säuger und Vögel.

Wir müssen diese Kerne da suchen, wo die efferenten Kleinhirnbahnen entspringen.

Als efferente Bahnen haben wir, wie wir sehen werden, wohl ausschließlich das System des Tractus cerebello-tegmentalis, dessen beide Abteilungen, die mesencephale und die bulbäre, dicht unter der PURKINJE'schen Zellschicht des caudal-lateralen Teiles des Corpus cerebelli nahe der Eminentia granularis und dem Nucl. acustici entspringen, jene mehr dem Ventrikel genähert, diese bald mehr seitlich, bald mehr dorsal. Fig. 12 läßt z. B. erkennen, wie die bulbären Fasern bei *Centronotus* von ganz oben im Corpus cerebelli herkommen, ebenso Fig. 17 bei *Lophius*, während bei *Amiurus* der Ursprung des entsprechenden Bündels etwas mehr lateral gerückt erscheint (Fig. 23). Ganz denselben Verlauf wie diese gekreuzten Fasern haben einige ungekreuzte vom gleichseitigen (?) DEITERS'schen Kern. Fig. 21 zeigt im Sagittalschnitt den Ursprung des mesencephalen Anteils. Nach dem WEIGERT-Präparat Fig. 12 würde man kaum bezweifeln wollen, daß diese Fasern direkt von PURKINJE'schen Zellen herkommen. Nach Fig. 23 dagegen würde man annehmen wollen, daß sie von einem großzelligen Kern kommen. Geht man jedoch nur zwei Schnitte weiter caudal, so sieht man, daß diese großen Zellen unmittelbar unter der hier ganz vertikal stehenden Molekularschicht liegen, so daß man sie den PURKINJE'schen Zellen zurechnen möchte. Nach der Lage der Ursprungszellen ergibt sich also folgendes allgemeine Bild: die großen Zellen der PURKINJE'schen Zellschicht, die ja bei Teleosteern nie sehr regelmäßig liegen, erscheinen bei vielen Arten im Ursprungsgebiet des Tr. cerebello-tegmentalis nicht vermehrt. Bei einigen Arten aber liegen in diesem Gebiet erkennbare, wenn auch nie sehr mächtige Anhäufungen von Zellen, so bei *Amiurus* für den bulbären und bei *Exocoetus* für den mesencephalen Teil des Tr. cerebello-tegmentalis. Wir finden also bei den Teleosteern für die efferenten Bahnen keine sehr deutlich abgegliederten Kerne, sondern nur verschiedene Anfangsstufen ihrer Zusammenballung aus Zellen, die in der PURKINJE'schen Zellschicht liegen.

Den Charakter dieser Zellen und ihre mutmaßliche Verbindung mit den PURKINJE'schen Zellen wollen wir nunmehr erörtern, nachdem

wir einen Überblick über die cellulären Bestandteile des Kleinhirns gewonnen haben werden.

d) Die Zelltypen (nach GOLGI-Präparaten).

(Textfig. Q—S.)

In wohlgelungenen GOLGI-Präparaten von *Carassius auratus* und ganz besonders von *Trutta fario* wurden im wesentlichen alle die Zellformen, welche im Kleinhirn bekannt und speziell für die Teleosteer von SCHAPER (1893) beschrieben sind, wiedergefunden, so von den Gliazellen die „Radiärfasern“ mit ihren Verästelungen in der Molekularschicht und die „sternförmigen Gliazellen“ in der Körnerschicht. Beide wurden in Textfig. Q—S nicht eingezeichnet, weil nichts Neues über sie zu sagen ist.

Von Ganglienzellen finden sich zunächst

1. die kleinen Körnerzellen mit ihren kurzen, klauenförmigen Fortsätzen und dem einen, langen, erst in der Molekularschicht sich T förmig in der Frontalrichtung teilenden Fortsatz (Textfig. Q *kz*). Über ihre Form, Lage usw. ist nichts Neues zu sagen;

2. kleine Ganglienzellen in der Molekularschicht (Textfig. Q *mz*). Ich habe durchaus nicht solch außerordentlich

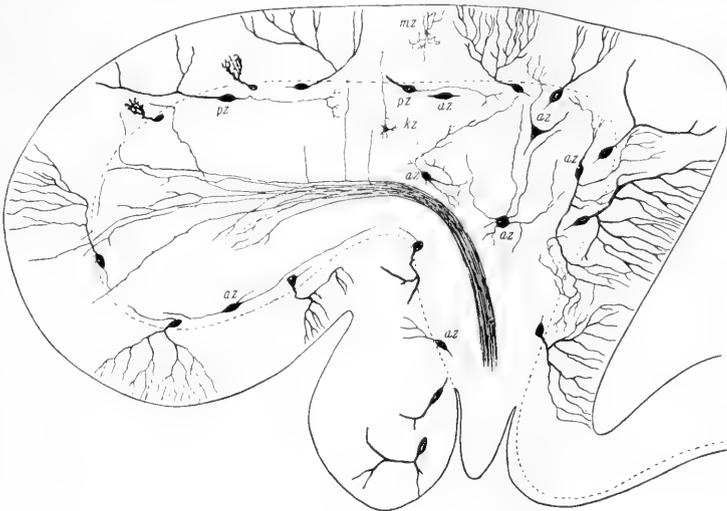


Fig. Q.

Zelltypen im Sagittalschnitt durch das Corpus cerebelli der Forelle.

lange Dendriten an diesen Zellen finden können wie gelegentlich SCHAPER, vielmehr beschränkten sich die Verästelungen in den mir vorliegenden Fällen nur auf einen relativ kleinen Raum. Übrigens hatten sich solche Zellen bei mir nur in der Region, in welcher auch die Zelle (Fig. Q *mz*) liegt, geschwärzt.<sup>1)</sup> Gerade dort aber liegt auch die von SCHAPER gezeichnete, viel ausgedehntere Zelle. Welcher Fortsatz als der Achsencylinder anzusprechen sei, darüber kann ich keine Angaben machen;

3. größere Assoziationszellen, teils in der Körnerschicht, teils in großer Nähe der PURKINJE'schen Zellen und selbst zwischen ihnen gelegen (Fig. Q—S *az*). Auch bei diesen Zellen kann ich meist gar keine Angaben darüber machen, welcher unter ihren Fort-

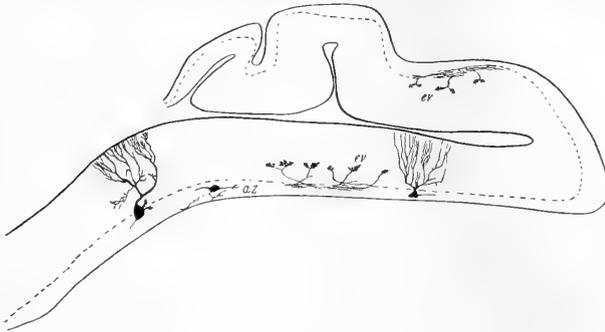


Fig. R.

Zelltypen im Sagittalschnitt durch die Valvula cerebelli der Forelle.

sätzen der Achsencylinder sein mag. Die in Fig. Q rechts oben gezeichnete Zelle *az* scheint ihren Achsencylinder in die Körnerschicht zu entsenden. Dendritenverzweigungen sehen wir vielfach

teils in der Molecularis, teils in der Granularis. Einige dieser Zellen haben stark bipolaren Charakter;

4. PURKINJE'sche Zellen, Pyramidenzellen (in den Figg. Q—S meist ohne Buchstabenbezeichnung). Dorsal-caudal am Corpus cerebelli fand ich einige sehr kleine, scheinbar verkrüppelte (Fig. Q links oben), die übrigen haben normale Größe und Ausdehnung ihrer stets in der Sagittalrichtung ausgebreiteten Dendriten. Ihre Achsencylinderfortsätze tingieren sich meist nur eine kurze Strecke weit, oder man findet in den Präparaten längere Achsencylinderteile ohne die zugehörigen Zellen. Dann kann man aber doch wenigstens die Richtungen des Verlaufs der Achsencylinder

1) Die Figuren geben die Umriss des Kleinhirns annähernd wieder, jedoch ist die Molekularschicht relativ etwas zu dick gezeichnet und alle Zellen etwas zu groß, der Deutlichkeit wegen.

sich einigermaßen zusammenkonstruieren und findet ihren Verlauf meistens in der PURKINJE'schen Zellschicht bzw. dieser Schicht dicht angelegt, nur am oralen Ende des Corpus cerebelli treten die Achsencylinderfortsätze der PURKINJE'schen Zellen freier in die Körnerschicht hinein.<sup>1)</sup>

Zweimal habe ich jedoch den Achsencylinder einer PURKINJE'schen Zelle mit jeder Zweifelhafte ausschließender Deutlichkeit bis zu einer hübschen Endverzweigung verfolgen können, und wenn sich hiernach der Achsencylinder der PURKINJE'schen Zellen viel kürzer darstellt als bisher (auch bei FISCHER, FUSARI, SCHAPER, BELA HALLER), so mag dies daran liegen, daß bei anderen Autoren oft viel mehr gefärbt war als bei mir, wo glücklicherweise von dem oft erwähnten „Fasergewirr“ meist nicht gesprochen werden kann. Die beiden Zellen sind in Fig. Q mit *pz* bezeichnet (oben). Es senden also keineswegs alle PURKINJE'schen

Zellen lange Fortsätze zu etwaigen Kleinhirnkernen hin.



Fig. S. Zelltypen im Frontalschnitt durch das Forellengehirn, durch das Ursprungsgebiet des Tr. cerebello-tegmentalis.

1) Auch die in Fig. S gezeichneten PURKINJE-Zellfortsätze dürften in Wahrheit in der PURKINJE'schen Zellschicht verlaufen und nicht aus ihr heraustreten, denn man muß bedenken, daß es sich hier zum Teil mehr um einen Anschnitt als um einen Querschnitt des Corpus cerebelli handelt.

Die Dendriten der PURKINJE'schen Zellen fand ich überall mit den feinen Efflorescenzen besetzt, welche fast alle früheren Autoren sahen. Gezeichnet konnten sie ihrer Kleinheit wegen nicht gut werden.

Collateralen zu den PURKINJE-Zellneuriten sah ich nie. Wahrscheinlich sind WOLFF und BIELSCHOWSKY im Recht, welche die Existenz dieser Collateralen bezweifeln.

5. endlich kann ich einige von den Zellen im GOLGI-Präparat aufweisen, von welchen der Tractus cerebello-tegmentalis entspringt, die also dessen Ursprungskern darstellen. Wir wollen sie „Ursprungszellen“ nennen. Wir sehen Fasern dieses Zuges in Fig. S dick geschwärzt (woran vielleicht die kräftigen Achsencylinder schuld sind), von birnförmigen Zellen mit kurzem, wirrem Dendritenbündel (den Zellen *uz*) entspringen. In ihrer Nachbarschaft liegen auch einige anscheinend bipolare Zellen (*bz*). Ganz dieselben Zelltypen zeigt das in Taf. 21 Fig. 7 gezeichnete BIELSCHOWSKY-Präparat. Vermutlich sind diese alle von einer Art und nur in manchen Schnitten unvollständig erhalten.

Nun fragt sich, woher erhalten diese Zellen ihre Impulse? In der Gegend, wo sie liegen, fand ich Gebilde (*psz* in Textfig. S), die schon nach ihrem Aussehen an die oben erwähnten PURKINJE-Neuriten erinnern und wahrscheinlich Reize von PURKINJE-Zellkörpern auf unsere „Ursprungszellen“ überleiten können. Hiermit nähern wir uns denn auch der Auffassung EDINGER's, der ja bei Säugern zu der These kommt, daß die PURKINJE'schen Zellen ihre Fortsätze nur zu den Ursprungskernen der efferenten Kleinhirnbahnen entsenden. Nur müssen wir betonen, daß dies beim Fischkleinhirn nicht für alle PURKINJE'schen Zellen gilt, sondern nur für einen Teil derselben, — andere reichen ja, wie wir sahen, mit ihren Neuriten nicht bis zu den Ursprungszellen der efferenten Bahnen.<sup>1)</sup>

Die Verbindung der PURKINJE'schen Zellen des Kleinhirns mit den motorischen Kernen der Haube kann man sich nach dem Gesagten wohl nur so vorstellen, daß die PURKINJE'schen Zellen zunächst mit Assoziationszellen<sup>2)</sup> und diese wieder mit PURKINJE'schen Zellen in Kontakt treten und so fort; schließlich senden einige PURKINJE'sche Zellen ihre Neuriten zu den Ursprungszellen der efferenten Bahnen.

1) Es wäre wohl zu gekünstelt, anzunehmen, daß die beiden PURKINJE'schen Zellen, welche in Textfig. Q mit *psz* bezeichnet sind, ihre Neuriten in Wirklichkeit bis zu den Ursprungszellen der efferenten Bahnen senden und nur in diesem Präparat nicht so weit tingiert sind.

2) Gründe, die später zu erörtern sind — sie liegen namentlich in der Tatsache, daß die afferenten Bahnen sämtlich in die Kleinhirn-Molekularschicht eindringen — zwingen uns, zu den Assoziationszellen auch die kleinen Körnerzellen (*Kz* in Textfig. Q) hinzuzurechnen (s. u. S. 434).

### III. Faseranatomie.

Wir wollen zunächst ein Bild von den wichtigsten und allgemeinsten Verhältnissen der Faseranatomie im Kleinhirn der Teleosteer entwerfen, während speziellere quantitative und qualitative Unterschiede bei den einzelnen Gattungen und Arten für den Schluß dieses Kapitels vorbehalten bleiben.

EDINGER folgend, teilen wir die Bahnen, abgesehen von Eigenfasern des Cerebellums, in afferente und efferente ein.

Als Kennzeichen dafür, ob eine Bahn afferent oder efferent ist, haben wir zunächst die Richtung, in welcher sie nach Verletzung degeneriert; sodann dürfen wir, in Analogie mit den Säugern, alle diejenigen Bahnen für afferent erachten, welche wir in die Molekularschicht des Kleinhirns eindringen sehen, zumal für einige derartige Fälle die afferente Natur der Bahn degenerativ feststeht. Schließlich ergab sich, wie wir noch sehen werden, daß die sicher afferenten Bahnen nie in der Haube kreuzen, sondern, wenn überhaupt, im Cerebellum. Mit diesem Kriterium können wir daher mit großer Wahrscheinlichkeit den Charakter einer Bahn auch dann ermitteln, wenn die übrigen Kennzeichen versagen. — Die efferenten Bahnen dagegen haben im Cerebellum ihre Ursprungszellen und kreuzen, soweit überhaupt, in der Haube.

Folgende Bahnen unterscheide ich (vgl. das Schema Taf. 23 Fig. 26):

#### a) Afferente Bahnen.

1. Tractus mesencephalo-cerebellaris,
2. „ tegmento-cerebellaris,
3. „ diencephalo-cerebellaris,
4. „ ? trigemino-cerebellaris,
5. „ vestibulo-cerebellaris,
6. „ laterali-cerebellaris,
7. „ vago-cerebellaris,
8. „ spino-cerebellaris.

#### b) Efferente Bahnen.

1. Tractus cerebello-tegmentalis mesencephalicus,
2. „ cerebello-tegmentalis bulbaris,
  - a) ungekreuzter Teil (zum DEITERS'schen Kern),
  - b) gekreuzter Teil (zu basaler liegenden Kernen).

Hierauf sollen noch zur Besprechung gelangen

- c) Eigenfasern des Cerebellums,
- d) fremde Bestandteile im Cerebellum.

a) Afferente Bahnen.

1. An erster Stelle nennen wir die meist allermächtigste und deutlichste afferente Kleinhirnbahn der Knochenfische, den Tractus mesencephalo-cerebellaris, FRITSCH'S Crus cerebelli ad. cerebrum directum, MAYSER'S Tractus cerebelli ad Lobum opticum, der bei BELA HALLER seinem Verlaufe nach besonders deutlich, seinen Ursprungszellen nach aber irrig dargestellte „dorsale vordere Bindearm“ (Brachium antero-superius), *y* in den Figuren HALLER'S, besonders fig. 7—13, 19—24 u. 41, KAPPER'S Tr. mesencephalo-cerebellaris superior (1906) oder Tr. cerebello-tegmentalis dorsalis (1907), GOLDSTEIN'S und EDINGER'S (im Lehrbuch) Tr. cerebello-tectalis: Er kommt, wie mir scheint, nicht aus dem Tectum opticum, wo GOLDSTEIN sein extracerebellares Ende hinverlegt, sondern aus dem Winkel zwischen Torus semicircularis und Torus longitudinalis, zum Teil vielleicht aus dem Torus longitudinalis selbst. Er liegt im Cerebellum stets mitten in der Körnerschicht des Corpus cerebelli oder etwas ventraler, ist jedoch nie der PURKINJE'Schen Zellschicht wesentlich genähert. Vor seinem Eintritt in das Corpus cerebelli entsendet er wohl mitunter (*Aminurus*) eine im oral offenen Bogen geschwungene Bahn in die Valvula (Taf. 23 Fig. 20). Sein Verhalten zur Rindenknotenkommissur ist ausnahmslos so, daß er an dieser Commissur dorsal-oral vorbeiläuft. Im Cerebellum ist er lange Zeit noch ziemlich geschlossen, und bei einigen Arten kreuzt er, nachdem er sich der Medianen sehr allmählich genähert hat, mit seinem Partner mehr oder weniger vollständig (was auch HALLER angibt). In der Kuppe des Kleinhirns fasert er sich auf. Am deutlichsten zeigt dies das GOLGI-Präparat (Fig. Q). Die Fasern dringen hier einzeln in die Molekularschicht ein, nachdem sie sich noch vielfach geteilt haben. Dies ist der Grund, warum wir diesen Tractus den afferenten zurechnen müssen, denn er entspringt nicht von irgendwelchen im Cerebellum liegenden Zellen; als solche könnten ja nur PURKINJE'Sche Zellen in Betracht kommen, weil nur sie nach Größe und Anzahl allenfalls Ursprungszellen dieses starken, langen Tractus sein „könnten“, was in der Tat FUSARI, SCHAPER und B. HALLER annehmen; aber deren Fortsätze sind in diesen Präparaten nie mit den charakteristischen Varicositäten unserer Tractusfasern (Textfig. Q)

besetzt, auch sind sie etwas stärker, obschon die Figur das nicht zeigen kann. Übrigens glaube ich auch nicht, daß einzelne Fasern bereits in der Könerschicht endeten. Wenn es nach Textfig. Q so scheint, so sind das doch nur negative Anzeichen. Bemerkenswert ist in dieser Hinsicht *Cyclopterus* (Taf. 22 Fig. 16). Das sehr einfach gebaute Kleinhirn dieses Fisches hat an seiner Kuppe, wo sich gerade der Tr. mesencephalo-cerebellaris auffasert, keine PURKINJE-schen Zellen, die Molekularschicht verdünnt sich hier zu einer aus nur einigen Gliazellen mit dazwischen liegenden T-Fortsätzen der Körnerzellen bestehenden Decke, unter der sich der vom Ventrikel derivierte „Canalis centralis cerebelli“ bedeutend ausbreitet (ein bei kleineren und einfacher gebauten Kleinhirnen häufiges Verhalten). Nun verteilen sich zwar scheinbar die Fasern unseres Tractus gerade hier am stärksten. Aber bei genauerem Zusehen erkennt man, daß unmittelbar unter der erwähnten „Decke“ sehr feine, doch selbst im Markscheidenpräparat gefärbte Fäserchen, die zweifellos vom Tr. mes.-cer. stammen, nach der vollausbildeten Molekularschicht hin umbiegen. — Übrigens habe ich auch den Tractus mesencephalo-cerebellaris nach Fortschneiden der Kleinhirnkuppe nie degenerieren gesehen.

Bekanntlich hat dieser Tractus in der Mittelhirnhaube eine enge räumliche Beziehung zur Commissura horizontalis FRITSCH's, die von EDINGER auch Commissura cerebello-tectalis genannt wird. Ich glaube, daß sie diesen Namen nicht verdient, denn ich sehe nicht, daß sie — wie GOLDSTEIN meint — Fasern ins Cerebellum entsendet; vielmehr sehe ich sie nur, nach vorn umbiegend, sich dem Tr. mesencephalo-cerebellaris orad anschließen.

In seiner Stärke geht der Tr. mesencephalo-cerebellaris hochgradig der Größe des Auges parallel. Er wird daher zweifellos mit der Sehfunktion zu tun haben.

Folgende Figuren auf den Tafeln zu dieser Arbeit zeigen den Tr. mesencephalo-cerebellaris: Fig. 8, 9, 11—14, 16, 19, 20, 21, 25.

2. Als Tractus tegmento-cerebellaris wollen wir einen meist stark entwickelten, im Verlaufe dem vorigen nicht unähnlichen Tractus bezeichnen, welcher vom Übergangsganglion zum Cerebellum zieht. Der Faserzug, dessen valvulären und Corpusanteil Fig. 16 zeigt, ist in Sagittalschnitten und auch in Frontalschnitten selten so vollständig und klar wie hier zu sehen und wahrscheinlich deshalb bisher auch nicht vollständig erkannt worden, obschon er von vielen Autoren stückweise gesehen wurde.

So ist offenbar FRITSCH's *Crus cerebelli ad corpus quadrigeminum* (p. 70, 82/83, fig. 32 und 44 *cr. q*) dasjenige, was ich *Tractus tegmento-cerebellaris* nenne. Ihr valvulärer Anteil ist ferner zweifellos von MAYSER als „frontale Bahn aus der Valvula“ beschrieben und abgebildet worden mit der irrtümlichen Angabe, der Zug durchsetze das Übergangsganglion und schließe sich der *Commissura ansulata* an. B. HALLER hat wohl beide Teile gesehen, sie aber nicht ganz richtig gedeutet, insofern er sie zum größten Teile aus Assoziationsfasern des Kleinhirns bestehen läßt (p. 561, fig. 11—13, 54—56 *p*'s seiner Arbeit), was ich nicht bestätigen kann. Der valvuläre Anteil dürfte ferner identisch sein mit dem von GOLDSTEIN (p. 215 seiner Arbeit) beschriebenen und für sehr unbedeutend gehaltenen, „vorläufig“ *Tr. cerebello-mesencephalicus* genannten Zuge, welcher „sowohl aus der Valvula wie aus dem Hauptteil des Kleinhirns kommt, ganz in der Nähe des Ventrikels um die Übergangsstelle des Cerebellums ins Mittelhirn herumbiegt, dann fast horizontal in der Nähe des Ventrikels frontalwärts zieht und sich nahe der hinteren Kommissur verliert“. Wahrscheinlich hat GOLDSTEIN nur den Zug etwas zu weit, oder aber das Übergangsganglion nicht weit genug nach vorn reichend gesehen.

Erst HERRICK (1905) hat diesen *Tractus* richtig erkannt als „large tracts of fine fibers with exceedingly delicate medullary sheaths passing dorso-ventrally between the nucleus lateralis valvulae<sup>1)</sup> and the cerebellum and valvula“ (p. 417 und *g. III.* in fig. 24 seiner Arbeit). Zufällig hat schließlich CAJAL im 2. Bande seines Lehrbuches auf p. 377, fig. 405 diesen *Tractus* abgebildet. Er bezeichnet mit A einen Zellenhaufen, der dem Übergangsganglion angehört und aufs schönste erkennen läßt, wie diese Zellen ihre Axonen ins Cerebellum entsenden. Es liegt demnach zweifellos eine afferente Kleinhirnbahn vor.

Im *Corpus cerebelli* legt er sich häufig ein Stück weit dem *Tr. mesencephalo-cerebellaris* dicht an, so in Fig. 16, häufiger bleibt er lateral von ihm ab. Gehen wir weiter caudal, so zerklüftet er sich eher als der *Tr. mesencephalo-cerebellaris*. Oft bleibt er ungekreuzt, manchmal gelangt er in der Medianen, tief in der Körnerschicht zur Kreuzung, so bei *Gadus* (Fig. 9). Daß er auf Frontal- und Sagittalschnitten schwer zu erkennen ist, liegt daran, daß der valvuläre Teil einen oral offenen Bogen von kleinem Radius beschreibt, also in diesen beiden Schnittrichtungen kaum in ganzer Länge getroffen werden kann, während sich der zum *Corpus cerebelli* ziehende Teil aus dem anderen gerade da hervorarbeitet, wo das Bild des letzteren namentlich im Frontalschnitt am unklarsten wird.

1) Das ist das orale Ende des Übergangsganglions.

Ein Horizontalschnitt (Fig. 11) läßt beide Anteile gleichzeitig in einiger Ausdehnung überblicken. — Über die Endigung der Fasern im Hauptteil des Cerebellums muß ich nähere Angaben schuldig bleiben, es genügt aber wohl vollständig, für die Valvula die Endigung zu beschreiben, da sie dort nicht anders sein wird wie hier. Schon das Markscheidenpräparat Fig. 11 zeigt die Fäserchen in die Molecularis hineindringend. Fig. 3 zeigt seine Fasern in die Molekularschicht der Valvula eindringend, die PURKINJE'schen Zellen (die hier nicht in einer Schicht, sondern zum Teil auch in der Molecularis liegen) samt ihren Dendriten umspinnend. Ferner gehören ihm so gut wie sicher die überaus zierlichen Endverästelungen in der Molekularschicht der Valvula in Fig. R *ev* an. Es spaltet sich hier immer eine einzelne Faser in mehrere ganz kurze Äste, welche ihrerseits wieder feinst gefiedert sind und in kleine verdickte Knöpfchen auslaufen (wie wenn ein dünner Arm sich in Finger mit verdickten Fingerkuppen teilt, wie bei einigen Halbaffen [*Tarsius*]). Vermutlich legt sich der so entstehende zierliche Apparat den PURKINJE'schen Zellen an.

Unsere Tractus tegmento-cerebellaris zeigen folgende Figuren dieser Arbeit: 8, 9, 11, 14, 16, 20, 21.

3. Den Tractus diencephalo-cerebellaris, MAYSER's Tr. cerebelli ad lobum inferiorem, HALLER's Brachium cerebelli anteroinferius, EDINGER's Tr. cerebello-diencephalicus (1901), GOLDSTEIN's und EDINGER's (im Lehrbuch) Tr. cerebello-hypothalamicus, muß ich gleichfalls den afferenten Bahnen zurechnen. Er kommt augenscheinlich aus dem Nucleus diffusus hypothalami, und die Zellen dieses Kernes dürften seine Ursprungszellen sein. Seine afferente Natur wird ferner durch seinen langen, in der Oblongata bzw. im Zwischenhirn ungekreuzten Verlauf wahrscheinlich, als bindenden Beweis aber müssen wir einmal den schließlichen Eintritt der Fasern in die Molekularschicht hinnehmen, sodann die Tatsache, daß er (mit WALLENBERG) cerebellipetal degeneriert.

In zahlreichen Fällen ist der Zug sehr schwer in ganzer Länge zu verfolgen. In der Haube fand ich ihn oft marklos. Beim Eintritt ins Cerebellum pflegt er sich mit Tr. cerebello-tegmentalis-Fasern zu vermengen. Folgende drei Punkte sind jedoch ganz konstant: Die Commissura Halleri kreuzt er, indem er unmittelbar oral von ihr vorbeizieht. Dagegen zieht er unmittelbar caudal von der Rindenknotencommissur ins Cerebellum (Fig. 16). Endlich endigt er an der oral-dorsalen Wand den Corpus cerebelli, nachdem er den

Tr. mesencephalo-cerebellaris unter spitzem Winkel gekreuzt hat. — Bei starker Entwicklung der Rindenknotten quetscht er sich größtenteils median zwischen die beiden Knotten; zum Teil legt er sich auch unter fächerförmiger Ausbreitung um den Rindenknotten caudal herum. Der von EDINGER (Lehrbuch der vergl. Anat. 1908, fig. 167, p. 136) gezeichnete Tr. cerebello-diencephalicus geht dorsal-oral am Rindenknotten vorbei, was nach dem Vorstehenden nicht richtig sein kann. Nach den der Zeichnung zugrunde liegenden Präparaten aber glaube ich sagen zu können, daß z. T. der Tr. mesencephalo-cerebellaris, z. T. ein vom Übergangsganglion zum Hypothalamus ziehendes Bündel gezeichnet wurde.

In der Körnerschicht des Cerebellums fasert sich unser Tractus bald auf, wobei er mitunter zum Teil kreuzt (*Amiurus*); in ausgebreiteter dünner Schicht gelangen die Fasern an die PURKINJE'Schen Zellkörper und schließlich zwischen diese und die Molekularschicht, um in die Molecularis einzudringen (letzteres zeigt in Fig. 4 [Horizontalschnitt] die schwarze Faserung, während die braune nur die Fortsätze von Körnerzellen darstellt).

GOLDSTEIN beschreibt außer dem Hauptzug des „Cerebello-hypothalamicus“ einen Zuzug aus der Valvula, einen solchen vom Rindenknotten und schließlich eine Abzweigung: Tr. cerebello-thalamicus. Wahrscheinlich sind aber diese Einzelheiten nicht generell bei den Teleosteen vorhanden, oder sie sind vielfach marklos und entziehen sich damit der genauen Feststellung. Den vom Rindenknotten zum Hypothalamus ziehenden Tract können wir allerdings wohl mit der von HERRICK in GOLGI-Präparaten dargestellten „tertiären Geschmacksbahn“ identifizieren.

Dargestellt ist der Tractus diencephalo-cerebellaris in unseren Figg. 8, 9, 12, 13, 16, 20, 21, 24 u. 25.

4. Während die bisher besprochenen Bahnen sich nach Ursprung und Endigung ziemlich klar darstellen ließen, bleibt die folgende, die wir vorläufig als Tractus trigemino-cerebellaris bezeichnen wollen, in mehr als einer Beziehung problematisch. Es handelt sich um folgendes. MAYSER hat bei Cypriniden eine von ihm als Pons varoli, mit Fragezeichen, bezeichnete ventrale Kleinhirncommissur beschrieben, die unmittelbar caudal vom Rindenknotten und vom Corpus interpedunculare verläuft und scheinbar zu beiden Seiten des Kleinhirns, stark lateral, in der Körnerschicht endigt. Die Bahn ist bei Cypriniden leicht aufzufinden, fehlt aber bei anderen Fischen (wie schon MAYSER für *Esox* und *Salmo* feststellte), kehrt indessen in verstärktem Maße bei Siluriden wieder (Fig. 24, 25). Bei diesen sieht man sie deutlich in die Molekularschicht des Kleinhirns eintreten (Fig. 23), wo sie anscheinend größtenteils gekreuzt endigt. Ferner sei hier bemerkt, daß diese Bahn auch bei den Mormy-

riden wiederkehrt, die allerdings nicht zum Gegenstande dieser Arbeit gehören. BELA HALLER möchte dem bei Cypriniden gefundenen Faserzug ein bei allen anderen Fischen anzutreffendes querverlaufendes, sehr diffuses Fasersystem homologisieren, von welchem er sagt: „Diese Faserbündel ziehen vielfach senkrecht und, im ventralen motorischen Hirnteil ganz lateralwärts gelegen, bis an die ventrale Längsfurche des metameren Hirns. Sie stellen dann einen Teil der *Fibrae arcuatae* — welcher Ausdruck ja ein Sammelbegriff für verschiedene Faserarten ist — vor.“ HALLER meint, diese diffusen Fasern, die ihn bei den meisten Teleosteen vertreten, setzen das Kleinhirn mit motorischen Kernen der Oblongata in Verbindung; nach BANCHI verlieren sie sich, nach erfolgter Kreuzung in der Raphe, in sagittalem Verlaufe. Nach WALLENBERG, der ein ähnliches Bündel bei Selachiern degenerativ ermittelt hat, degeneriert dieses Bündel nach Verletzung eines Rautenohres (also des Kleinhirns).

Die von B. HALLER beigebrachten Beobachtungen könnten zu der Annahme führen, daß diese Bahn im Kleinhirn ihren Anfangspunkt hat. Dann würde sie aber im höchsten Grade, aus dem Schema der Kleinhirnbahnen, wie es sich aus dieser Arbeit ergibt, herausfallen, denn wir sehen sonst keine efferenten Bahnen in der Molekularschicht oder auch nur im Kleinhirn kreuzen. WALLENBERG's Beobachtung sowie die Tatsache, daß das Bündel außerhalb des Kleinhirns einen außerordentlich stark geschlossenen, nirgends sich auffasernden Verlauf zur Schau trägt, lassen auf die Annahme eines Systems von Eigenfasern des Kleinhirns kommen, welche nur Kleinhirn mit Kleinhirn verbanden. Das ist vielleicht auch zum Teil der Fall, andererseits befriedigt diese Annahme bei dem sonstigen Fehlen ausgeprägter Kleinhirnassoziationsbahnen (worauf wir noch zu sprechen kommen) wiederum keineswegs. Das Verhalten unserer Bahn in der Molekularschicht — bei Siluriden, wo die Verhältnisse am klarsten liegen — ist durchaus das der afferenten Bahnen, mithin ist es das Gegebene, nach einem Ursprungskern für sie im Tegmentum oder in der Oblongata zu suchen. Hierfür könnte wohl ein Gebilde — ein Kern — in Betracht kommen, das ich nur bei Siluriden auffand, bei ihnen aber sehr stark entwickelt ist und aus der Oblongata seitlich stark herausragt (Fig. 25 *sek. Trig.-Kern?*). Um diesen Kern schmiegt sich nämlich die Bahn caudal herum, auch verlieren sich die Fasern wohl zum Teil in ihm, wenn dies auch nicht in dem Maße ersichtlich wurde, wie es eine so starke Bahn erforderlich scheinen läßt. Man hat vielleicht anzunehmen, daß von dem Kern aus die Fasern teils dorsad ins Kleinhirn, teils in genau umgekehrter Richtung ventrad zur Oblongata und in ihr basal kreuzend zum gegenüberliegenden Kern abgehen. Jener Kern seinerseits hat einen schwachen Faserzug (Fig. 25) scheinbar aus dem lateralen Längsbündel, in Wirklichkeit vielleicht aus Fasern bestehend, die vom Trigeminuskern kommen.

Der Hauptgrund, in den von dem Kern zum Kleinhirn aufsteigenden Fasern eine Trigeminusbahn zum Kleinhirn zu vermuten, besteht allerdings für mich lediglich in der Tatsache, daß uns eine solche Bahn sonst fehlen würde und wir sie in starker Ausbildung am ehesten bei den Cypriniden, Siluriden und Mormyriden erwarten dürften, infolge der hohen

Bedeutung der sensiblen Kopfnervervation für diese ja auch oft mit Bartfäden, stets mit einem sehr starken zentralen Facialisapparat ausgerüsteten, nahe am Grunde der Gewässer lebenden Tiere.

Silberpräparate von Siluriden liegen mir leider nicht vor. Bei Cypriniden förderten sie unsere Frage nicht. — Fig. 20, 21, 24, 25.

5. Bisher fast unbeachtet geblieben ist eine mächtige sekundäre Acusticusbahn, Tractus vestibulo-cerebellaris, die wir, wie allerdings schon MAYSER vermutete, in der marklosen, seltner markschwachen Faserung der Cerebellarleisten und der Molecularis cerebelli zu erblicken haben, wo sie häufig zu der den Ventrikel überquerenden Commissura cristarum wird (FRITSCH'S „Tractus fimbriae“). Darin, daß der Zug größtenteils seinen Weg durch die Cerebellarleiste und die der Rautengrube benachbarte Molekularschicht des Kleinhirns wählt und nicht, wie alle anderen afferenten Bahnen, durch die Körnerschicht, brauchen wir keine Durchbrechung des Bauprinzipis des Kleinhirns zu erblicken, da wir ja alle afferenten Bahnen in der Molekularschicht enden sehen; von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet nimmt vielmehr die Bahn den kürzesten Weg vom Nucl. acustici zum Kleinhirn. In der Cerebellarleiste des Acusticuskernes steigen zahlreiche marklose Fasern — viel mehr, als der periphere Nerv führt — aus dem Kerne dorsad (Fig. 18) und biegen wohl meist orad um, worauf sie ungekreuzt in der Molecularis der caudal-lateralen Cerebellumteile enden; andere biegen wohl schon hier zur anderen Seite, wieder andere passieren erst die Eminentia granularis und gelangen von ihr aus in die Molecularis (Fig. 19), wo sie sich den vorigen anschließen, um nach Kreuzung zu endigen. Bei schwacher Entwicklung genügt dem kreuzenden Teil des Systems die Molecularis des Kleinhirns; bei stärkerer Entwicklung aber, wie wir sie vorzugsweise bei schnellen Schwimmern antreffen, finden sich kreuzende Fasern auch in der Cerebellarleiste, und dann kommt eben die Commissura cristarum cerebellarium zustande, wobei sich dann die rechte und linke Cerebellarleiste größtenteils in der Mitte vereinigen.

Die Ursprungszellen dieses Tractus sind es wahrscheinlich, welche in Fig. S mit *vz* (Vestibulariszellen) bezeichnet sind. Im CAJAL-Präparat vom Goldfisch sah ich ferner die Fasern vor ihrem Eintritt in die Molekularschicht große Zellen wie mit Faserkörben umschließen (Fig. 5, Horizontalschnitt). Hier handelt es sich wohl zweifellos um PURKINJE'SCHE Zellen, die, ein wenig in die Körnerschicht gerückt, samt ihren in der Molecularis liegenden Fortsätzen von den Fasern der Acusticusbahn umspinnen werden.

Nach WALLENBERG kreuzen in der Commissura cristarum cerebellarium auch einige direkte Wurzelfasern des Ramus lateralis nervi vagi zum Ganglion der anderen Seite. Möglich ist es, daß auch direkte Acusticusfasern sich jenen anschließen oder aber zum Cerebellum gehen. Zahlreich dürfen sie aber gegenüber den indirekten nicht sein. Sicher ist, daß wir in der marklosen oder markschwachen Faserung der Cerebellarleisten nicht eine, sondern die Verbindung zwischen Acusticus und Cerebellum vor uns haben. — Fig. 18—22.

6. Viel schwächer ist eine direkte Kleinhirnwurzel des Nervus lateralis, Tr. laterali-cerebellaris, wahrscheinlich der älteste Bestandteil des ganzen Cerebellums. WALLENBERG hat bei *Cyprinus* degenerativ eine cerebellare Wurzel des Ramus lateralis nervi vagi festgestellt, und es scheint mir wahrscheinlich, daß wir es mit einem solchen, recht charakteristischen Bündel bei allen Arten zu tun haben. Fig. 9 zeigt dieses Bündel, welches meist einheitlich, seltner zweigeteilt ist, caudal im Kleinhirn nach den PURKINJE'schen Zellen emporsteigt, sich oftmals noch deutlich aufpinselt und dann in die Molecularis eindringt (Fig. 6). Der Verlauf des Bündels aus der Oblongata ins Cerebellum ist etwa parallel-laufend dem des noch zu besprechenden Tr. spino-cerebellaris, aber mehr der Medianen genähert und meist einige Schritte oraler ins Cerebellum aufsteigend, seltner (Hering) caudaler oder in gleicher Höhe. Hieran sowie an dem meist schwachen Markgehalt, infolge dessen das Bündel blaß oder oliven-bräunlich zu erscheinen pflegt<sup>1)</sup>, ist es leicht zu erkennen. Daß es sich um ein Bündel des Ramus lateralis vagi handelt, konnte ich bei *Anguilla* völlig sicherstellen.

Diese Bahn ist dargestellt in unseren Figg. 9, 23.

Hier habe ich eine Angabe von TELLO zu erwähnen, die ich in meinen Präparaten nirgends bestätigt sehe und die bei der sonstigen Ausführlichkeit der TELLO'schen Arbeit durch ihre Kürze auffällt. Es sollen einige Lateralis-Fasern vorwärts dringen und ins Cerebellum gelangen, nachdem sie in der Decussatio veli gekreuzt haben.

7. Meist sehr klein und daher schwer nachzuweisen und zu verfolgen, vielleicht aber doch immer vorhanden ist die bereits bei früherer Gelegenheit (S. 415) erwähnte sekundäre Vagusbahn, welche bei *Centronotus* so besonders stark entwickelt ist. Die vermutlich oft

1) *Amiurus* bildet hierin eine Ausnahme; das Bündel ist hier kräftig und reich an Mark (Fig. 23).

marklose Bahn besteht in der Oblongata aus zwei aus dem Vagus-kern kommenden, zunächst ventral herabziehenden, dann dorsal von der Rindenknotenbahn ziehenden Stämmchen (Fig. 9), deren laterales sich in der lateralen Kleinhirnhälfte in der schon beschriebenen Weise in der Körnerschicht auffasert (Fig. 13), während das medianer gelegene zur anderen Seite hinüberkreuzt (Fig. 13). Außer bei *Centronotus* fand ich diese Bahn nur noch bei *Gadus*. Da ich sie in Silberpräparaten nicht identifizieren konnte, so muß ich detaillierte Angaben über ihre letzte Endigung schuldig bleiben, brauche aber nicht zu bezweifeln, daß sie wie die aller anderen afferenten Bahnen in der Molekularschicht erfolgt. — Fig. 9, 12—14.

In die schematische Fig. 26 auf Taf. 23 wurde diese Bahn, weil sie nur bei den wenigsten Arten gefunden wurde, nicht eingezeichnet.

8. Wir wenden uns schließlich zum *Tr. spino-cerebellaris*. In EDINGER'S Lehrbuch der vergleichenden Anatomie finden sich p. 48, 52 u. 57 einige Zeichnungen, die den *Tr. spino-cerebellaris* im Rückenmark ein lateral gelegenes Feld einnehmend darstellen. Dort aber habe ich nie Fasern gefunden, die ich ins Cerebellum laufen gesehen hätte. Die Längsfasern, die dort liegen, verschwinden m. E. etwa am Caudalende der Oblongata. Hier aber liegt ganz basal in der Oblongata eine Querfaserung. Deren Fasern kreuzen größtenteils ganz basal, zum Teil aber auch etwas weiter dorsal, zum kleinen Teil in der Raphe. Sie dürften von der sensiblen Rückenmarkskernsäule herkommen. Mit ihnen vereinigen sich dann wohl noch Fasern, die an der Basis der Oblongata (Fig. 8, 18), ventral von der Grenze zwischen Acusticus- und Facialiskern aus einem hier nahe der Medianen, stark ventral in der Oblongata gelegenen, kleinen Ganglion kommen (vielleicht teils kreuzend, teils direkt). Alle diese Fasern zusammen, von denen die letztgenannten, bereits in der Oblongata entspringenden, streng genommen nicht mehr „spino“-cerebellare zu heißen hätten, bilden zunächst ein horizontal an der Basis der Oblongata liegendes dünnes, breites Band. Sie legen sich, indem sie in dorsad-oral gerichtetem Zuge die Oblongata peripher umgürten und das Wurzelfeld des Nervus acusticus — wo sie schwierig doch sicher zu verfolgen sind — durchheilen, zu einem oder zwei runden, dicken Stämmen zusammen, die bald nach ihrem Eintritt in die Eminentia granularis sich bei manchen Arten wieder mehrfach aufteilen (Fig. 9) und schließlich eine einheitliche bis vierheitliche Commissur (Kreuzung) im Cerebellum bilden. Einige Fasern — die dorsalsten — endigen wohl auch oft ungekreuzt.

Von dem in der Basis der Oblongata gelegenen Ganglion bis zu dem in Fig. 9 dargestellten Bilde ist die Bahn von MAYSER vortrefflich dargestellt worden und mit dem Namen „Olivenkleinhirnbahn“, „Homologon des Stratum zonale Arnoldi“ bezeichnet worden. Die Commissur ist dagegen von MAYSER als „Hörnervwurzel N. VIII“, von B. HALLER ebenso irrig als Trigeminuscommissur bezeichnet worden (HALLER's fig. 41, tab. 16). Erst WALLENBERG hat die Zugehörigkeit der Commissur zu unserem Tractus auf Grund von Degenerationspräparaten angegeben, worin ich ihm nur bereitwilligst beipflichten kann, da für mich diese Auffassung schon vor Kenntnis der WALLENBERG'schen Arbeit, nach vielen mir vorliegenden WEIGERT-Präparaten, ganz feststand.

Die Commissur<sup>1)</sup> liegt häufig in der Körnerschicht, häufig auch zwischen den PURKINJE'schen Zellen selbst oder gar zwischen diesen und der Molecularis. Die feinsten Endspitzen gehen jedenfalls immer zur Molecularis, wo sie unter Bildern, wie wir sie in Fig. 15 bereits von der Hypothalamusbahn kennen, endigen. — Fig. 8, 9, 18, 19, 24.

#### b) Efferente Bahnen.

Während wir viele Systeme afferenter Faserzüge kennen lernten, bilden die efferenten Fasern ein System, welches den ihm von EDINGER gegebenen Namen Tractus cerebello-tegmentalis jetzt mit noch mehr Recht führen darf als vorher, da die Tr. cerebello-tectalis und cerebello-diencephalicus, welche beide in das System nicht recht hineinpaßten, zu Tr. mesencephalo- bzw. diencephalo-cerebellaris geworden sind. Es bleiben dann als efferente nur übrig die von den oben beschriebenen caudal-lateral im Cerebellum gelegenen Zellagern entspringenden Fasern, welche, soweit sie erhebliche Ausdehnung gewinnen, in der Haube kreuzen. Diese Kreuzung nimmt von oral nach caudal eine ziemlich beträchtliche Ausdehnung an, Fig. 21, sie beginnt nämlich schon dorsal vom Corpus interpedunculare und erstreckt sich bis in die Gegend des Endes des Cerebellums oder geht hier vielmehr, im Sagittalschnitt fast ohne Unterbrechung, in die Acusticus-Kreuzung über.

Die am weitesten oral gelegenen Faserzüge dieses Systems entspringen (wie schon gesagt), am weitesten der Medianen genähert im Cerebellum und ziehen stark orad, um in der Gegend des

1) Es liegt hier einer der Fälle vor, wo man statt Commissur besser Kreuzung sagen sollte, nur daß die Fasern unter einem Winkel von sehr wenigen bis null Grad kreuzen. „Querfaserung“ (HALLER) wäre ein neutraler Ausdruck.

Corpus interpedunculare und des Oculomotorius zu kreuzen. Keine einzige Faser aber überbrückt jemals die Commissur der Rindenknoten, sie alle ziehen vielmehr caudal-ventral an dieser vorbei oder, wenn die Rindenknoten, wie in Fig. 19, erhebliche Größe erlangen, nicht an der Commissur, sondern am Knoten selbst. Je weiter caudal wir gehen, um so mehr entspringen die Fasern weiter lateral und haben quergerichteten Verlauf, so daß sie in Frontalschnitten ihrer ganzen Länge nach enthalten sind (z. B. Fig. 23).

Obwohl nun dieses System ein hochgradig einheitliches ist, so kann man doch an ihm bei den meisten Arten mit mehr Deutlichkeit als bei dem in Fig. 19 dargestellten Siluriden zwei Abteilungen unterscheiden, eine orale und eine caudale.

1. Die orale Abteilung heiße dann *Tractus cerebello-tegmentalis mesencephalicus*, sie ist der gekreuzte Bindearm der Autoren (der jedoch keinen Anteil aus der Valvula hat, gegen GOLDSTEIN), sie entspringt caudal-medial im Cerebellum, ist wohl vollkommen homolog den zum Nucleus ruber gehenden Fasern den Säugern und ihr Endkern dem genannten Kern. — Die Angabe BANCHÉ'S, daß einige Fasern des Bindearmes in das dorsale Längsbündel eintreten und hierin teils auf-, teils absteigen, kann ich nicht kontrollieren. Sie wird neuerdings von WALLENBERG bestätigt, insofern dieser bei *Cyprinus*, gleichfalls mittels des Degenerationsverfahrens, feststellte, daß einige Bindearmfasern nach der Kreuzung eine kurze Strecke lang den ventralsten Bestandteil des dorsalen Längsbündels bilden und in den Oculomotoriuskern einstrahlen.

2. Die caudale Abteilung, *Tractus cerebello-tegmentalis bulbaris*, entspringt lateral von jener und zerfällt noch in 2 räumlich voneinander meist schwer zu scheidende Teile:

a) einen ungekreuzten, kurzen Zug zu unfernen großen Zellen, die wohl als DEITERS-Kern aufzufassen sind. — Diesen Zug sah ich besonders deutlich bei *Anguilla*, doch dürfte er auch bei anderen Arten kaum fehlen.

b) Einen gekreuzten, stets deutlich erkennbaren, zu der ziemlich formlosen motorischen Zellenmasse, welche vom Nucleus motorius tegmenti in der Haube bei Knochenfischen nach Abzug des Nucl. ruber und des DEITERS-Kernes noch übrig bleibt.

Da, wie gesagt, einige Bindearmfasern ins dorsale Längsbündel übergehen sollen, da ferner die sub 2a und 2b genannten Fasern für unser Auge teils miteinander, teils mit den am DEITERS-Kern entspringenden Fasern zum dorsalen Längsbündel, teils mit den

sekundären Acusticusfasern zum lateralen Längsbündel<sup>1)</sup> zusammenfließen können, konnte KAPPERS, der dieses System bei den Fischen zum ersten Male in vollem Umfange aufwies, seinen „Tr. cerebello-motorius“ ins dorsale Längsbündel einfließen lassen.

Wir sind nach dem Vorstehenden in der Lage, von der Anordnung der Kleinhirnverbindungen ein zunächst für die Teleosteer und ähnlich vielleicht für alle Wirbeltiere gültiges

### Schema

aufzustellen (Taf. 23 Fig. 26).

Die afferenten Bahnen kreuzen, soweit überhaupt, erst im Kleinhirn,

die efferenten Bahnen kreuzen, soweit überhaupt, in der Haube.

Die afferenten Bahnen bestehen aus acht Systemen, welche aus den folgenden Gebieten: Mesencephalon, Übergangsganglion, Hypothalamus, ? sek. Trigeminuskern, Nucleus acusticus, Nervus lateralis, Vagus kern, Rückenmark entspringen und sämtlich schließlich in die Molekularschicht des Kleinhirns gelangen.

Die efferenten Bahnen bilden mehr ein einheitliches System, welches von Ursprungszellen, die in der Schicht der PURKINJESCHEN Zellen liegen, jedenfalls aber nicht von abgegliederten Kernen wie bei Säugern, zum Nucleus motorius tegmenti zieht.

Daß die afferenten Bahnen des Kleinhirns sämtlich in die Molekularschicht des Kleinhirns eindringen (und mithin nicht, wie wohl angenommen wird, an die klauenförmigen Verästelungen der kleinen Körnerzellen herantreten können), dieses Ergebnis kann eine Stütze finden in den Studien TELLO'S, nach welchem auch in die Crista cerebellaris des Nucleus acustico-lateralis — also in die der Kleinhirn-Molecularis vollkommen gleichende Schicht — „afferente“, nämlich direkte sensible Fasern, eindringen.

### c) Eigenfasern des Kleinhirns.

Es fragt sich noch, ob außer den oben genannten Kleinhirnverbindungen bei den Teleosteen noch Eigenfasern des Kleinhirns in Gestalt langer Bahnen vorhanden sind, wie solche von EDINGER z. B. bei Selachiern (*Scyllium*) beschrieben wurden?

1) Die weitaus überwiegende Mehrzahl dieser Fasern verläuft gekreuzt. Ganz vereinzelt aber fand ich auch ungekreuzt zum gleichseitigen lateralen Längsbündel verlaufend (Fig. 15, Taf. 22).

MAYSER'S *Fibrae propriae* = B. HALLER'S Kleinhirnassoziationsbahn soll eine derartige lange Bahn sein, welche das Corpus cerebelli, speziell ein mit den PURKINJE'Schen Zellen zusammenhängendes, starkes, gleichmäßig verteiltes Nervenetz im Corpus cerebelli mit der Valvula verbinde und freilich auch mit dem Übergangsganglion in Zusammenhang stünde. Ich habe mich nun nicht davon überzeugen können, daß ein derartiges System langer Assoziationsbahnen überhaupt besteht, sondern sehe nur, daß alle einen derartigen Verlauf nehmenden Fasern, wie solche auch BANCHI abbildet, aus dem Übergangsganglion kommen. Auch mag jene vermeintliche intracerebellare Bahn mitunter dadurch konstruiert worden sein, daß man Teile mesencephaler und hypothalamer Züge von tegmentalen und voneinander nicht scharf trennen konnte. Kurzum es bleiben nach meiner Meinung nach Abzug aller uns bekannten Kleinhirnverbindungen keine Fasern für lange Assoziationsbahnen mehr übrig.

Es erhebt sich nun die Frage, wie die afferenten Bahnen mit den efferenten im Kleinhirn verbunden sind. Wir wissen aus der Besprechung der Zelltypen, daß Assoziationszellen zur Verbindung der einzelnen Bestandteile vorhanden sind, und nichts anderes als die Achsencylinder solcher Zellen werden wohl auch die zahllosen, nicht in bestimmten Zügen, sondern netzförmig verlaufenden Fäserchen sein, die man bei Markscheidenfärbung überall zwischen den Körnern des Kleinhirns findet. Besonders dicht sind sie in der Nachbarschaft der PURKINJE'Schen Zellen; daß ein großer Teil der PURKINJE'Schen Zellen gleichfalls als Assoziationszellen in Anspruch genommen werden muß, wurde oben schon gezeigt (S. 420). Weder die PURKINJE'Schen Zellen noch die sonstigen, „typischen“ Assoziationszellen dürften aber in hinreichender Zahl vorhanden sein, um die zahlreichen ein- und austretenden Fasern auch nur einigermaßen vollständig in Verbindung miteinander setzen zu können; mithin müssen als Assoziationszellen wahrscheinlich alle Körnerzellen in Betracht kommen, und zwar bleibt, nachdem wir alle afferenten Bahnen nicht zwischen den Körnern, sondern in der Molekularschicht enden sahen, kaum mehr die Möglichkeit übrig, anzunehmen, daß die bekannten, kurzen, klauenförmigen Dendriten der Körnerzellen Reize aufnehmen und sie durch den langen Fortsatz zur Molekularschicht, zu Dendriten der PURKINJE'Schen Zellen leiten; sondern wahrscheinlicher ist mir's fast, daß erst an der T förmigen Verzweigung des langen Fortsatzes sich Neurit und Dendrit trennen, während die kurzen klauenförmigen

Fortsätze, mit denen sich die Zellen tatsächlich umgreifen (SCHAPER, 1893), lediglich zur Verankerung dienen. (Da wir weder über den inneren, cytologischen Bau dieser Zellen noch über die Endigungen des TBalkens irgendetwas wissen, so ist diese Annahme zurzeit mindestens genau so gut möglich wie die bisherige.)

Wir sehen somit den weitaus größten Teil der im Kleinhirn stattfindenden Assoziationen auf die äußerste Schicht, die Molekularschicht, beschränkt, denn in ihr liegen die Dendriten der PURKINJE'schen Zellen sowie die Verzweigungen der Körnerzellen, und in sie strahlen die afferenten Bahnen ein, dicht unter ihr liegen die Zellkerne der efferenten Fasern. Somit finden die Zellkontakte und mithin die eigentlichen Kleinhirnvorgänge größtenteils in dieser äußersten rindenartigen Schicht statt, das Innere des Kleinhirns aber ist der Hauptsache nach nur erfüllt von den hierher gerückten Zelleibern und -kernen der in der äußeren Schicht assoziatorisch arbeitenden Fasern.

Ganz so scharfe Grenzen, wie sie beim ersten Anblick vorhanden zu sein scheinen, gibt es allerdings nicht, denn manche Zelle findet ihren Kontakt mit einer anderen wohl auch innerhalb der Körnerschicht; mindestens sahen wir PURKINJE'sche Zellneuriten auf der inneren Seite der PURKINJE'schen Zellschicht ihre Endverästelung finden; daß aber der Hauptsache nach jene Scheidung besteht, kann, wie mir scheint, kaum mehr zweifelhaft sein.

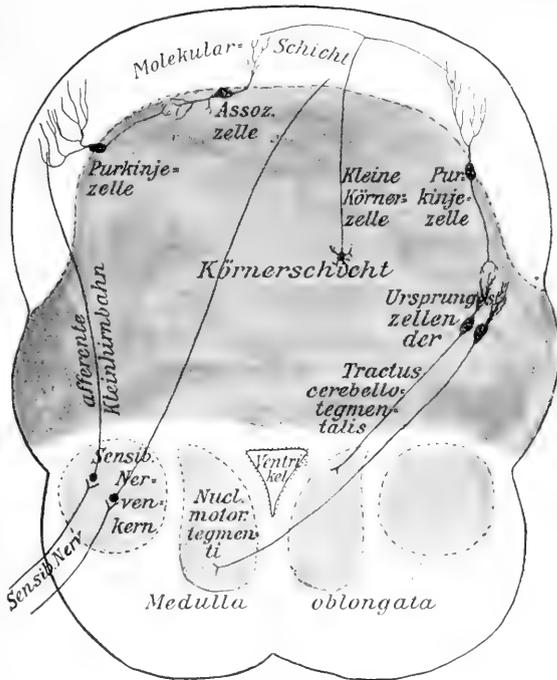


Fig. T.

kann, wie mir scheint, kaum mehr zweifelhaft sein.

Die schematische Textfig. T dürfte demnach das Wesentlichste von dem Verlauf der inneren Kleinhirnvorgänge, wie er sich nach dem Vorstehenden darstellt, veranschaulichen. Die verschiedenen Endigungsarten, durch welche die afferenten Bahnen mit den PURKINJE'schen Zellen in Kontakt treten können und die wir oben (s. u.) beschrieben haben, kommen allerdings in dieser Figur nicht zum Ausdruck. Ferner müssen wir durchaus hervorheben, daß die Reihenfolge der Aneinanderkettung von PURKINJE'schen, Assoziations- und kleinen Körnerzellen hier willkürlich gewählt ist und wir über sie nichts Bestimmtes wissen. Besonders wichtig aber wäre: das Eindringen der afferenten Bahnen in die Molekularschicht, die PURKINJE'sche Zelle mit kurzem Neurit, die Leitung innerhalb des TBalkens der kleinen Körnerzelle, schließlich Übergang von PURKINJE'schen Zellen auf die Ursprungszellen der efferenten Bahnen.

#### d) Fremde Bestandteile im Cerebellum.

Nur anhangsweise gedenken wir nochmals der Rindenknottenbahn, der sekundären Vagus-Facialisbahn MAYSER's und HERRICK's, nebst der Rindenknottencommissur, die nach HERRICK's für mich zweifellos richtiger Auffassung eine teils sekundäre, teils tertiäre Bahn aus denselben Gebieten darstellt. Die ganze Bahn ist ihrem Verlaufe nach durch HERRICK so genau bekannt, daß wir sie hier nicht nochmals zu beschreiben brauchen, zumal sie, wie nochmals gesagt sei, zum Cerebellum außer dem bloß räumlichen Lageverhältnis keine direkten Beziehungen hat, sondern nur indirekte, via Übergangsganglion, so daß wir diesen Apparat eher dem Tegmentum als dem Cerebellum zurechnen müssen (Fig. 26).

Die Rindenknotten samt ihrer Commissur haben in ihrer Gesamterscheinung sowie in ihrer Lage zur Trochleariskreuzung eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der Corpora quadrigemina posteriora und deren Commissur bei den Vögeln und Säugern. Daß dies jedoch irgendwie mehr als eine bloße äußerliche Ähnlichkeit wäre, können wir nicht behaupten.

Die mehr oder weniger konstant vorkommenden, hier interessierenden Bahnen sind damit erschöpft. Als inkonstantes, nämlich nur bei einer Form gefundenes Vorkommnis ist zu erwähnen ein bei *Centronotus* gefundenes Bündel, welches (Fig. 16) aus dem tiefen Mark des Mittelhirns kommt, zunächst ähnlichen Verlauf nimmt wie die fächerförmig zur Commissura Halleri verlaufenden Fasern, dann aber ins Cerebellum hineinbiegt; es schließt sich der Commissur der Rindenknotten an und endigt wahrscheinlich an einem Rindenknotten (Fig. 21), wäre demnach eher dem System der Rindenknotten als dem Cerebellum zuzurechnen.

Sodann sei hier noch der „Decussatio veli“ gedacht, speziell der Fasern, die im Velum anticum zur Valvula cerebelli ziehen. Sie fehlen zunächst bei vielen Teleosteen. Wo sie vorhanden sind, handelt es sich nicht immer um kreuzende Fasern. Vielleicht aber handelt es sich immer um Fasern, die aus dem tiefen Mark des Mittelhirndaches kommend nur durch die Valvula cerebelli hindurchziehen, um zum Übergangsganglion zu gelangen. Die Gewißheit hierfür konnte ich wenigstens in einigen Fällen gewinnen. Also würden auch sie dem Cerebellum eigentlich nicht zugehören (Fig. 20).

### e) Spezielleres.

Nachdem wir im Vorstehenden eine Übersicht der Faseranatomie des Teleosteerkleinhirns gegeben haben, sollen im Folgenden die wichtigsten Unterschiede, welche die einzelnen Teleosteerfamilien aufweisen und die meist nur quantitativer Art sind, besprochen werden, und zwar zunächst ohne Bezugnahme auf die Frage nach der Funktion, die ich zwar bei der Untersuchung stets, soweit möglich, im Auge gehabt habe, aber erst am Schlusse zusammenhängend erörtern will.

Ungefähr, aber nicht pedantisch, wollen wir uns an die systematische Reihenfolge der Arten halten.

### Salmoniden.

Das Gehirn der Forelle, *Trutta fario*, ist von ziemlich durchschnittlicher Beschaffenheit. Die mächtigsten afferenten Bahnen sind die vom Mittelhirn und vom Übergangsganglion (siehe Fig. 11, Horizontalschnitt), demnächst wohl der Tr. spino-cerebellaris, der eine mehrteilige Commissur im Cerebellum bildet. Sehr schwach ist dagegen der Tr. diencephalo-cerebellaris; die übrigen von etwa mittelmäßiger Stärke. Tr. mesencephalo-, tegmento- und diencephalo-cerebellaris lassen nicht erkennen, daß sie etwa mit ihren Spitzen kreuzten. Die Cerebellarleisten sind voneinander getrennt, also keine besonders starke sekundäre Acusticus-(Vestibularis-)bahn, denn diese geht durch die Cerebellarleisten.

Von den kreuzenden efferenten Bahnen sind die bulbären und die mesencephalen gleichstark entwickelt.

Fasern im Velum anticum wurden nicht gefunden.

### Clupeiden.

Beim Hering, *Clupea harengus*, erscheint im ganzen Cerebellum das Massenverhältnis zwischen Molekularschicht und Körnerschicht zugunsten der ersteren verschoben. Valvula und Corpus cerebelli erscheinen hypertrophisch, ganz besonders das letztere, was auf starker Ausbildung des Tr. spino-cerebellaris, der eine sehr mächtige Commissur bildet, und des Tr. vestibulo-cerebellaris, der, wie schon die miteinander verwachsenen und sehr hohen Cerebellarleisten lehren, außerordentlich kräftig ist, beruhen dürfte. Weniger in die Augen fallend sind die afferenten Bahnen

vom Mesencephalon, Übergangsganglion (Tr. tegm.-cer.) und vom Lobus hypothalam. Diese drei kreuzen nicht. Auch die efferenten Faserzüge sind sehr kräftig.

Das System der Rindenknoten ist verhältnismäßig von fast verschwindender Kleinheit. — Im Velum anticum kreuzen einige Fasern aus dem Mittelhirndach zur Valvula und ziehen durch diese höchstwahrscheinlich zum Übergangsganglion.

### Cypriniden.

Bedeutende Entwicklung des Corpus cerebelli und der Valvula, jedoch — im Gegensatz zu *Clupea* — keine Verschiebung des normalen Verhältnisses zwischen Molekular- und Körnerschicht. Besonders stark entwickelt sind 2 Bahnen: die tegmento-cerebellare und die vestibulo-cerebellare (Cerebellarleisten median zusammengeschweißt). Die übrigen Bahnen sind sämtlich sehr viel schwächer. Die mesencephalo-<sup>1)</sup>, tegmento- und diencephalo-cerebellare Bahn kreuzen nicht.

Unter den Besonderheiten des Cyprinidengehirns wäre noch die oben beschriebene (S. 426)? trigemino-cerebellare Bahn mit der basalen Commissur („Pons varoli“ MAYSER's) zu erwähnen.

Die Rindenknoten sind groß, liegen aber ziemlich lateral und sind jederseits einheitlich — im Gegensatz zur folgenden Familie.

Das Velum anticum ist faserfrei.

### Siluriden.

Das Cerebellum der Siluriden ist klein; klein ist die Valvula und das Corpus cerebelli. Wenn letzteres bei äußerlicher Betrachtung groß erscheint, so liegt das daran, daß es orad umgelegt ist und dadurch über das Mittelhirn gelangt, also hoch getürmt erscheint, wobei noch hinzukommt, daß es großen Rindenknoten aufliegt.

Die Rindenknoten zerfallen hier jeder in eine laterale und eine mediale Abteilung (Taf. 23 Fig. 24), vielleicht dadurch, daß nur jene der Commissur der Rindenknoten Ursprung gibt und sie außerdem, wenn ich mich nicht täusche, einen Zufluß aus dem Tr. mesencephalo-cerebellaris erhält (Taf. 23 Fig. 20). Das Übergangsganglion ist jedoch sehr klein, ebenso der Tractus tegmento-cerebellaris und die ja größtenteils von ihm gespeiste Valvula.

Schon oben wurde erwähnt, daß bei *Amiurus* ein Teil der Tr. mesencephalo-cerebellaris der Valvula zufießt (Fig. 22).

Relativ stark ist der Tr. diencephalo-cerebellaris, der (Fig. 24) eine deutliche Kreuzung in der Medianen eingeht. Die kreuzenden Fasern durchsetzen den Ventrikel bzw. den auf Null reduzierten Spalt, der hier

1) „Nur in den obersten Teilen der Kleinhirnkuppen sieht man einzelne Fasern dieser Bahn die hier kaum festzustellende Mittellinie und zwar direkt unter der Rindenschicht übersetzen“, sagt MAYSER, p. 330 seiner Arbeit.

vom Ventrikel infolge Zusammentretens der beiden Hälften der Körnerschicht übrig bleibt.

Kreuzungen der Spitzen des Tr. tegmento- oder mesencephalo-cerebellaris waren dagegen nicht zu ermitteln.

Ferner sei hier nochmals der eigenartigen, schon von Cypriniden bekannten Commissur gedacht: Tractus ? trigemino-cerebellaris Fig. 20—24.

Interessant dürfte sein, daß die mesencephalische Portion des Tr. cerebello-tegmentalis an Stärke bedeutend gegen die bulbäre zurücktritt (Fig. 21).

Im Velum anticum ziehen einige nicht kreuzende Fäserchen aus dem Mittelhirndach zur Valvula (Fig. 20) und durch diese hindurch wahrscheinlich zum Übergangsganglion.

### Anguilluliden.

Der Aal, *Anguilla vulgaris*, hat als stärkste afferente Bahnen den Tractus tegmento-cerebellaris und spino-cerebellaris; der letztere bildet im Cerebellum eine 2—3fache starke Commissur. Schwach ist dagegen die sekundäre Acusticusbahn, von normaler Stärke die cerebellare Lateraliswurzel.

Die mesencephale, tegmentale und diencephale Bahn sind ungekreuzt.

Die Tractus cerebello-tegmentales sind stark entwickelt.

Das Velum anticum ist faserfrei.

### Syngnathiden, Hippocampiden, Macrorhamphosiden.

Bei den Meernadeln (*Syngnathus*, *Nerophis*), beim Seepferdchen (*Hippocampus*) und beim Schnepfenfisch (*Macrorhamphosus* oder *Centriscus*), lauter außerordentlich ruhig lebenden Tieren, finden wir durchgängig kleine Cerebella und als bemerkenswerteste Faserzüge in ihnen die mesencephale und die spinale Bahn.

### Scombriden.

Das Cerebellum von *Scomber scomber*, der Makrele, ist in jeder Hinsicht sehr mächtig entwickelt. Es wurde schon oben erwähnt, daß es von seiner Verbindungsstelle mit dem übrigen Gehirn aus sich T förmig sowohl nach vorn wie nach hinten entwickelt und daß die Valvula mächtige Lobi laterales bildet (Textfig. N und O).

Ein sehr starker Faserzug ist der Tr. mesencephalo-cerebellaris, der jedoch wiederum vollständig ungekreuzt bleibt oder höchstens mit den äußersten Spitzen kreuzt. Ungekreuzt ist auch der starke Tr. tegmento-cerebellaris und der bei dieser Form besonders kräftige Tr. diencephalo-cerebellaris. Sehr kräftig ist auch der Tr. vestibulo-cerebellaris und der, eine starke Commissur bildende, Tr. spino-cerebellaris.

Kräftige Tr. tegmento-cerebellares.

Mäßig große Rindenknoten.

Im Velum anticum ein paar ungekreuzte, zum Teil vielleicht auch gekreuzte Fäserchen.

*Caranx trachurus* weist ungefähr dieselben Charaktere auf.

#### Scombresociden.

Das Kleinhirn von *Exocoetus*, dem fliegenden Fisch, ist relativ groß und stimmt mit dem des Herings in einer gewissen Verschiebung des Massenverhältnisses zwischen Körnerschicht und Molekularschicht zugunsten der letzteren überein (wovon übrigens auch die Scombriden etwas zu zeigen scheinen). Stark entwickelt sind die Tr. mesencephalo- und tegmento-cerebellaris (beide auch hier ungekreuzt bleibend), Tr. vestibulo- und spino-cerebellaris. Zu dem letzteren gehören außer einer sehr starken Commissur auch viele in der Eminentia granularis aufsteigende, ungekreuzt bleibende Fasern. Die diencephalo-cerebellare Bahn ist dagegen nur sehr schwach.

Bemerkenswert ist die erhebliche Stärke des „vorderen Bindearms“, des Tr. cerebello-tegmentalis mesencephalicus, der den caudaleren Teil bei weitem übertrifft.

Das Cerebellum von *Prometheichthys solandri* scheint auf den ersten Blick eine außerordentlich starke Körnerschicht und Eminentia granularis zu haben, was nach dem bei *Clupea* und *Exocoetus* Gesagten verwundern könnte, denn wir müssen in *Prometheichthys* einen der schnellsten Schwimmer erblicken.

Nun ist aber der Körper dieses Fisches außerordentlich stark seitlich zusammengedrückt, und es ist zweifellos, daß auch das Gehirn dabei eine seitliche Kompression erhielt. Daher erscheint insbesondere die Eminentia granularis cerebelli im Frontalschnitt ganz ungewöhnlich hoch und mächtig.

#### Macruriden.

Von dieser typischen Tiefseefischfamilie liegt mir *Coryphaenoides garmani* vor, ein Fisch mit ziemlich mächtigem Kleinhirn, starken, kreuzenden Tr. mesencephalo-cerebellares, starken Rindenknoten und Übergangsganglien, aber wohl nur schwachem Tr. tegmento-cerebellares.

#### Gadiden.

Das Kleinhirn von *Gadus morrhua* ist ziemlich gleichmäßig nach den verschiedenen Richtungen hin ausgebildet, mit relativ starken Bahnen vom Mesencephalon und vom Vestibulariskern. Eine mäßig starke, in der Körnerschicht 7teilige, im Mittelteil reduzierte Commissur stellt den Tr. spino-cerebellaris dar.

Die schon erwähnte Vagusbahn Fig. 9 sei hier nochmals genannt.

Der Tr. tegmento-cerebellaris und der Tr. mesencephalo-cerebellaris kreuzen beide deutlich im Kleinhirn.

Die diencephalo-cerebellare Bahn ist durchaus ungekreuzt.

Das Velum anticum ist faserfrei.

## Pleuronectiden.

Das Cerebellum von *Pleuronectus limanda* weist außer seiner Kleinheit nicht viel Besonderes auf. Sehr schwach ist der Tr. diencephalo-cerebellaris, stärker Tr. mesencephalo- und Tr. tegmento-cerebellaris (beide ungekreuzt). Die efferenten Tr. cerebello-tegmentales sind stark und gleichmäßig ausgebildet.

## Cyclopteriden.

*Cyclopterus*, ein sehr träger Fisch mit kleinem Cerebellum, hat sehr schwache Cerebellarleisten und sekundäre Acusticusbahnen; am stärksten sind noch die mesencephalen und tegmentalen: beide ungekreuzt. Das Velum führt einige Fäserchen vom Mittelhirndach zur Valvula cerebelli (oder durch diese hindurch zum Übergangsganglion?).

Schwache Tr. cerebello-tegmentales.

## Scorpaeniden.

*Scorpaena* besitzt ein kleines Cerebellum, hauptsächlich vom Tr. mesencephalo cerebellaris innerviert.

## Agoniden.

Ebenso hat *Agonus cataphractus* ein sehr kleines Cerebellum; bei dieser Art sind die Rindenknotten stärker entwickelt als bei *Scorpaena*: wie aber bei *Amiurus*, so ist auch bei *Agonus* das Übergangsganglion und der von ihm ausgehende Tractus tegmento-cerebellaris nur unbedeutend. Er sowie der Tr. mesencephalo-cerebellaris ist ungekreuzt.

Das Velum führt Fasern vom Mittelhirndach durch die Valvula hin zum Übergangsganglion.

## Trigliden.

*Trigla limata* hat einen besonders starken „vorderen Bindearm“, Tractus cerebello-tegmentalis mesencephalicus. — Der Tr. mesencephalo-cerebellaris ist ungekreuzt, ebenso der sehr schwache Tr. diencephalo-cerebellaris. Der Tr. tegmento-cerebellaris kreuzt dagegen mit seinen cerebellaren Enden wohl zum großen Teil.

Das Velum anticum ist faserfrei.

## Blenniiden.

Das Kleinhirn von *Centronotus gunnellus* weicht in mancher Beziehung von allen übrigen mir zu Gesicht gekommenen Arten ab: so durch die sehr starke, teils ungekreuzte, teils gekreuzte Vagusbahn (Taf. 22 Fig. 12 bis 14), ferner durch ein sehr kräftiges Bündel, welches aus dem tiefen Mark des Mittelhirndaches in das Cerebellum eintritt, sich hier der Commissur der Rindenknotten anlegt, in ihr mit seinem Partner kreuzt und sich wahrscheinlich dem Rindenknotten der anderen Seite anlegt (Fig. 14).

Andere bemerkenswerte Eigentümlichkeiten des *Centronotus*-Kleinhirns sind: ein sehr starker, fast vollständig kreuzender Tractus mesencephalo-cerebellaris; ein starker, aber wohl nicht kreuzender Tr. diencephalo-cerebellares. Bis auf das Fehlen der Kreuzung erinnert der letztere an den bei *Amiurus* konstatierten, was jedoch wohl wesentlich daran liegt, daß er durch die Rindenknoten hier wie dort stark in die Mediane gedrängt wird.

Die Rindenknoten zerfallen nämlich hier, wie bei *Amiurus*, jeder in 2 Abteilungen, eine laterale und eine mediale, von denen nur jene commissuriert. Zur Stärke der Rindenknoten steht die geringe Entwicklung des Tr. tegmento-cerebellaris in keinem Verhältnis, wir müssen also annehmen, daß die Eindrücke des Facialis zum größeren Teile nicht ins Cerebellum gelangen, wie wir Gleiches schon von *Amiurus* und *Agonus*, 2 Grundfischen die, gleichwie *Centronotus*, meistens nicht schwimmen, sondern auf dem Boden ruhen, festgestellt haben. Auf die funktionelle Bedeutung dieses Verhaltens komme ich noch zu sprechen.

Das Velum anticum führt keine Fasern.

#### Lophiidae.

Das Kleinhirn von *Lophius piscatorius* scheint in seiner Ausbildung ein ziemlich deutliches Bild von der Lebensweise des Tieres zu geben. Der Trägheit des *Lophius* entspricht die geringe Größe des Cerebellums und die sehr schwache Ausbildung der afferenten Bahnen. Sehr schwach ist u. a. auch der Rindenknoten und der Tr. tegmento-cerebellaris trotz der großen Zahl der bartfadenähnlichen Kopfanhänge. Man hat demnach wohl anzunehmen, daß diese Kopfanhänge weniger wie bei anderen Fischen der Sinnesfunktion und mehr nur der Herstellung einer schützenden Ähnlichkeit mit Gewächsen des Meeresgrundes dienen. Am stärksten scheint unter den afferenten Bahnen die spino-cerebellare, was mit dem Vorhandensein der „Angeln“, der metamorphosierten Rückenflossenstacheln, zusammenhängen könnte.

Sehr stark sind die efferenten Tractus cerebello-tegmentales.

Das Velum anticum ist frei von Fasern.

#### IV. Über das Kleinhirn bei den Larvenstadien.

Wir haben schon oben einmal der Larvenstadien der Knochenfische gedacht, als wir erwähnten, daß bei ihnen das Gehirn die Schädelhöhle ganz ausfüllt — im bedeutenden Gegensatze zu erwachsenen Fischen. In den folgenden Figuren, welche larvale Gehirne darstellen, ist wohl tatsächlich eine gewisse Zusammendrängung aller Teile erkennbar, obschon die Konservierung die Gewebe schrumpfen macht und die Spalträume zwischen ihnen vergrößert. „Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn“ sowie der Hypothalamus ragen nicht so frei hervor wie bei erwachsenen Fischen.

Im Folgenden muß ich noch auf die relative Kleinheit des larvalen Cerebellums im Verhältnis zu anderen Hirn-

teilen aufmerksam machen. Die Larve hat stets ein relativ viel kleineres Kleinhirn als der Vollfisch.

Solches lehrt z. B. der Vergleich des Gehirns einer 8 mm langen Dorschlarve (Textfig. U) mit dem des erwachsenen Dorsches (Taf. 21

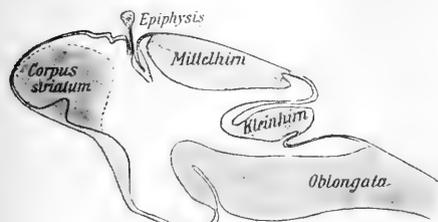


Fig. U.

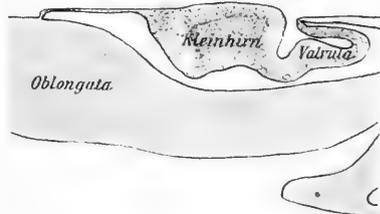


Fig. V.

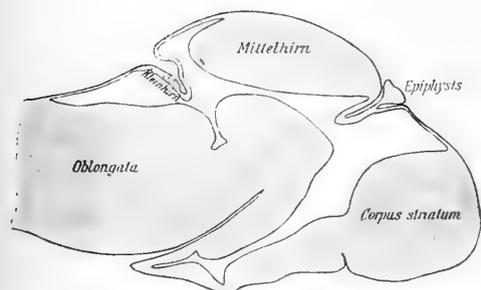


Fig. W.



Fig. X.

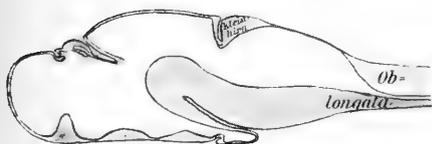


Fig. Y.



Fig. Z.

Fig. U. Paramedianschnitt vom Gehirn der 8 mm langen *Gadus morhua*-Larve.

Fig. V. Aus einem Medianschnitt durch das Gehirn der 3,5 cm langen Halblarve des Heringes (*Clupea harengus*).

Fig. W. Paramedianschnitt durch das Gehirn der *Ammodytes*-Larve von 8 mm Länge (bei resorbiertem Dottersack).

Fig. X. Paramedianschnitt durch das Gehirn der 10 cm langen *Centronotus*-Larve (bei resorbiertem Dottersack).

Fig. Y. Fast genauer Medianschnitt durch das Gehirn der 8 mm langen *Agonus*-Larve (bei resorbiertem Dottersack).

Fig. Z. Paramedianschnitt durch das Gehirn der 9 mm langen *Cottus*-Larve (Dottersack halb resorbiert).

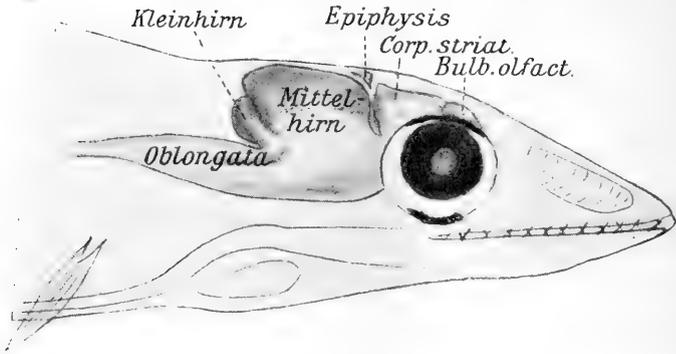


Fig. A¹.

Kopf von *Leptocephalus lacrymatus* m. mit durchscheinendem Gehirn, von der Seite.

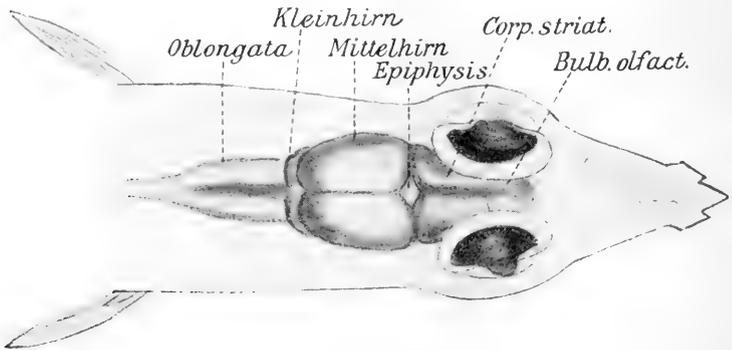


Fig. B¹.

Dasselbe von oben.

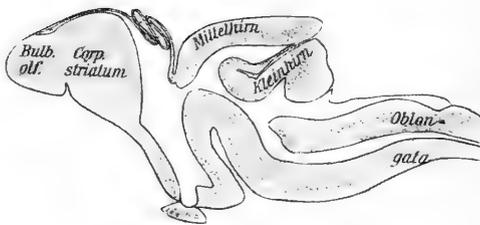


Fig. C¹.

Paramedianschnitt durch das Gehirn von *Leptocephalus lacrymatus* m.

Fig. 1); bei jener ist sofort ein ungewöhnlich kleines Cerebellum zu erkennen, während doch der Dorsch im ausgebildeten Zustande ein recht großes Cerebellum besitzt. Mindestens ebenso auffällig ist derselbe Unterschied zwischen Larve und Vollfisch beim Hering

(*Clupea harengus*). Die Larve des Herings hat bei 1 cm Länge etwa ein ebenso kleines Cerebellum wie die in Fig. D abgebildete Dorschlarve; selbst bei 3,5 cm Länge, wo ihre Form bereits hochgradig die des ausgebildeten Fisches ist, Pigmentierung und Silberglanz aber noch fehlen und das Tier noch vollkommen glasdurchsichtig ist, hat das Cerebellum etwa erst die Dimensionen der Oblongata erlangt (Textfig. V), die es beim Vollfische etwa um das Vierfache (linear gemessen) übertrifft. Geradezu winzig wird das Cerebellum bei der 8 mm langen *Ammodytes*larve gefunden, es bildet hier nur ein dünnes Epithelblättchen (Textfig. W), während es beim ausgewachsenen *Ammodytes* durchaus wohlentwickelt ist. Sehr ähnliche Beispiele liefern *Centronotus* (Textfig. X), *Agonus* (Textfig. Y) und *Cottus* (Textfig. Z). Die Aallarve *Leptocephalus* hat ein sehr kleines, unter dem Mittelhirn fast verschwindendes Cerebellum, während es sich beim erwachsenen Aal mit dem Corpus striatum sowie mit dem Mittelhirn durchaus an Größe messen kann. Allerdings stammen die Figuren, welche dies zeigen sollen, Fig. A<sup>1</sup>—C<sup>1</sup>, nicht von unserem europäischen Flußaal, sondern von einer japanischen Art, die ich Herrn Prof. DOFLEIN verdanke; doch fand ich selbst bei fertig metamorphosierten, noch glasdurchsichtigen Jungaalen, die ich Herrn Fischereidirektor LÜBBERT-Hamburg verdanke, gleichfalls noch ein sehr gering entwickeltes Kleinhirn (Fig. D<sup>1</sup>).<sup>1)</sup>

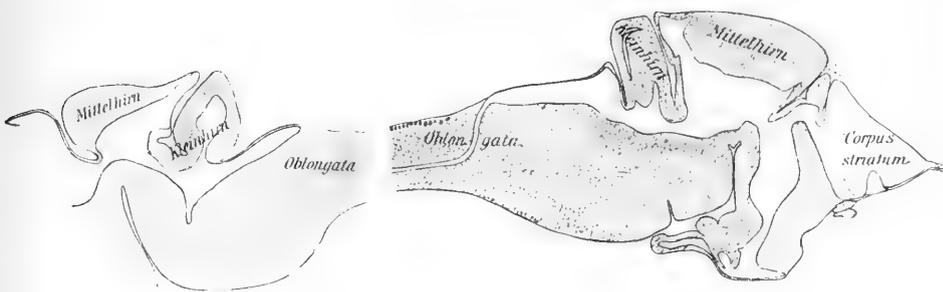
Fig. D<sup>1</sup>.Fig. E<sup>1</sup>.

Fig. D<sup>1</sup>. Aus einem ziemlich genau medianen Schnitt durch das Gehirn des jungen noch glasdurchsichtigen Aales.

Fig. E<sup>1</sup>. Paramedianschnitt durch das Gehirn der Schollenlarve, *Pleuronectes platessa* (Metamorphosestadium von ca. 12 mm Länge).

1) Wie schon oben erwähnt wurde, sind im Kleinhirn der Aallarve

Das Kleinhirn der neugeborenen, bekanntlich noch symmetrischen Scholle ist gleichfalls minimal, und selbst auf dem Stadium, wo die Metamorphose zum jungen Vollfisch schon fast vollendet ist, ist es noch viel kleiner (Fig. E<sup>1</sup>) als bei der erwachsenen Scholle, wo es, ob-



Fig. F<sup>1</sup>.

Paramedianschnitt durch das Gehirn der 14 mm langen jungen Forelle.

wohl an sich sehr klein, an Größe jedes der beiden Corpora striata bedeutend übertrifft.

Vergleichen wir endlich das Kleinhirn der 14 mm langen Forelle (Fig. F<sup>1</sup>) mit dem der erwachsenen (Fig. C), so sehen wir auch deutliche Formunterschiede, die in

den Größenunterschieden ihre Ursache haben: das Corpus cerebelli der Larve ist kürzer (weil weniger voluminös), die Valvula noch nicht so stark quergefaltet (siehe auch Fig. G<sup>1</sup>, *Trutta*).

In Textfig. G<sup>1</sup> gebe ich noch Abbildungen der Kleinhirngröße bei verschiedenen Stadien verschiedener Arten, bezogen auf eine Oblongatadicke. Die Figur ist aus einem Vortrage von mir<sup>1)</sup> entnommen. Sie zeigt die Kleinheit des larvalen Cerebellums besonders deutlich.

Die Tatsachen deuten darauf hin, daß das Kleinhirn bei der Larve weniger funktionell beansprucht wird als beim Vollfisch, und in dieser Hinsicht führte ich schon früher,<sup>1)</sup> ausgehend von dem bekannten Parallelismus zwischen Kleinhirngröße und Bewegungsfunktion, etwa folgendes aus:

1. Bei der ausgesprochen planctonischen (schwebenden) Lebensweise der meisten Fischlarven<sup>2)</sup> wäre es zwecklos, wenn die Larve im Hin und Her der Wellenbewegungen jeden kleinen Stoß,

die Körnerschichten von rechts und links noch nicht miteinander verschmolzen; daher der mit dem Ventrikel kommunizierende Hohlraum im Cerebellum wie Fig. D<sup>1</sup>.

1) In: Verh. internat. Zool.-Congr. Graz 1910 (z. Z. noch unter der Presse). Dort auch Bemerkungen über die Bogengänge und den Nucl. acustici bei den Larvenstadien!

2) Die jungen Heringe und Forellen liegen die meiste Zeit am Boden des Gewässers, so daß auch ihre Bewegungsfunktion zweifellos eine verminderte ist.

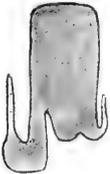
*Ammodytes*-Larve, 8 mm.



*Centronotus*-Larve, 10 mm.



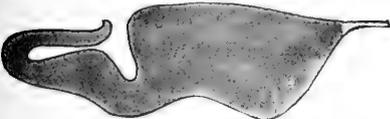
*Cottus*-Larve, 9 mm.



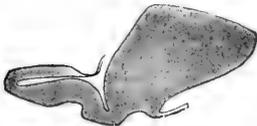
*Pleuronectes*-Larve, 1,3 cm.



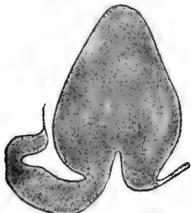
*Gadus*-Larve, 8 mm.



*Clupea*-Halblarve, 3,5 cm.



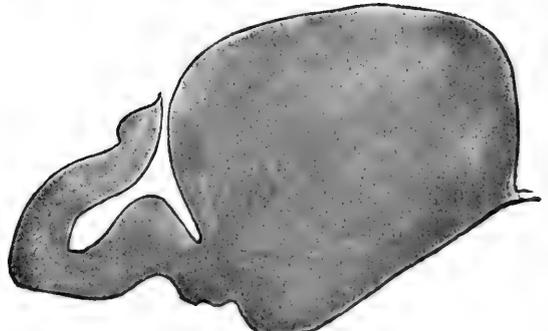
*Trutta*-Larve, 1,4 mm.



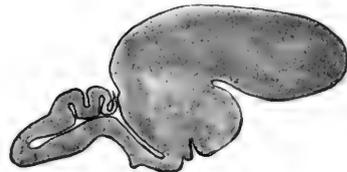
*Anguilla*-Jungfisch.



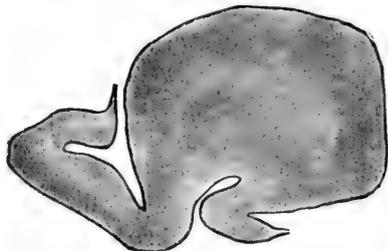
*Gadus*-Vollfisch.



*Clupea*-Vollfisch.



*Trutta*-Vollfisch.



*Anguilla*-Vollfisch.

Fig. G<sup>1</sup>. Kleinhirngröße bei Fischlarven (links) und Vollfischen (rechts); Sagittalschnitte durch die Kleinhirne, bezogen auf eine einheitliche Oblongatadicke.

der sie aus der Gleichgewichtslage zu bringen droht, sofort kompensieren wollte, und ihr schaden gewisse Schwankungen um die Körperachse weniger als dem Vollfisch, weil sie im wesentlichen glasdurchsichtig, also ziemlich unsichtbar im Wasser ist, während der Vollfisch, der ja wegen seiner Massivität kaum durchsichtig sein kann, dorsal dunkel pigmentiert und an den Seiten wie ventral wie ein Spiegel glänzend, nur in der Gleichgewichtslage diejenige Stellung hat, in welcher er seinen etwaigen Verfolgern optisch entschwindet (V. FRANZ 1907).

2. Sodann können die Fischlarven auch präziser Schwimm- und Schnappbewegungen entbehren, wenigstens auf den nicht zu späten Stadien, da sie sich keine Nahrung zu suchen brauchen, sondern sich vom Dottersack aus ernähren.

3. Der Dottersack der Fische hat nun, worauf ich durch ein Gespräch mit Prof. HESSE sowie durch eine Arbeit von BETHE aufmerksam wurde, noch weiterhin die Bedeutung, daß er, schwer nach unten herabhängend, auch das ruhende, selbst das tote Fischlein noch in der Gleichgewichtslage erhält, während der Vollfisch, wenn er tot oder betäubt ist, umkippt. Durch diese Wirkung des Dottersacks wird also das Kleinhirn seiner Aufgabe zum Teil überhoben.

Das sind wohl genügend Gründe, um uns die schwache Entwicklung des Kleinhirns der Larvenstadien verständlich zu machen.

Als Bestätigung des sub 1. Gesagten kann noch einiges angeführt werden. So finden wir, wenn einmal ein Teleosteer ausnahmsweise ein nectonisches Larvenstadium durchmacht, bei diesem auch bereits ein stärker entwickeltes Kleinhirn. Der Fall trifft für *Centronotus* zu. Dieser Fisch hat bei 1—2 cm Länge noch ganz die Form und glasige Durchsichtigkeit der Larven, dann aber wird er vorübergehend gewissermaßen zum kleinen Hering, d. h. er wird ein schneller Schwimmer mit torpedoförmigem Körper und lebhaftem Silberglanz; der erwachsene Fisch ist schließlich ein aalähnlich geformter Grundbewohner. Das nectonische Stadium hat ein viel größeres Kleinhirn als das ihm unmittelbar vorausgehende planctonische. In seiner relativen Größe kommt das Kleinhirn des nectonischen bereits dem des benthonischen, des Erwachsenen, gleich. Es ist viel massiver als das in Fig. X dargestellte und weit zurückgelegt, etwa wie bei *Gobius* in Fig. D.

Andrerseits beobachtet man, daß ein Vollfisch mit larvalem Habitus (Glasdurchsichtigkeit) und planctonischer Lebensweise auch

ein viel kleineres Kleinhirn hat als sein nächster Verwandter. In dieser Weise unterscheiden sich *Crystallogobius* und *Aphya*, zwei in der Nordsee freischwebend lebende, vollkommen durchsichtige Gobiiden, von *Gobius minutus*, einem Grundbewohner: bei jenen beiden finde ich das Corpus cerebelli nur als kleinen Höcker, die Valvula als winziges Plättchen entwickelt (Fig. E), bei diesem dagegen (Fig. D) ist das Corpus cerebelli ähnlich wie bei *Gadus* infolge seiner Größe weit zurückgelegt und die Valvula ein deutliches Säckchen. — In der japanischen Fauna gibt es einen Salmoniden von Fingerlänge, der in seiner Organisation viel Larvales an sich hat, u. a. auch vollkommene Glasdurchsichtigkeit. Dieser *Salanx ariakensis* hat wiederum nur ein verschwindend kleines Cerebellum gegenüber seinen Verwandten. Auch sei noch bemerkt, daß, während der Hering bei 3,5 cm, der Aal bei 7 cm Länge noch ein kleines Cerebellum aufweist, der junge 3 cm lange Dorsch bereits die relative Kleinhirngröße des erwachsenen Fisches zeigt. Der Hering und der Aal sind eben auf diesem Stadium noch glasdurchsichtig, der junge Dorsch aber hat bei 3 cm Länge schon ein entwickeltes Farbleid (und Silberglanz). Planctonisches Leben, Glasdurchsichtigkeit und geringe Anforderungen an Locomotion und Gleichgewichtserhaltung, demgemäß kleines Cerebellum: das sind immer zusammen-treffende Eigenschaften.

Histologisch ist das Kleinhirn der Fischlarven, ja überhaupt das ganze Gehirn derselben zweifellos noch nicht so weit entwickelt wie bei erwachsenen Fischen, die Hirnteile sind wohl noch weniger zellenreich und mehr „embryonal“, ähnlich dem Amphibiengehirn. Aber das Kleinhirn dürfte hierin nicht hinter anderen Hirnteilen zurückstehen. GOLGI-Imprägnierungen ergaben oftmals schön ausgebildete Stützzellen, einmal beim Jungaal schöne PURKINJE'sche Zellen mit beginnenden Neuriten. WEIGERT-Färbung ließ wenigstens einige Bahnen bei der *Agonus*-Larve deutlich erkennen: den Tr. spino-cerebellaris, diencephalo- und mesencephalo-cerebellaris.

## V. Zur Funktion des Kleinhirns.

Am Schlusse unserer Darstellung der tatsächlichen Befunde angelangt, dürfen wir uns die Frage nach den Leistungen des Kleinhirns stellen und sie in möglichst vollem Umfange zu beantworten versuchen.

Auf die Art und Weise wie die Assoziationen im Innern des

Kleinhirns verlaufen, will ich allerdings hier nicht mehr zurückkommen. Es sei dieserhalb auf oben Gesagtes (S. 435) verwiesen.

Jetzt soll vielmehr die Frage beantwortet werden, welche Bedeutung für den Gesamtorganismus dem Kleinhirn zukommt.

Auch hierüber ist schon im vorigen Abschnitt gesprochen worden:

Die alleraugenfälligste und gewisseste Tatsache, welche EDINGER seit vielen Jahren mit Recht betont hat, daß die Größe des Kleinhirns in direkter Beziehung zur Beweglichkeit der Tiere steht, ist uns schon vielfach aufgefallen. Als Beispiele seien genannt: das große Cerebellum der schnellen Schwimmer Makrele (*Scomber*), Thunfisch (*Thynnus*), *Pelamys sarda*, fliegender Fisch (*Exocoetus*), Hering (*Clupea harengus*), das etwa in der Mitte stehende von *Gadus* und das kleine Cerebellum der trägeren Fische wie Scholle (*Pleuronectes*), Angler (*Lophius*), der Scorpaenen, *Agonus*, Seepferdchen und Seenadel usw. Auch für den Satz EDINGER'S, daß nahe verwandte Arten bei verschiedener Lebensweise verschieden große Kleinhirne aufweisen (wie z. B. Wasser- und Landschildkröte), fanden sich neue Beweise. So unterscheidet sich *Salanx* von *Trutta*, der schwebende *Crystallogobius* von dem Bodenbewohner *Gobius*, nicht minder der überaus träge, schwerfällige *Cyclopterus* von seiner nächsten Verwandten, der beweglicheren *Liparis*, durch ein jeweils viel geringeres Cerebellum.<sup>1)</sup> Selbst in verschiedenen Entwicklungsstadien einer und derselben Species ist die relative Kleinhirngröße eine verschiedene je nach der Stärke der locomotorischen Tätigkeit. Dies fanden wir regelmäßig beim Vergleich der Vollfische mit den zugehörigen Larvenstadien, wofür die nähere Begründung im vorigen Kapitel nachzulesen wäre.

Was besagen nun diese Tatsachen für die Aufgaben, die dem Kleinhirn obliegen?

Zwei Annahmen sind möglich, und sie decken sich ungefähr mit denen, welche man auch bezüglich des Kleinhirns in der menschlichen Physiologie macht.

Entweder: das Kleinhirn dient wesentlich der Statik, der Erhaltung des Gleichgewichts, einer Funktion, die ja offen-

1) Diese Tatsachen sind um so willkommener, als sich zeigte, daß das von EDINGER angeführte Beispiel aus den Teleosteern: *Anguilla* und *Conger*, auf Irrtum beruhte. *Anguilla* hat, wie man nach den neuen Ergebnissen über die weit ausgedehnten Wanderungen des Flußaals schon annehmen konnte und sich durch Nachprüfung tatsächlich ergab, kein kleineres Cerebellum als der Meeraal *Conger*.

bar für die sich schneller bewegenden Tiere von relativ größerer Bedeutung ist und für sie eine schwierigere Aufgabe darstellt als für die langsameren; oder aber: das Kleinhirn dient der präziseren Regulierung aller — auch der nichtstatischen — motorischen Innervationen, sei es beim Schwimmen überhaupt, sei es beim Ergreifen der Nahrung oder bei sonstigen Funktionen des Tieres. Das ein derartiges Präzisionsorgan für den Organismus eines schnellen Tieres wiederum wichtiger ist als für den eines trägeren, dürfte auch einleuchten.

Wahrscheinlich sind beide Annahmen richtig, indem letztere jene umfaßt, d. h. indem die genaue Erhaltung des Gleichgewichts, wozu ja immerfort kleine, genau dosierte, motorische Impulse nötig sind, nur ein Teil der genauen Dosierung der motorischen Impulse überhaupt ist.

Daß das Cerebellum für die Statik von großer Bedeutung ist, dafür liefern namentlich die im vorigen Kapitel skizzierten Verhältnisse bei den Fischlarven wohl unumstößliche Beweise. Wir sahen, daß bei diesen Jugendstadien eine sehr entwickelte Statik nicht vonnöten und demgemäß das Kleinhirn schwach ausgebildet ist.

Aber auch der Annahme, daß das Kleinhirn der präzisen Dosierung der motorischen Innervationen überhaupt dient, werden wir uns kaum verschließen können, vielmehr will sich im Folgenden zeigen, daß das Cerebellum der Tiere wahrscheinlich eine viel umfassendere Funktion hat, als man ihm gewöhnlich zuzuschreiben geneigt ist.

Schon unter den Teleosteen gibt es eine Familie, deren sehr bedeutend entwickeltes Cerebellum zu den langsamen Bewegungen der Tiere anscheinend in keinem rechten Verhältnis steht: die Cypriniden. In noch viel höherem Grade gilt Entsprechendes, wie FRITSCH mit Recht betont hat, von den Mormyriden, jener Teleosteerfamilie, deren Behandlung erst den Gegenstand der folgenden Arbeit bilden soll. Vielleicht wären auch unter den Selachiern die trägen Rochen mit ihrem sehr großen Kleinhirn hier zu erwähnen, bei denen jedoch die Frage der Funktion des Kleinhirns noch nicht der Lösung nähergeführt ist.

Zur möglichst vollständigen Würdigung der Leistungen des Kleinhirns wird es gut sein, möglichst genau die Bedeutung der verschiedenen afferenten Faserzüge zu ermitteln zu versuchen.

Der Tractus mesencephalo-cerebellaris hat wohl die Bedeutung, optische Eindrücke dem Cerebellum zuzuführen, wie aus

seiner Herkunft aus dem Mittelhirn sowie aus der steten Proportion zwischen seiner Entwicklung und der Größe der Augen <sup>1)</sup> mit großer Gewißheit zu folgen scheint. Er ist stark bei den Gadiden, bei *Exocoetus*, *Scomber*, schwach bei Cypriniden, *Anguilla* usw.

Der Tractus vestibulo-cerebellaris dient zweifellos der Zuführung von Eindrücken aus dem Vestibulariskern, also indirekt aus dem statischen Sinnesapparat. <sup>2)</sup>

Ganz zweifellos ist, daß der Tractus laterali-cerebellaris einen Teil der Eindrücke des Sinnesapparates der Laterallinie dem Cerebellum auf direktestem Wege zuführt.

Der nur bei wenigen Arten sichergestellte Tractus vago-cerebellaris kann keine andere Funktion haben als die, dem Cerebellum Impulse vom Vagus Kern, also wohl sensible Eindrücke aus den Eingeweiden, zuzuführen.

Welche sensiblen Eindrücke der Tractus spino-cerebellaris, der besonders bei schnellen Schwimmern wie *Clupea*, *Scomber*, *Exocoetus* und kräftigen Tieren wie *Anguilla* stark entwickelt ist, bei langsameren Tieren (*Ammiurus*, *Carassius* u. a.) viel schwächer, dem Cerebellum zuführt, ist schwer zu sagen; es müssen aber sicher auf diesem Wege irgendwelche Reize, die der Rumpf und wahrscheinlich die Körperhaut des Fisches percipiert, ins Cerebellum gelangen.

Somit sehen wir Eindrücke aus sehr verschiedenen Sinnesgebieten ins Kleinhirn gelangen, weshalb es schon berechtigt erscheint, das Cerebellum als ein Universalzentrum der verschiedensten Sinnesgebiete zu betrachten.

Von hier aus sind wir aufs neue berechtigt, die noch übrigen Kleinhirnbahnen, soweit sie sicher afferent sind, mit Wahrscheinlichkeit als Bahnen aus bestimmten Sinnesgebieten zu betrachten.

Den Tractus tegmento-cerebellaris (die Bahn aus dem Übergangsganglion) werden wir daher, HERRICK folgend, als eine afferente (Vagus- und) Facialisbahn betrachten dürfen, indem wir mit HERRICK das „Übergangsganglion“, dem er entspringt, zum Teil als tertiären Facialiskern betrachten (der seinerseits vom Rindenknoten, dem sekundären Facialiskern, Reize erhält); obwohl diese Frage durch HERRICK's Arbeiten nicht völlig zweifellos gelöst sein dürfte, halte

1) Wie sich in dieser Beziehung diejenigen Tiefseefische verhalten, die mit ihren sehr großen Augen zwar viel schwaches Licht sammeln, aber wenig scharf sehen, wäre noch zu untersuchen.

2) Ob etwa Gehöreindrücke hinzukommen, wissen wir nicht. Sie können bei den Fischen wohl höchstens eine geringe Rolle spielen.

ich seine Ansicht für sehr wahrscheinlich; es sei an die besonders starke Entwicklung dieses Tractus bei den Cypriniden, also bei Fischen mit enorm hypertrophiertem Facialiskern, erinnert und auch darauf hingewiesen, daß sich diese Annahme alsbald weiter unten aufs neue erhärten wird.

Wenn wir ferner eine Bahn, die wir nur bei Cypriniden, Siluriden und den weiter unten zu behandelnden Mormyriden vorfinden, als Tractus trigemino-cerebellaris bezeichneten, freilich sehr hypothetisch, so dürfte dies deshalb auch berechtigt erscheinen, weil ja bei der soeben angedeuteten allgemeineren Funktion des Kleinhirns die Suche nach einer afferenten Trigeminiusbahn wohl begründet ist und sie bei den Tieren, welche auch ein besonders starkes Facialis-system sowie Bartfäden besitzen und nahe am Grunde leben, am ehesten Erfolg verheißen müßte. Denn der Trigeminus wie der Facialis innervieren zum Teil dasselbe Gebiet, die Kopfhaut.

Endlich möchte ich nunmehr die Hypothese wagen, daß der Tractus diencephalo-cerebellaris vielleicht eine afferente Riechbahn ist. Eine solche müssen wir ja schließlich noch postulieren, und der Hypothalamus, dem diese Bahn entspringt, erhält wohl zweifellos olfactorische Impulse via Tractus olfacto-hypothalamicus. Für diese Annahme spricht auch die starke Entwicklung des Tractus diencephalo-cerebellaris bei den Siluriden, exquisiten Bodenfischen.

Obwohl wir besonders bezüglich der Funktion des Tractus trigemino- und diencephalo-cerebellaris stark im Hypothetischen sind, dürfen wir das Cerebellum der Fische doch nach Vorstehendem als Universalzentrum verschiedenster Sinnesgebiete betrachten.

Seine Leistung dürfte demnach darin bestehen, Eindrücke aus den verschiedensten Sinnesgebieten vielfältig miteinander zu assoziieren und in Form einzelner oder koordinierter Impulse durch die efferenten Bahnen auf die motorischen Kerne des Tegmentum zu übertragen.

Hierbei sei noch mehr beiläufig erwähnt, daß anscheinend der oralere Teil des efferenten Tractus cerebello-tegmentalis-Systems besonders entwickelt ist, wenn die Brustflosse besonders stark tätig ist, so bei *Exocoetus*, dem Flieger, und bei *Trigla*, dessen Brustflosse einige fingerartig ausgebildete Strahlen aufweist. Der caudalere Teil dieses Tractus ist dagegen überwiegend bei den Siluriden, also bei Tieren, deren caudalere Körperpartie besonders stark tätig ist.

Bei dem zwar sehr trägen, aber, wenn er sich bewegt, außerordentlich kräftig arbeitenden *Lophius* — infolge seiner Massivität und Plumpheit — fanden wir sehr starke Tractus cerebello-tegmentales.

Die Art, wie das Cerebellum die motorischen Innervationen auf die Effectoren überträgt, ist offenbar eine indirekte, denn vom Cerebellum führen durchaus keine Bahnen direkt zu irgendwelchen Effectoren. Alle Effectoren (Muskeln in erster Linie, Drüsen, Pigmentzellen?, eventuell elektrische Organe) können auch ohne das Kleinhirn von den Sinnesapparaten aus in Tätigkeit versetzt werden. Aber das Kleinhirn spricht bei allen diesen Funktionen mit, seine Impulse, die ihrerseits von den Sinnesindrücken abhängen, addieren sich zu den direkteren und modifizieren (dosieren) daher in wahrscheinlich sehr feiner Weise alle die Effekte, die auch ohnedies, dann freilich nur in viel gröberer, plumperer Weise, stattfinden könnten. Es beherrscht, beaufsichtigt oder reguliert sie gewissermaßen.

Alles bisher über die Leistungen des Kleinhirns Gesagte läßt sich demnach in folgende Sätze zusammenfassen:

Das Kleinhirn reguliert effektorische Innervationen nach Maßgabe der verschiedensten Sinnesreize. Diese Tätigkeit tritt in den Vordergrund bei der Erhaltung des Gleichgewichts.

Zu der Erhaltung des Gleichgewichts können wir wohl noch etwas Spezielleres sagen. Diese Tätigkeit beruht zweifellos in erster Linie auf dem Vestibulariskern und dem Tractus vestibulo-cerebellaris, der bei Tieren wie *Exocoetus*, *Clupea*, *Scomber* besonders stark entwickelt ist. Ferner aber können wir sicher annehmen, daß auch die optischen Impulse bei der Erhaltung des Gleichgewichts mithelfen, indem mit Hilfe der Augen diejenige Lage zu den Lichtstrahlen innegehalten wird, welche durch die Vestibularisreize dem Tiere als die Gleichgewichtslage signalisiert ist.<sup>1)</sup> So dürfte der Tractus mesencephalo-cerebellaris mit dem Tr. vestibulo-cerebellaris meist zu einer Photostatik zusammenarbeiten, besonders vielleicht da, wo beide Züge stark entwickelt sind, wie z. B. bei den Salmoniden (*Trutta*).

Ferner scheint es mir durch das anatomische Tatsachenmaterial nahegelegt, bei einigen Fischen auch von einer „Chemostatik“

---

1) Auch uns schwindelt, wenn unsere Augen keinen Punkt finden, auf dem sie ruhen können.

zu sprechen, d. h. anzunehmen, daß bei Tieren, die sich viel nahe dem Grunde oder in der Nähe von Wasserpflanzen aufhalten, also in einem chemisch hinreichend differenten Milieu leben, die wahrscheinlich gustatorischen Facialis-Eindrücke zur Erhaltung der vom Vestibularisapparat als Gleichgewichtslage signalisierten Lage beihelfen, so besonders bei den Cypriniden, wegen der starken Ausbildung der sekundären Vestibularisbahn einerseits, des Rindenknotens, Übergangsganglions und Tractus tegmento-cerebellaris andererseits. Wenn irgendwo, so ist hier Grund vorhanden anzunehmen, daß dieser Tractus, dessen oralerer Teil zweifellos die bedeutende Entwicklung der Lobi laterales der Valvula ausmacht, wesentlich chemoreceptorisch und mithin wohl vom Facialis innerviert ist und im Kleinhirn seine Impulse mit den statischen kombiniert.

Ganz anderes gilt jedoch von den Siluriden. Hier finden wir (bei *Amiurus* und *Synodontis*) sehr starke Rindenknoten, was bei der außerordentlich starken Ausbildung der Bartfäden dieser Tiere sowie bei dem Vorhandensein sehr großer primärer Facialiskerne keineswegs verwundert. Um so mehr könnte verwundern, daß wir das Übergangsganglion (die Zwischenstation zwischen Rindenknoten und Cerebellum) sowie den von ihm ins Cerebellum führenden Tractus tegmento-cerebellaris nur sehr schwach entwickelt finden. Die Reize vom Facialis gehen also bei ihnen größtenteils nicht ins Kleinhirn, sondern werden der Hauptsache nach nur zum Rindenknoten, vielleicht auch in den Hypothalamus geleitet. Die soeben skizzierte Idee der Chemostatik hilft jedoch diese Tatsachen leicht verstehen. Im Gegensatz zu den Cypriniden, die stets frei im Wasser schwimmen, liegen ja die Siluriden einen großen Teil ihres Lebens am Boden, sie können also die Statik und demgemäß auch die Chemostatik in viel höherem Grade entbehren als die Cypriniden. (So finden wir ja auch bei ihnen nur viel schwächere sekundäre Vestibularisfasern als bei *Carassius*).

Derartige faseranatomische Verhältnisse kehren bei 2 von den Siluriden verwandtschaftlich weit entfernten, aber eine ähnliche Lebensweise führenden Fischen wieder: bei *Centronotus*, einem Blenniiden, bei dem sehr starke Rindenknoten schon die starke Ausbildung des Facialisystems anzeigen, und bei *Agonus* (Familie *Agonidae*), einem Tier, das sogar eine Unmenge von Bartfäden und gleichfalls starke Rindenknoten besitzt, aber gleich den Blenniiden und Siluriden ein Bodentier ist, das den größten Teil seines Lebens am Meeresgrunde ruht: bei beiden sind Übergangsganglion und Tr. teg-

mento-cerebellaris schwach entwickelt, das würde heißen, die Eindrücke des Facialis gelangen größtenteils nicht bis ins Kleinhirn.

Wir sind hier HERRICK gefolgt bezüglich der Zurechnung des Übergangsganglions und des Tr. tegmento-cerebellaris zum Facialis-system. Diese Auffassung HERRICK's ist erst jüngeren Datums (1906?) und kann noch anfechtbar erscheinen. Die Möglichkeit, auf Grund derselben speziellere Verhältnisse biologisch zu verstehen, scheint mir jedoch eine Stütze für sie zu bilden.

Ob es voll berechtigt ist, dem sensiblen Nervus facialis bei den Knochenfischen wesentlich die Geschmacksfunktion zuzuschreiben, ist allerdings nicht gewiß, aber auch für die hier behandelten Fragen nebensächlich. Ich gebrauchte den Ausdruck Chemostatik und will es unentschieden lassen, um welche Art Sinn es sich eigentlich handelt.

Schließlich noch einige allgemeinere Erwägungen bezüglich der umfassenderen Aufgabe, die wir dem Cerebellum der Knochenfische zuschreiben mußten und die wir dahin zusammenfaßten, daß das Cerebellum bei den Fischen effectorische Innervationen nach Maßgabe der verschiedensten Sinneseindrücke reguliert.

Einerseits sei darauf hingewiesen, daß, wir hiermit keinen prinzipiellen Unterschied zwischen dem Kleinhirn und anderen Hirnteilen aufstellen, sondern nur einen graduellen; denn offenbar dient jeder Hirnteil, der einem anderen übergeordnet ist, dazu, die von ihm ausgehenden Impulse zu denen der untergeordneten zu addieren. Das Kleinhirn kann also höchstens durch die Vielseitigkeit und Stärke der afferenten Verbindungen und die Zahl der assoziierenden Zellelemente eine überragende Stellung einnehmen.

(Bisher gilt meist das Mittelhirn der Fische als derjenige Apparat, der die mannigfachsten Beziehungen zu anderen Hirnteilen hat. Wohl mag es ein mächtiger und vielseitiger Assoziationsapparat sein, und bei Fischen mit kleinem Cerebellum ist es massiver als dieses. Aber aus den Darlegungen in dieser Arbeit folgt, daß es eine weniger herrschende Haltung als das Kleinhirn hat, es ist ihm ja untergeordnet, denn wir finden Faserzüge aus dem Mittelhirn zum Kleinhirn [Tractus mesencephalo-cerebellaris, Tr. tegmento-cerebellaris]).

Andererseits glaube ich diese herrschende Stellung des Cerebellums besonders betonen zu dürfen, nicht nur, weil sie erst durch

diese Arbeit in größerem Umfange nachgewiesen wird, sondern auch noch aus folgenden Erwägungen heraus:

Eine andere Funktion als diese kann man nämlich auch dem Großhirn der Säuger nicht zuschreiben, sofern man von der Lokalisation des Bewußtseins in ihm absieht und sich freimacht von der fast nur für den Menschen mit seinem enorm „hypertrophierten“ Pallium gültigen Auffassung, daß das Großhirn als Intelligenzorgan aufgefaßt und damit vom übrigen Nervensystem seiner Funktion noch abgesondert werden müsse.

Jedenfalls kann man eine andere Funktion als die besagte aus den anatomischen Fakten auch beim Großhirn nicht ablesen. Es ist ihm natürlich außer dem Assoziieren der zugeleiteten Eindrücke und dem Übertragen derselben auf motorische Zentren auch noch die Fähigkeit des Gedächtnisses oder dessen physiologisches Korrelat eigen; anatomisch aber gibt es hierfür keine Anhaltspunkte, und die Fähigkeit, Eindrücke zurückzubehalten, ist auch den Fischen eigen, und wir sind nicht berechtigt, irgendeinen Hirnteil der Fische mit Bestimmtheit als einen lediglich reflectorisch (gedächtnislos) arbeitenden Apparat zu betrachten.

Es scheint mir nun kaum zu leugnen, daß zwischen dem Cerebellum bei den Wasserwirbeltieren und dem Pallium bei den Landwirbeltieren eine weitgehende funktionelle Analogie besteht. Die Gründe hierfür liegen außer in den schon genannten Tatsachen in der Größe und dem Reichtum an Zellelementen und insbesondere auch an Assoziationszellen, wodurch das Cerebellum bei vielen Fischen einerseits, das Pallium bei vielen, aber wiederum längst nicht allen Landtieren andererseits alle übrigen Ganglien des Zentralnervensystems übertrifft; ferner ganz besonders in der Tatsache, daß das Kleinhirn sich in Anlehnung an den Nucleus acustico-lateralis entwickelt, als einem für das Wasserleben besonders wichtigen sensiblen Nerven Kern, wie das Großhirn — nach KAPPERS — in Anlehnung an das Riechzentrum, als dem für das Landleben wichtigsten Sinnesapparat.

Die Herkunft des Cerebellums vom Nucleus acustici ist schon von manchen Autoren angenommen worden und dürfte kaum mehr Zweifeln begegnen. Als besonders für diese Annahme sprechende Tatsachen seien noch erwähnt ein ontogenetisches Moment: nach SCHAPER findet sich die erste embryonale Anlage des Kleinhirns bei Fischen ganz lateral, dem Acusticuskern benachbart; und ein histologisches Moment: es liegt in der sogenannten Cerebellarleiste. Letztere können wir wohl als eine ursprünglich dem Acusticuskern angehörige Formation betrachten (die

vielleicht besonders geeignet für die Gleichgewichtserhaltende Tätigkeit ist), wie auch ähnliche, nur nicht so stark histologisch gesonderte Formationen dem Vagus- und dem Facialiskern eigen sind (B. HALLER), und wir müssen annehmen, daß mit immer weitergehender Ausbildung des Kleinhirns auch die Cerebellarleiste sich immer weiter über letzteres erstreckte, die nunmehr so genannte Molekularschicht des Kleinhirns bildend. Diese Auffassung ist zwar genau entgegengesetzt der üblichen, wonach die Cerebellarleiste des Acusticus-kerns eine „Kleinhirnformation“ darstelle und der Acusticus-kern unter sie hinuntergerückt sei. Aber nur die hier dargelegte Auffassung führt das Speziellere auf das Allgemeinere zurück und verdient daher entschieden den Vorzug. Allerdings gibt es Tiere, bei welchen diese Formation nur dem Cerebellum eigen ist, nicht aber dem Acusticuskerne: die Amphibien und Reptilien. Bei ihnen aber haben wir es wahrscheinlich mit hochgradig sekundär reduzierten Verhältnissen zu tun, hier ist eben die Molekularschicht (und mit ihr vielleicht die Funktion der Gleichgewichtserhaltung?) dem Cerebellum geblieben, dem Acusticus-kern aber sekundär wieder verloren gegangen.

Ich meine also, das Kleinhirn hat sich bei den Fischen über dem Acusticus-kern, einem besonders wichtigen Sinnesapparat für das Wasserleben, zu einem hochgradig universellen herrschenden Zentralorgan entwickelt, in ähnlicher Weise, wie beim Übergange zum Landleben die Entwicklung eines neuen derartigen Zentralorgans, des Palliums, über dem Riechzentrum erforderlich wurde.<sup>1)</sup>

Hieraus würden sich folgende phylogenetische Erwägungen ergeben.

Das Kleinhirn ging nach dem Übergang der ersten Wirbeltiere<sup>2)</sup> zum Landleben zwar keineswegs verloren, sondern wurde beibehalten und gewann sogar bei den Vögeln an Zellen- und Fasernzahl gegenüber den Fischen, bei den Säugern dazu noch an morphologischer Differenzierung. Bei den Säugern aber verlor es wahrscheinlich an der Universalität seiner Leistungen, sicher jedoch an Selbständigkeit, an seiner herrschenden Stellung im Nervensystem, indem es

---

1) Die geringen Spuren eines Palliums bei Selachiern und das Vorhandensein von Vorstufen dazu bei Teleosteen (STUDNIČKA, KAPPERS, Festschrift für L. EDINGER 1907) sind zu geringfügig, um als Einwände gegen die hier dargelegten Anschauungen genannt werden zu können.

2) Ich meine: der gemeinsamen Vorfahren von Fischen und Säugern; denn eine direkte Abstammung der Säuger von dem, was wir heute Fische nennen, kann weder als bewiesen gelten, noch ist sie mir wahrscheinlich.

nur bei ihnen (EDINGER und COMOLLI) in Abhängigkeit von dem „Neuhirn“, dem neuerworbenen Pallium, geriet.

Nach dieser Auffassung käme dem Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie (eventuell auch in der vergleichenden Psychologie) eine sehr viel höhere Bedeutung zu, als ihm bisher zuerkannt wird. Sie erklärt ferner manches, was bisher ohne Erklärung hingenommen werden mußte, wie es ist, so vor allem die bisher doch recht merkwürdige Tatsache, daß die Teleostee und Ganoiden einen so wichtigen Hirnteil, wie ihn die Großhirnrinde darstellt, bis auf verschwindende Spuren gänzlich entbehren können.

Auf psychologische Fragen näher einzugehen, scheint hier nicht der geeignete Ort. Ich verweise hierfür auf den Schluß meiner Mitteilung im Biol. Centralbl. 1911. Nur das sei kurz hervorgehoben, daß die Annahme einer gewissen funktionellen Analogie zwischen dem Cerebellum bei den Fischen und dem Pallium bei den Säugern nicht wegen der Lokalisation des Bewußtseins in letzterem abgelehnt werden kann. Es scheint mir wenig begründet, anzunehmen, daß das Bewußtsein bei allen Wirbeltieren nur in dem morphologischen Korrelat des Großhirns lokalisiert sein könne, eher dürfte das Bewußtsein bei den Säugern eben deshalb allein im Großhirn lokalisiert sein, weil dieser Hirnteil hier die herrschende Stellung inne hat. Wir dürfen daher durchaus damit rechnen, daß bei anderen Wirbeltieren auch in anderen Hirnteilen bewußte Vorgänge lokalisiert sind.

Ich betone, daß die Bewußtseinsfrage bei Tieren als solche hier gar nicht weiter interessiert; sie steht hier nicht zur Entscheidung. Sie mußte nur kurz gestreift werden, um einem sonst naheliegenden Einwände zu begegnen.

Es sind damit noch nicht alle möglichen Einwände erledigt, vielmehr enthalten die hier dargelegten Anschauungen über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie noch manches hypothetische Moment. Mindestens aber dürften sie sich als „Rastvorstellungen“ empfehlen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BANCHI, A., *Sulle vie di connessione del cervelletto*, Firenze 1903.
- BETHE, ALBR., *Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere*, in: *Festschr. R. HERTWIG*, Vol. 3, Jena 1910.
- BIELSCHOWSKY, M. und M. WOLFF, *Zur Histologie der Kleinhirnrinde*, in: *Journ. Psychol. Neurol.*, Vol. 4, 1904.
- BURCKHARDT, R., *Beitrag zur Morphologie des Kleinhirns der Fische*, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Anat. Abt., Supplement, 1897.
- Y CAJAL, S. RAMÓN, *Textura del sistema nervoso del hombre y de los vertebrados*, Vol. 2, Madrid 1904.
- CATOIS, *Recherches histologiques sur les voies olfactives et sur les voies cérébelleuses chez les Téléostéens et les Sélaciens*, in: *CR. Assoc. franç. Avancem. Sc. (Boulogne s. m.)*, 1899.
- COMOLLI, A., *Il cervelletto e la sua divisione*, in: *Riv. mens. Sc. nat. „Natura“*, Vol. 1, 1910, Pavia.
- EDINGER, L., *Das Cerebellum von Scyllium canicula*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 58, 1901.
- , *Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere*. 7. Aufl., Vol. 1 (Mensch und Säugetiere), 1904, Vol. 2 (Vergleichende Anatomie), 1908.
- EDINGER, L. (und COMOLLI), *Über die Einteilung des Cerebellums*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 35, 1909.
- FRANZ, V., *Die biologische Bedeutung des Silberglanzes in der Fischhaut*, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 27, 1907.
- , *Kleinhirn und statische Funktion bei den planktonischen Fischlarven*, in: *Verh. internat. Zool.-Congr.*, Graz 1910, Jena 1911.

- FRANZ, V., Das intracraniale und intracerebrale Verhalten des Nervus trochlearis bei den Knochenfischen, in: *Anat. Anz.*, Vol. 38, 1911.
- , Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie. *Biol. Ctrbl.*, Vol. 31, 1911.
- FRITSCH, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns mit besonderer Berücksichtigung der Homologien bei anderen Wirbeltierklassen, Berlin 1878.
- FUSARI, R., Untersuchungen über die feinere Anatomie des Gehirnes der Teleostier, in: *Internat. Monatsschr. Anat. Physiol.*, 1887, Vol. 4.
- GOLDSTEIN, R., Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische (nebst einigen Beiträgen über Mittelhirn und Kleinhirn derselben), in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 66, 1905.
- HERRICK, C. J., The central gustatory paths in the brains of bony fishes, in: *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 11, 1905.
- HALLER, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirns. I. Teil. *Salmo* und *Scyllium*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 26, 1898.
- KAPPERS, C. U. A., The structure of the teleostean and selachian brain, *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 16, 1906.
- , Untersuchungen über das Gehirn der Ganoiden *Amia calva* und *Lepidosteus osseus*, in: *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M.*, Vol. 30, 1907.
- , Die Phylogenese des Rhinencephalons des *Corpus striatum* und der Vorderhirnkommissuren, Festgabe für L. EDINGER in: *Folia neurobiologica*, Vol. 1, 1907—1908.
- MALME, A. N., Studien über das Gehirn der Knochenfische, Stockholm 1892.
- MAYSER, P., Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 36.
- SANDERS, A., Contributions to the anatomy of the central nervous system in Vertebrate animals. I. Ichthyopsida. Teleostei, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Part 2, 1879.
- SCHAPER, A., Zur feineren Anatomie des Kleinhirns der Teleostier, in: *Anat. Anz.*, Vol. 8, 1893.
- , Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 21, 1894.
- SCHULZE, F. E., Ueber den feineren Bau der Rinde des kleinen Gehirns, Rostock 1863.
- STIEDA, L., Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 18, 1868.

- STUDNIČKA, F. K., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten. II. Abteilung, in: SB. böhm. Gesellsch. Wiss., math.-naturw. Cl., Prag 1896.
- TELLO, L., Contribución al conocimiento del encéfalo de los Teleósteos. Los núcleos bulbares, in: Trabajos dal laboratorio de investigaciones biológicas de la Universidad de Madrid, publ. par S. RAMÓN Y CAJAL, Vol. 7, 1909.
- WALLENBERG, A., Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier, in: Anat. Anz., Vol. 31, 1907.
- , Neue Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Zentral-Nervensystems, in: Verh. ärztl. Ver. Danzig, Jg. 1909, Danzig 1910.
-

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 21.

Fig. 1. *Gadus morrhua*, Gehirn.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch die Valvula cerebelli von *Gadus morrhua*. Zeigt die superfizielle Körnerschicht.

Fig. 3. Endigung des Tr. tegmento-cerebellaris, PURKINJE-Zellendendriten umspinnend.

Fig. 4. Endigung des Tr. diencephalo-cerebellaris in der Molekularschicht.

Fig. 5. Endigung des Tr. vestibulo-cerebellaris.

Fig. 6. Endigung des Tr. laterali-cerebellaris.

Fig. 7. Ursprung des Tr. cerebello-tegmentalis. Ursprungszellen und PURKINJE'sche Zellen.

Fig. 3—7 CAJAL- und BIELSCHOWSKY-Färbungen von Cyprinodontiden und Goldfischen.

## Tafel 22.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch Kleinhirn und Oblongata von *Gadus morrhua*, fast median. Bei \* die Medianebene schneidend, daher hier die Körnerschicht der Valvula cerebelli verschwindend. WEIGERT-Färbung.

Fig. 9. Frontalschnitt durch Kleinhirn, Oblongata und Mittelhirndach von *Gadus morrhua*. WEIGERT-Färbung.

Fig. 10. *Barbus fluviatilis*, frontal. Zellfärbung.

Fig. 11. *Trutta fario*, Forelle, horizontal.

Fig. 12—14. *Centronotus gunellus*, Frontalschnitte von caudal nach oral.

Fig. 15. *Synodontis*, Oblongata, frontal.

Fig. 16. *Cyclopterus lumpus*, sagittal.

Fig. 17. *Lophius piscatorius*, frontal. Von Faserzügen ist nur der Tr. cerebello-tegmentalis eingezeichnet.

Fig. 18. *Exocoetus volitans*, Oblongata mit Facialis- und Acusticus-kern, frontal.

Fig. 19. Dsgl., Cerebellum.

Fig. 8—9 u. 11—19 WEIGERT-Färbung.

#### Tafel 23.

Fig. 20 u. 21. *Amiurus nebulosus*, sagittal.

Fig. 22—25. Dsgl., frontal. WEIGERT-Färbungen.

Fig. 26. Schema der Kleinhirnverbindungen bei Knochenfischen.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Das Mormyridenhirn.

Von

**Dr. Victor Franz,**  
Abteilungsvorsteher.

(Aus dem Neurologischen Institut zu Frankfurt a. M.)

Mit Tafel 24–26 und 9 Abbildungen im Text.

## Inhalt.

	Seite
Vorwort . . . . .	465
Morphologie. Epithelmembranen . . . . .	469
Histologie. Fasern, Kerne usw. . . . .	478
Zur Frage nach der Funktion des Mormyridenhirns . . . . .	487

## Vorwort.

Um eine ungefähre Vorstellung von der eigenartigen Sonderstellung zu geben, die das Mormyridenhirn unter den Knochenfischgehirnen infolge der ganz riesigen Entwicklung des Kleinhirns einnimmt, sei es gestattet, zunächst einmal an die Sonderstellung des menschlichen Großhirns unter den Säugergroßhirnen zu erinnern.

In gleichem Maße etwa, wie das Großhirn des Menschen sich gegenüber dem Großhirn der übrigen Säuger als „hypertrophiert“ erweist, ist auch das Kleinhirn bei den Mormyriden „hypertrophisch“ bis zu einer durchaus einzig dastehenden Größe entwickelt. Die Mormyridengehirne übertreffen infolge dieser Kleinhirnhypertrophie an

relativer Größe nicht nur alle anderen Knochenfischgehirne, sondern alle Wirbeltiergehirne überhaupt; nur beim Menschen mit seinem gewaltigen Großhirn und bei einigen außerordentlich leicht gebauten Tieren, wie Vögeln und kleinen Affen, kehren ähnliche Proportionen zwischen Hirn- und Körpergröße wieder. Ja es scheint sogar zwischen *Mormyrus* und den übrigen Teleosteern in der Größe des Kleinhirns ein noch größerer Abstand zu sein als zwischen Mensch und Säuger in der Größe des Großhirns. Einwandfreie genaue Maße der relativen Größe des Hirns oder der Hirnteile zu geben, ist zwar unmöglich, weil uns sowohl für die Größe des Körpers als auch für sein Gewicht ein bei allen Tieren genau gleichbedeutendes Maß fehlt.<sup>1)</sup> Aber der unmittelbare Eindruck kann nicht täuschen, und er wird noch verstärkt, wenn man sieht, daß das Mormyridenkleinhirn außer in seiner Größe auch in seinem gröberen und feineren Baue sehr erhebliche, bei anderen Arten nicht wiederkehrende Besonderheiten aufweist, die den früheren Untersuchern das schwerste Kopfzerbrechen bereitet haben.

Die auffällige Dreiteilung, welche das Fischgehirn in den meisten Fällen durch ungefähr gleichstarke Ausbildung der hinter-einanderliegenden Bestandteile: Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn, gewinnt, ist dem Mormyridenhirn für den ersten Anblick nicht eigen. Der Hauptsache nach zeigt sich das Gehirn von einem „eigentümlichen Organ“ bedeckt (Taf. 24, Fig. 1 u. 3 „Kleinhirn“), welches ERDL, der erste Untersucher des Mormyridenhirns, als Großhirn auffaßte, so daß er an ihm Hemisphären, Lappen, Windungen, den Balken usw. unterscheiden wollte. ECKER wollte in diesem Bestandteile eine enorm entwickelte Vierhügelmasse erblicken. MARCUSEN kam der Wahrheit schon näher: er möchte in dem eigentlichen Organ entweder „keinen gewöhnlichen“ — das würde heißen, keinen homologisierbaren — Gehirnteil erblicken, oder aber einen Teil des Kleinhirns, da es mit diesem verwachsen sei und auch im Schichtenbau Anklänge an das Cerebellum zeige.<sup>2)</sup>

1) Die Größe (Länge) des Gehirns beträgt bei verschiedenen Mormyridenarten nach MARCUSEN'S genauen Messungen  $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{10}$  der Gesamtlänge des Fisches. Die Länge des Gehirns wird dabei wesentlich durch die erhebliche Kleinhirnentwicklung ausgemacht (siehe Taf. 24 Fig. 1—4).

2) BURCKHARDT, dem übrigens, wie ich erfahre, mehrere Mormyridengehirne aus dem Besitze BOULENGER'S vorlagen, schließt sich sowohl in seinem „Beitrag zur Morphologie des Kleinhirns der Fische“

Aber als ursprünglichster und Hauptteil des Cerebellums der Mormyriden wurde von diesen Autoren irrigerweise der stark hypertrophierte Facialiskern dieser Fische angesehen. Erst SANDERS erkannte diesen besser; außerdem tat er hinsichtlich des Kleinhirns einen guten Schritt vorwärts: an dem von MARCUSEN so genannten „eigentümlichen Organ“ erkannte er richtig die innen liegenden Teile als ein ziemlich normales Corpus cerebelli, die darüberliegende Platte, welche von außen allein zu sehen ist, bezeichnete er als die Valvula cerebelli.

Wir werden im folgenden sehen, daß es sich hierbei nur um einen Teil der Valvula handelt. Über einige, freilich untergeordnete Punkte werden wir uns also mit SANDERS noch auseinandersetzen müssen. Doch haben wir auch noch wesentliche Aufgaben zu lösen, und diese Arbeit soll einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den früheren bedeuten. Mehr oder weniger war nämlich die Ansicht, daß die hypertrophierten Teile dem Kleinhirn angehören, bisher durch Raten gewonnen; es fehlt noch an dem genauen Nachweis, daß dieser Hirnteil zu den benachbarten, wenn auch noch so verlagerten, die prinzipiellen Lagebeziehungen aufweist wie sein Korrelat bei allen Fischen. Es fehlt also noch an der Zurückführung der Eigentümlichkeiten des Mormyridengehirns auf normale Verhältnisse. Wenn wir tatsächlich in diesem „hypertrophierten“ Gebilde die Valvula cerebelli vor uns haben, wo ist dann das membranöse, den Ventrikel überdeckende Velum anticum, die ständige Verbindung zwischen Kleinhirn und Mittelhirn? Die möglichst genaue Deutung der hypertrophierten und der ihnen benachbarten Teile wird also das morphologische Problem sein, welches wir im folgenden zu lösen haben.

Gehen wir ins Gebiet des Mikropischen, so stoßen wir auch hier auf Besonderheiten, die anderen Fischen fehlen und vom normalen Verhalten der Teleosteeer abgeleitet werden müssen. Neben solchen, gleichfalls noch morphologischen oder doch histologischen Fragestellungen drängt sich aber ein neues Problem in den Vorder-

wie auch in einem Briefe, den er an BOULENGER schrieb, der MARCUSEN'schen Auffassung an. In dem Katalog der HUNTER'schen Sammlung, den ELLIOT SMITH angefertigt hat, findet man eine Abbildung, an der der betreffende Teil des Kleinhirns ebenfalls als Valvula cerebelli bezeichnet ist.

grund, das funktionelle: welchen Funktionen dienen die Bestandteile, die „hypertrophiert“ sind, oder welche Funktionen sind bei den Mormyriden besonders stark ausgebildet? Zu dieser Frage äußert sich kurz HERRICK (1905, S. 452), der, auf SANDERS fußend, die Hypertrophie der Facialiskerns und der Valvula hervorhebt, unter Hinweis darauf, daß auch bei anderen Fischen indirekte Facialisbahnen zur Valvula ziehen, so daß also anzunehmen ist, die Hypertrophien bei den Mormyriden hängen der Hauptsache nach vom Nervus facialis ab. Hiermit hat HERRICK schon etwas sehr wichtiges über die Funktion des Mormyridencerebellums geahnt.

Das mir vorliegende Material bestand aus 2 Exemplaren von *Mormyrus kanume*, 2 *Gnathonemus cyprinoides* und 2 *Petrocephalus* sp. Diese in Alkohol konservierten, einen hohen Wert repräsentierenden Objekte verdankt unser Institut Herrn BOULENGER in London. Vergebliche Briefe sind an die verschiedensten Stellen geschrieben worden, um lebendes oder doch frischgefangenes und den Wünschen des Neurologen gemäß konserviertes Material zu erlangen. Das Museumsmaterial eignete sich nicht für die WEIGER'sche Markscheidenfärbung (wie ein Versuch lehrte) und war am besten für Hämatoxylin-Eosinfärbungen zu gebrauchen.

Hinsichtlich ihrer Lebensweise sind nach SCHLESINGER die Mormyriden meist Schlammwasserbewohner; *Petrocephalus* soll insbesondere ähnlich unseren Karauschen das Ufergras bewohnen. Ihre Bewegungen scheinen sehr geschickt und lebhaft, doch wohl niemals schnellschwimmend zu sein. Sie schweben vorzugsweise, doch unter ständiger unruhiger Bewegung der Flossen und eleganten Windungen im Dickicht der Wasserpflanzen. Wahrscheinlich sind die meisten Mormyriden Nachttiere. Die Nahrung besteht bei *Gnathonemus* und *Petrocephalus* aus Pflanzen und kleinen Gliedertieren, Würmern.

Fossil sind die Mormyriden unbekannt, sie bilden also eine noch außerordentlich junge Tiergruppe.

P. ARNOLD, der eine Art (*Marcusenius longianalis*) im Aquarium beobachtet hat, berichtet u. a. folgendes: „Um die übrigen Fische im Aquarium kümmerte er sich nicht, es fiel mir aber auf, daß diese nicht nur jede Berührung mit ihm mieden, sondern ihm überall, wo sie ihm auf seinen abendlichen und nächtlichen Wanderungen begegneten, ängstlich auswichen, obgleich er ihnen in keiner Weise etwas zu leide tat. Meine fortgesetzten Beobachtungen führten mich zu dem Schlusse, daß *Marcusenius* ein Etwas eigen sein müsse, welches andere Fische von ihm fernhalte; vielleicht besitzt er ein elektrisches Organ, welches bei der Berührung durch Fische oder andere Wassertiere bei diesen bestimmte Reize auslöst.“

Diese Beobachtungen sind zweifellos sehr beachtenswert, denn wir wissen, daß die Mormyriden beiderseits am Schwanz schwache elektrische Organe haben, die schon RÜPPELL entdeckt und neuerdings SCHLICHTER genau beschrieben hat. Arbeiten von BABUCHIN und FRITSCH an verschiedenen Mormyriden des Nils zeigen, daß sie nur ganz schwach elektrisch sind (Literatur bei SCHLICHTER).

Von sonstigen Eigentümlichkeiten der Mormyriden erwähnen wir hier nur noch zwei: das Gehörorgan ist sehr eigentümlich ausgebildet,

worüber das Nähere in der Monographie MARCUSEN'S nachgelesen werden kann. Besonders wichtig wird für uns die erhebliche Größe des Gehörorgans und die Dicke des Nervus acusticus sein. Natürlich werden wir in dem Organ nicht in erster Linie einen

Schallschwingungen-perceptor, sondern wahrscheinlich das statische Sinnesorgan zu erblicken haben.

Besonders eigentümlich ist ferner die Haut in der Umgebung des Maules ausgebildet. Nicht nur bei den Arten,

deren Kiefer zu einer herabgebogenen, langen Röhre umgestaltet sind, sondern auch bei den Arten mit mehr gewöhnlicher Maulbildung zeigt die Haut in der Nähe des Maules schon bei makroskopischer Betrachtung, wenn man genau zusieht, ein sammtähnliches Aussehen, und im mikroskopischen Präparat sieht man, daß dies von vielen ihr aufsitzenden kleinen Papillen herrührt. In dieselben treten zweifellos Nerven ein, wahrscheinlich Facialisäste. Soviel meine mikroskopischen Präparate von der Histologie der Schnauzenhaut erkennen ließen, stellt Textfig. A dar.

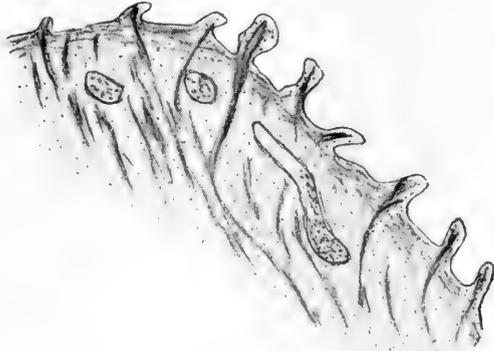


Fig. A.

Schnitt durch die Schnauzenhaut von *Mormyrus*. Papillen mit eintretenden Nervenästen. Alkohol-Konservierung. Hämatoxylin-Eosin.

## I. Morphologie. Epithelmembranen.

Die äußeren Formen der Gehirne der verschiedenen Mormyridenarten sind von ECKER, MARCUSEN und OEFFINGER vortrefflich beschrieben worden. Bei Betrachtung des unverletzten Gehirns (Taf. 24 Fig. 1—4) sieht man in erster Linie das stark hypertrophierte Kleinhirn, welches ERDL für das Großhirn hielt. Oblongata, Hypothalamus und Vorderhirn sind in ziemlich normaler Lage

erkennbar, das kleine Mittelhirndach aber erscheint seitwärts abgeklappt, d. h. vom Cerebellum seitwärts-abwärts gedrängt, wie in schwächerem Maße bei den Cypriniden und Siluriden. Von dorsal her sieht man bei *Mormyrus* überhaupt nur das Cerebellum.

Das Kleinhirn hat in seinen oralen Teilen (Fig. 1 u. 3) glatte Oberfläche, in den kaudaleren eine fein gefurchte. Wir wissen jedoch schon durch die früheren Untersucher, daß alles, was wir hier vom Kleinhirn sehen, nur eine gebogene Platte ist, welche auf der einen Seite glatt, auf der anderen gewellt ist und uns teils jene, teils diese zukehrt. Von der Platte zugedeckt liegen normaler ausgebildete Kleinhirnteile. Taf. 25 Fig. 5, ein Längsschnitt, mag dies zeigen. Man sieht, als „Ichthyocerebellum“ bezeichnet, mehrere Teile von normaler Kleinhirnstruktur, d. h. mit Körnerschicht (rot) und Molekularschicht (gelb), nur ist etwas mehr davon vorhanden als bei sonstigen Fischen, wo wir nur 2 Teile, Corpus und Valvula, zu unterscheiden pflegen. — Auch sei hier noch auf einen Frontalschnitt, Taf. 26 Fig. 10, hingewiesen. Wir sehen in dieser Figur, die nur die linke Hälfte des Gehirns darstellt, 2 normale Cerebellumteile („Cerebellum“), links davon das plattenförmige Organ („Mormyrocerebellum“), welches hier breit mit dem übrigen Gehirn verwachsen ist und teils seine gefurchte Seite (oben), teils seine glatte (seitlich) nach außen kehrt. An der glatten Seite ist immer die Formation der Körnerschicht zu finden, an der gewellten Molekularschicht; erstere stets rötlich in den Tafelfiguren, dunkelgrau in den Textfiguren, letztere gelblich bzw. hellgrau.

Das eigentümliche plattenförmige Organ wollen wir im folgenden der Kürze halber das „Mormyrocerebellum“ nennen, zum Unterschiede von den normaleren, in ähnlicher Weise bei allen Fischen, wie auch bei den Mormyriden vorkommenden Kleinhirnteilen welche hier die „normalen Kleinhirnteile“ oder kurz das „Ichthyocerebellum“ heißen mögen.

Die absolut zwingenden Gründe dafür, das „Mormyrocerebellum“ als einen Teil des Cerebellums zu betrachten, werden sich bei der Darstellung der morphologischen und histologischen Verhältnisse ergeben.

Das Mormyrocerebellum ist paarig, man kann es auch bezeichnen als einen paarigen seitlichen Auswuchs des Gehirns. In einem genauen Medianschnitt ist daher das Mormyrocerebellum nicht enthalten. In Taf. 25 Fig. 5 ist der Medianschnitt<sup>1)</sup> durch

1) Einen absolut genauen oder idealen Medianschnitt stellt übrigens

das *Petrocephalus*-Gehirn in farbiger Tönung dargestellt. Die Figur stellt aber nicht nur den Medianschnitt dar, sondern ein in der Medianen halbiertes Gehirn (Blick auf die Schnittfläche), und zwar sind alle die Teile, welche aus der Schnittebene herausfallen, in grauer Tönung angelegt. Unter ihnen fällt insbesondere das Mormyrocerebellum auf. Nur kleine Partien von ihm mußte ich rot anlegen: diejenigen, welche in der Figur die Buchstaben C. . und . . cerebellum tragen. Hier sind nämlich die beiden Partner in der Medianen zusammengeschweißt.

Bei *Petrocephalus*, dessen Gehirn diese Figur darstellt, ist das Mormyrocerebellum übrigens am kleinsten unter den mir zur Verfügung stehenden Arten. Mehr Entwicklung zeigt es bei *Gnathonemus*, von welchem Textfig. B einen nicht medianen Sagittalschnitt darstellt. Noch größer ist es bei *Mormyrus*, wo namentlich ziemlich weit lateral geführte Sagittalschnitte (Textfig. C) seine Erstreckung orad bis über das Corpus striatum hinaus und caudad bis unter den mächtig entwickelten Facialisknoten zeigen. Vergleichen wir Frontalschnitte, so zeigen solche von *Petrocephalus* (Taf. 26 Fig. 8—10) gleichfalls eine viel schwächere Entwicklung als von *Mormyrus* (Textfig. D). *Gnathonemus* ähnelt hierin *Petrocephalus*.

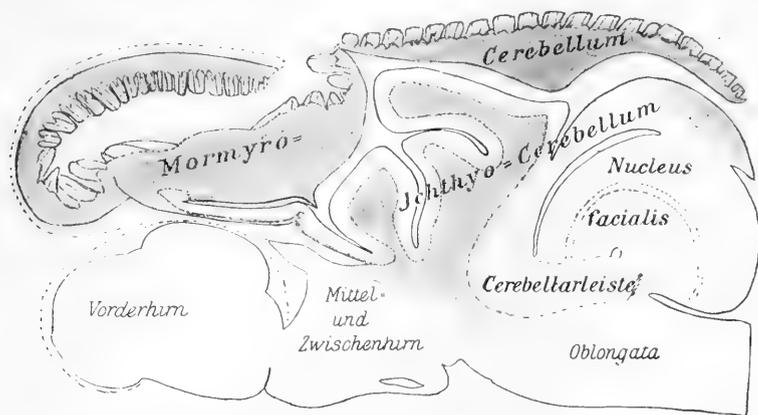


Fig. B. Paramedianschnitt durch das Gehirn von *Gnathonemus*. Körnerschicht des Kleinhirns dunkelgrau.

diese Figur nicht dar; ein solcher dürfte ja von der Molekularschicht des Kleinhirns nur die von SCHAPER und BURCKHARDT aufgewiesene mediane Epithelzone zeigen, was das Verständnis der Figur sehr erschweren würde. Sie ist bei erwachsenen Teleostern verschwindend schmal, und praktisch gibt die Figur den Medianschnitt wieder.

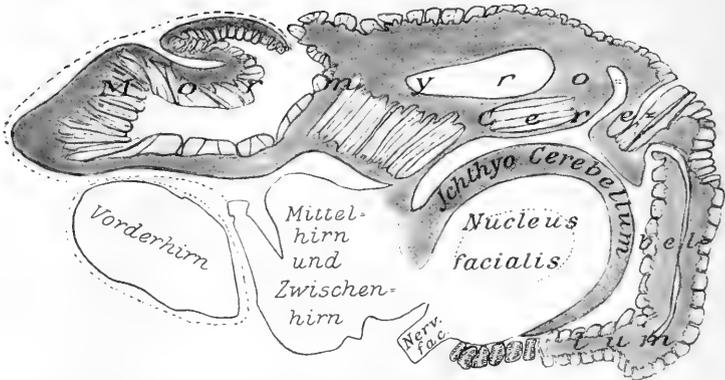


Fig. C. Paramediansehnitt durch das Gehirn von *Mormyrus*. Körnerschicht des Kleinhirns dunkelgrau.

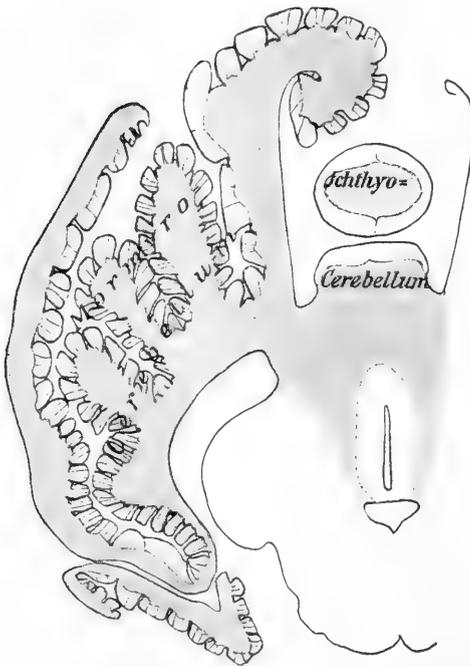


Fig. D. Frontalschnitt durch das Gehirn von *Mormyrus*. Körnerschicht des Kleinhirns dunkelgrau.

Beim Versuche, die aberrant ausgebildeten Teile des Mormyridenhirns auf normalere zurückzuführen, ergibt sich, wie wir alsbald sehen werden, folgendes. Das „Mormyrocerebellum“ stellt eine enorme Wucherung des Lobus lateralis valvulae cerebelli eines Cypriniden dar. Infolge ihrer Größe fanden diese Valvulateile nicht mehr unter dem massiven Mittelhirndache Platz, drängten letzteres vielmehr zur Seite, wobei die epitheliale Medianzone des Mittelhirndaches und das Velum medullare anticum sowie auch der von diesen

Telae (Epithelien) abgeschlossene Hirnventrikel eine gewaltige Ausziehung erfahren mußten.

Diese Telae sind allerdings in dem mir vorliegenden Material nur sehr unvollständig erhalten. Unter großer Mühe gelang es jedoch, sie soweit zu sehen oder, wo nötig, zu rekonstruieren, daß ich glaube, von ihnen ein der Hauptsache nach richtiges und in allen prinzipiellen Punkten unanfechtbares Bild entwerfen zu können. Wir können nunmehr zur Betrachtung einzelner Schnittbilder übergehen, woraus sich das gesagte Stück für Stück ergeben wird.

In bestimmten Schnitten (s. Taf. 26 Fig. 10) sehen wir ventral von den 2 normal ausgebildeten Corpus cerebelli-Stücken noch einen Gehirnteil (*Valvula cerebelli*), mit Körnerschicht (rot) und Molekularschicht (gelb). Ihn müssen wir schon der *Valvula cerebelli* zurechnen, weil er ja ein ziemlich ventral gerücktes und mit dem Diencephalon zusammenhängendes Stück Kleinhirn ist.

Nicht ganz unähnliche Verhältnisse zeigt noch Taf. 26 Fig. 11, ein etwas weiter oral geführter Frontalschnitt, nur daß hier die *Valvula* nicht mehr mit dem Zwischenhirn zusammenhängt, sondern frei im Ventrikel liegt, was keineswegs verwundert.

In diesen beiden Figuren sehen wir nun ferner, daß das Mittelhirndach lateral eine Kante bildet, welche sich zweifellos in ein Epithel fortsetzt. Das Epithel legt sich, wie die Figuren zeigen, um den mächtigen Flügel des Mormyrocerebellums herum, senkt sich tief in den Winkel zwischen dem dorsal und dem lateral entwickelten Teil hinein und bildet hier einen Sack, worauf es sich an dem äußersten Rand des Flügels (bei \*) ansetzt.

Die Membran, welche also das Mormyrocerebellum an seiner glatten Seite überzieht und mithin bei äußerlicher Betrachtung sichtbar ist, soweit eben das Mormyrocerebellum seine glatte Seite nach außen kehrt, wurde in Taf. 24 Fig. 1 darzustellen versucht, wie in dieser Figur überhaupt die sonstigen Epithelbildungen (epitheliales Vorderhirndach, Epiphysis) eingezeichnet sind. In Taf. 24 Fig. 3 wurden sie fortgelassen, weil sie ja präparatorisch nur sehr unvollkommen zum Ausdruck gelangen.

Vergleichen wir nun mit diesen Bildern des Mormyridenhirns die eines Cyprinidengehirns (Textfig. E), so können wir unschwer jene auf dieses zurückführen: die Art, wie das epithelial ausgezogene Mittelhirndach an den Lobus lateralis valvulae bei *Barbus* ansetzt, kehrt in prinzipiell derselben Weise bei *Petrocephalus* wieder.

Das Mormyrocerebellum ist also nicht schlechtweg der *Valvula cerebelli* homolog (wie SANDERS und mit ihm andere annehmen), sondern nur dem Lobus lateralis valvulae.

Von dem hiermit gewonnenen Standpunkte aus sind zunächst

die caudaler gelegenen Frontalschnitte hinsichtlich des Mormyrocerebellums und des ihn umgebenden Ventrikels leicht zu verstehen. In Taf. 26 Fig. 9 finden wir die Verhältnisse noch prinzipiell un-

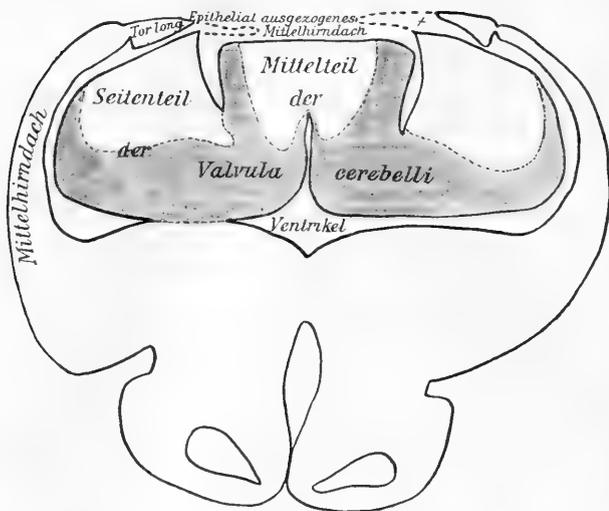


Fig. E.

Frontalschnitt durch das Gehirn von *Barbus* (Cyprinide), die Valvula cerebelli in ihrer größten Breitenausdehnung zeigend. Körnerschicht der Valvula cerebelli dunkelgrau.

verändert gegenüber Fig. 10; in Fig. 7 beginnt die das Mormyrocerebellum umschließende Ventrikelhöhle sich zu schließen; in Fig. 6 fehlt sie schon ganz.

Etwas mehr Schwierigkeiten bereitet es vielleicht, von Fig. 10 aus die mehr frontal liegenden Querschnitte zu verstehen.

Sehr einfach ist noch Fig. 11.

Sie entspricht

der Textfig. E noch vollkommen, nur ist der mediane Teil der Valvula (als *Valvula* bezeichnet) zu einem dünnen Plättchen geworden.

Bei Fig. 12 ist mehrerlei zu beachten: Über dem wieder mit *Valvula* bezeichneten Plättchen liegt hier ein Stück Cavum cranii, das seine dorsale Abgrenzung durch das Zusammenwachsen der Körnerschicht der rechten mit der des linken Mormyrocerebellums findet. (Es ist also nicht ein Cavum cranii wie in der Valvula z. B. von *Gadus*, wo es durch Einstülpung der ganzen Valvula zustandekommt und mithin allseitig von Molekularschicht begrenzt ist.) Das Bild wäre etwas einfacher, wenn die Verwachsungsstelle nicht vorhanden wäre; man denke sie sich weg, um das Bild leichter zu verstehen. — Sodann sind wir jetzt in dem Bereich, wo der rechte und der linke Mittelhirnventrikel dorsal von der Valvula miteinander kommunizieren. Die Erscheinung ist keine ungewohnte, so ist es vielmehr auch bei *Barbus*, nur daß bei diesem das Mittel-

hirndach nicht so stark epithelial ausgezogen ist (Textfig. F). Statt einer paarigen Epithelmembran zeigt der Frontalschnitt nunmehr 2 unpaare: die dorsale ist nach wie vor das epithelial ausgezogene Mittelhirndach, die ventrale aber dürfen wir Velum medullare anticum nennen — beim Cypriniden (Textfig. F) wie beim Mormyriden (Taf. 26 Fig. 12).

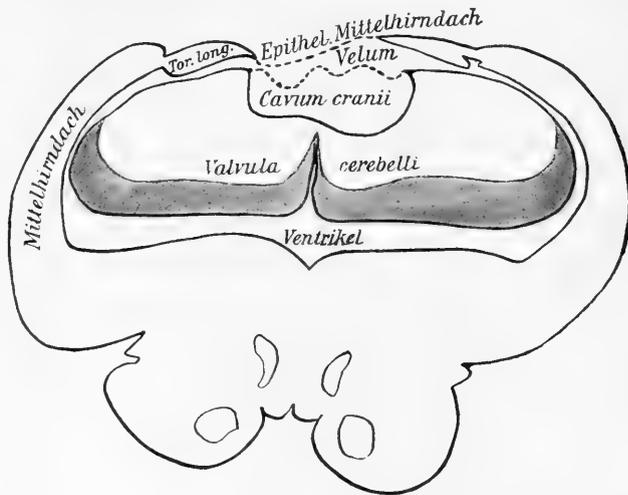


Fig. F.

Frontalschnitt durch Gehirn von *Barbus*, etwas oraler als Fig. E.  
Körnerschicht der Valvula cerebelli dunkelgrau.

Wir sagten schon oben, und alle erwähnten Abbildungen lehren es aufs neue, daß das Mormyrocerebellum eine glatte und eine gefurchte Seite hat.

Die Richtung, in welcher die Furchen verlaufen, ist aus den Schnittbildern nur unvollkommen zu entnehmen. Betrachtet man Totalpräparate, sei es Taf. 24 Fig. 1 u. 3 oder die vielen Abbildungen ECKER'S, MARCUSEN'S und OFFINGER'S, so scheint der transversale Verlauf der herrschende zu sein — also ähnlich wie bei den Windungen und Furchen des Cerebellums der Säuger. Diese Vorstellung wäre jedoch irrtümlich: gerade da, wo die normalsten Lageverhältnisse herrschen, in Fig. 11 und 12, wo die valvuläre Natur des Mormyrocerebellums am unmittelbarsten zu ersehen ist, herrscht ausgesprochen longitudinaler Verlauf der Falten. Dieses Verhalten ist also das ursprüngliche, und Abweichungen von ihm beruhen nur auf den starken Verschiebungen, die das Organ überhaupt erfahren hat.

Taf. 26 Fig. 13 u. 14 zeigen in den Epithelmembranen keine Veränderung. In Fig. 14 ist aber ventral die Körnerschicht von rechts und links zusammengeflossen, was sich in Fig. 13 vorbereitet hat. In Fig. 15, wo wir schon weit oral sind, ist dorsal eine gleichartige Zusammenfließung eingetreten. Das kleine Stück velum-

umschlossenen Ventrikelsackes, welches Fig. 14 noch zeigt, hat in Fig. 15 bereits seinen Abschluß gefunden, ist also nicht mehr da.

Besser als vorher verstehen wir jetzt den Sagittalschnitt, Fig. 5 auf Taf. 25. Ich brauche nur die Lage der besprochenen Frontalschnitte in Fig. 5 anzugeben. Unerhebliche Inkongruenzen beruhen wohl, wenn nicht gar auf individuellen Variationen (die wir bei derartigen Neubildungen ja fast erwarten müssen), auf postmortalen Deformationen; insbesondere ist wohl Vorderhirn und Hypothalamus in Fig. 5 bei dem Herauspräparieren des Gehirns aus dem Schädel etwas ventrad-caudad abgebogen.

Fig. 10 schneidet die Fig. 5 im Hypothalamus und etwa zwischen dem *y* und *o* in *Ichthyocerebellum*. Fig. 11 geht durch das *v* in *Valvula* in Fig. 5, Fig. 12 durch das *y* und das *b* in *Mormyrocerebellum*, Fig. 13 etwa durch das *r* in *Mormyrocerebellum*, Fig. 14 durch das erste *r* in *Mormyro*, Fig. 15 durch das *M* in demselben Worte.

Wo die Grenze zwischen Valvula und Corpusanteil anzunehmen sei, darüber läßt sich nichts ganz bestimmtes sagen, gerade Fig. 5 lehrt vielmehr, daß hierin eine gewisse Willkür herrscht. An dem von uns als Valvula genommenen Teil sehen wir schon die Bildung eines ziemlich deutlichen, dorsad strebenden Lappens (er trägt die Buchstaben *Ic* in *Ichthyocerebellum*). Soll man den ihm caudal folgenden Lappen (mit den Buchstaben *hthy*) noch der Valvula oder schon dem Corpus zurechnen? Die weiter caudal folgenden Lappen wird man eher als Corpusanteil bezeichnen wollen, weil sie dorsal von der Rindenknotencommissur liegen. Im Grunde aber erkennen wir aufs neue, daß Corpus und Valvula nicht an sich verschiedene Organe, sondern nur an verschiedener Stelle untergebrachte Teile des Kleinhirns sind.

Der caudalste Lappen des *Ichthyocerebellums* zeigt in dem Medianschnitt keine Körnerschicht (kein Rot). hier ist also nach der Medianen hin nur Molekularschicht gerückt; Frontalschnitte durch diesen Teil (wie Taf. 26 Fig. 7) zeigen aber hier die Körnerschicht außen liegend, wie wir noch besprechen werden

Viel weniger Schwierigkeiten als das Velum anticum bereitet das Velum medullare posticum, wofür wesentlich war, den schmalen Ventrikelspalt zwischen dem eben behandelten Kleinhirnteil und dem Lobus facialis aufzufinden (Fig. 5). ECKER, MARCUSEN und OEFFINGER hielten den Lobus facialis für den Hauptteil des Kleinhirns, was bei seiner Lage und bei Nichtauffindung jenes Ventrikels-

spaltes, schließlich bei der damaligen noch mangelhaften Kenntnis der Struktur des Fischkleinhirns wohl zu verstehen ist. Jetzt ist aber klar, daß hier kolossal hypertrophierte Oblongatakerne vorliegen müssen, und zwar kann schon Fig. 5 lehren, und die Frontalschnitte werden es noch bestätigen, daß der Lobus facialis am stärksten gewuchert ist, so daß er sich über den Lobus acusticus legt; dieser samt seiner Cerebellarleiste ist aber auch so stark gewuchert, daß er sich mit seinem Partner in der Medianen vereinigt. Diese beiden Kerne geben zusammen einen dicken Klumpen ab, der den Ventrikel der Rautengrube fast ganz zudeckt, so daß die Rautengrube selbst fast ganz schwindet und von ihrem Epitheldache, dem Velum medullare posticum, nur noch je ein kurzes orales und caudales Stück übrig bleibt (Fig. 5).

Um den Lobus facialis schmiegt sich nun der zuvor erwähnte caudalste Lappen des Ichthyocerebellums seitlich herum. Im Medianchnitt kommt das nicht zum Ausdruck, die Fig. 5 zeigt aber den aus der Schnittebene herausfallenden Teil, und im Frontalschnitt treffen wir ihn natürlich auch (Taf. 26 Fig. 6 und 7: *Cerebellum*). Die Körnerschicht liegt, wie schon gesagt, außen.

Bei allen Knochenfischen sehen wir ja die Körnerschicht seitlich unter Bildung der in der voranstehenden Arbeit so genannten „Eminentia granularis cerebelli“ etwas hervorquellen. Wir müssen also die hier dem Facialiskern aufliegende Körnerschicht als einen sehr stark vorgequollenen und daher aus Gründen der Raumfrage stark caudad geschobenen Teil der Eminentia granularis bezeichnen.

Über die Morphologie des Kleinhirns der Mormyriden ist nunmehr alles Nötige gesagt.

Über die übrigen Gehirnteile genügen eine paar kurze Angaben. Das verlängerte Mark wird, wie schon MARCUSEN hervorhob, je mehr nach vorn, je breiter, namentlich wo es an die Lobi optici grenzt.

Der Hypothalamus ist klein und hebt sich in Frontalschnitten aus dem übrigen Gehirn wenig heraus (Taf. 26 Fig. 9, 10), wozu jedenfalls der Umstand beiträgt, daß die mächtige Kleinhirnhypertrophie und die Vergrößerung des Gangl. mesencephali laterale die dorsal-seitlich vom Hypothalamus gelegenen Tegmentumteile bedeutend abwärts gedrückt hat.

Das Mittelhirndach ist klein und, abgesehen von seiner abnormen Lage und epithelialen Ausziehung, durchaus normal beschaffen. An der Grenze von massivem und epithelialeem Teil liegt, wie MARCUSEN sagt, „ein weißes, markiges Band“ (siehe Taf. 24 Fig. 1), der „Fornix“

in ECKER'S Beschreibung, in SANDERS' Zeichnungen fehlend und vielleicht beim Herauspräparieren des Gehirns abgerissen: es ist der Torus longitudinalis des Mittelhirns der Fische (vgl. Taf. 26 Fig. 10 u. 11). Er verjüngt sich caudad, oral aber verschmilzt er mit seinem Partner in der Medianen, und das kleine Stück Mittelhirndach, welches der Medianschnitt Taf. 25 Fig. 5 zeigt („*Tor. long.*“), wird von ihm gebildet.

Über die Oberflächengestaltung der Hypothalamusgegend oder des Corpus striatum genauere Angaben zu machen war nicht meine Absicht. Die Abbildungen Taf. 24 Fig. 1—4, so genau wie möglich gezeichnet und über die früheren wohl noch etwas hinauskommend, zeigen die wichtigsten Verhältnisse deutlich. Namentlich die Corpora striata, bei ECKER und MARCUSEN noch Riechlobi genannt, sind durchaus normal.

Die Riechlobi, Lobi olfactorii, Fig. 1 und 2, sind vom Cyprinid-typus, d. h. langgestielt.

## II. Histologie. Fasern, Kerne usw.

Die histologischen Verhältnisse studieren wir am besten an Frontalschnitten von *Petrocephalus*, der am einfachsten organisierten und mir in den besten Präparaten vorliegenden Art.

Taf. 26 Fig. 6 läßt von außen nach innen folgende Teile erkennen: zunächst ein Stück des ja ziemlich weit caudad reichenden *Mormyrocerebellums*, dann ein Stück Kleinhirn (als *Cerebellum* bezeichnet), außen Körnerschicht (rot, punktiert), innen Molekularschicht (gelblich), letztere PURKINJE'Sche Zellen bergend, (wie auch bei anderen Teleosteern speziell in den caudaleren Kleinhirnpartien und in der Valvula sich PURKINJE'Sche Zellen von der Grenzlinie der beiden Schichten weg in die Molecularis verirren) und innig mit der Rinde des Lobus facialis verwachsen. Der Facialiskern zeigt eine deutliche Scheidung in Rinde und Mark (wie wir es hier, da wir die Zell- und Faserbeziehungen nicht genauer untersuchen können, wohl kurz nennen dürfen); zwischen beiden eine scharfe Grenze in Form einer doppelten Reihe kleiner Zellkerne. Aus dem Mark kommt der mächtige Nervus facialis. Innerhalb des Markes liegt noch ein Stück Acusticus-kern mit Cerebellarleiste, welche sich also beide in der Medianen caudad schweiförmig verjüngen.

In der Medianen zeigen Acusticus- und Facialiskern, obwohl

beide ursprünglich paarige Gebilde sind, keine Verwachsungsraphe mehr.

Dorsal liegt in der Medianen dem Facialiskern ein Stück epithelbedeckten Ventrikels auf. Das Epithel entspricht offenbar dem *Velum medullare posticum*, denn dieses ist das einzige Epithel, welches sich an den Facialiskern anlegt.

Die Figur stellt einen Schnitt dar, der etwa durch das *al* in *Lobus facialis* in Fig. 5 gehen würde.

ECKER, MARCUSEN und OEFFINGER begingen, wie schon gesagt, den Fehler, den *Lobus facialis* der Mormyriden für den Hauptteil des Cerebellums zu halten, was allerdings durch seine Größe und Lage nahegelegt werden kann, wenn man nicht untrügliche Gegenanzeigen in dem erwähnten, auf die Mediane beschränkten Ventrikelspalt, im austretenden Nerven und in der histologischen Struktur, die ja tatsächlich keine Kleinhirnstruktur ist, auffindet. Was wir in diesem Schnitt (Fig. 6) als Teil des Cerebellums bezeichneten, wird bei ECKER und MARCUSEN auch so genannt, da diese Autoren der Meinung sind, daß der nunmehr als *Lobus facialis* erkannte Teil und der ihm aufliegende Kleinhirnteil zusammengehörige Gebilde wären, was aber nur infolge der innigen Zusammenwachsung beider (ausgenommen in der Medianen) so scheint. Auch SANDERS hielt beide Teile für zusammengehörig; den Nervenkerne erkannte er, wenn wir die Bezeichnung „Nerve trifacial“ in die heutige Auffassung umdeuten, richtig. Den Kleinhirnteil rechnete er ihm fälschlich zu.

Bei *Mormyrus* und *Gnathonemus* umschließt der Facialiskern eine Höhle, welche jedoch nicht dem Ventrikel angehört, sondern schon von MARCUSEN als Derivat der Schädelhöhle richtig erkannt wurde. Bei *Petrocephalus* fehlt sie, d. h. sie ist reduziert bis auf die Grenzfläche zwischen Facialismark und Cerebellarleiste.

Daß wir es tatsächlich mit einem dem Facialiskern seitlich aufgelagerten Kleinhirnteil zu tun haben, folgt nicht nur aus seiner typischen Kleinhirnschichtung, sondern auch aus dem kontinuierlichen Zusammenhang beider Schichten mit denen des weiter oral gelegenen unverkennbaren Kleinhirns, wie wir noch sehen werden.

Ein etwas weiter oral geführter Frontalschnitt (Taf. 26 Fig. 7) zeigt folgendes: Zu äußerst wieder das Mormyrocerebellum (mit daran anschließendem, epithelumkleidetem Ventrikel [s. oben]). Sodann wiederum die Körnerschicht des Kleinhirns (*Eminentia granularis*) und die Molekularschicht des Cerebellums (gelblich). Hier präsentiert sich nun die Molekularschicht mächtiger als in dem vorigen Bilde, in der Medianen mit ihrer Partnerin unter Bildung einer Verwachsungsnaht verschmolzen und von der Facialisrinde, die hier nur noch angeschnitten ist und übrigens eine mächtige

Commissur führt, durch ein breites Ventrikelloch getrennt. Ventral von der Facialisrinde der unverkennbare Acusticuskern mit seiner Cerebellarleiste und mit austretendem, mächtigem Nervus acusticus.

Was mag das nun für eine mächtige Querfaserung sein, die hier in der Facialisrinde liegt? Es kann sich nur um die früher (S. 428) beschriebene sekundäre Acusticusbahn handeln, also um ein Homlogon der Commissura cristarum cerebellarium, um den Tractus vestibulo-cerebellaris. Diese Bahn, die ja auch bei normalen Teleosteern der Hauptsache nach den nächsten Weg wählt, indem der größte Teil ihrer Fasern aus dem Acusticuskern (s. S. 428) durch die Cerebellarleiste in die Molekularschicht des Kleinhirns dringt und nur wenige Fasern den bei anderen Bahnen gewohnten Weg durch die Körnerschicht nehmen (speziell durch die Eminentia granularis), sie wählt eben auch hier den kürzesten Weg. Fig. 5, in welcher die Commissur gleichfalls gezeichnet ist (*Commissura vestibulo-cerebellaris*), kann deutlich veranschaulichen, daß dies tatsächlich ein sehr kurzer Weg ist, um aus dem Acusticuskern ins Cerebellum hinüberzukreuzen. Seitlich ziehen fast alle ihre Fasern dicht an der Körnerschicht vorbei (Fig. 7), einige durchsetzen sie sogar (in der uns gewohnten Weise). Einige kreuzen übrigens auch in der Molecularis des Cerebellums selbst, ein nicht befremdendes Verhalten. Einige zu ihr gehörige, caudad umbiegende Fäserchen, vielleicht dem ungekreuzten Teil der Bahn zugehörig, zeigt schon Fig. 6 in der Molekularschicht des Cerebellums. SANDERS rechnete sie dem Nervus V zu.

Wiederum etwas weiter oral stoßen wir auf ein Bild wie Fig. 8. Der Schnitt geht der Hauptsache nach durch die caudalste Abteilung des Cerebellums, welche Fig. 5 zeigt, ziemlich dorsal schneidet er aber auch schon die folgende Abteilung eben an, die in Fig. 5 als beilförmiger Längswulst erscheint. Letztere ist in der Medianen von der vorigen durch ein Stück Cavum cranii getrennt. Hier sehen wir nun in das Kleinhirn Fasern zu einer nicht unbedeutenden Commissur aufsteigen, und zwar können dies ihrem Verlaufe nach, da die sekundäre Acusticusbahn schon vergeben ist, nur spino-cerebellare Fasern sein. Teils als Endverästelungen, teils sich noch sammelnde Fasern gehören dieser Bahn wohl die meisten Fäserchen, welche in der Granularis in Fig. 6 u. 7 liegen, an. Der Tractus spino-cerebellaris commissuriert übrigens, wie früher (S. 430) gesagt, bei vielen Fischen in mehreren Teilen, und so sei

denn gleich hier bemerkt, daß auch *Petrocephalus* zwei solche Commissuren auffinden ließ; die zweite liegt wesentlich weiter oral-ventral, in Fig. 5 deutlich erkennbar.

Unsere Fig. 8 zeigt noch einiges, was schon erwähnt wurde: das Mormyrocerebellum hängt hier mit dem übrigen Gehirn zusammen, speziell mit der Innenseite des Mittelhirndaches und dem Diencephalon; sein lateraler Teil ist von dem Mittelhirnventrikel umkleidet.

Ferner zeigt Fig. 8 das laterale Längsbündel deutlich; es ist stark entwickelt und hier in 2 Teile gespalten.

Endlich sehen wir lateral von ihm eine Zellenansammlung auftreten. Innen besteht sie mehr aus größeren, locker liegenden Zellen, außen mehr aus kleineren, dichteren. Jene stellen wohl den Rindenknoten, diese das Übergangsganglion dar, welches letzteres ja auch bei Cypriniden nicht nur oral, sondern zum Teil sogar caudal vom Rindenknoten liegt. Offenbar sind diese beiden Kerne stark hypertrophiert. Daher beginnen sie schon so weit caudal und lassen sich gegeneinander, zumal bei der nicht voll genügenden Technik, nicht scharf abgrenzen.

Fig. 9. In recht normaler Beschaffenheit liegt das Ichthyocerebellum in der Mitte der Figur. Ziemlich dorsal in ihm liegt eine starke Fasermasse, es ist ungefähr die Endausbreitung des Tractus mesencephalo-cerebellaris. Dieser Tractus kreuzt übrigens zum Teil im Kleinhirn. Lateral ein paar quer getroffene Bündel. Teile des Tr. spino-cerebellaris, die ein wenig weiter oral eine Commissur bilden. In ganzer Länge getroffen ist dagegen ein dünner Faserzug, der ziemlich vertikal herabzieht, an der unmittelbar über dem Ventrikel gelegenen Commissur der Rindenknoten dicht caudal vorbeizieht und dann in der Oblongata, ventral vom Ventrikel und in nächster Nachbarschaft des schmalen hohen Corpus interpedunculare kreuzt. Sein Verhalten zur Rindenknotencommissur und seine Kreuzung in der Oblongata sind nach unserer früheren Darstellung sichere Anzeichen dafür, daß wir es mit dem Tr. cerebello-tegmentalis mesencephalicus zu tun haben. Seine Dünnhheit bei den Mormyriden muß uns einigermaßen verwundern.

Eine mächtige Zellenansammlung sehen wir da, wo das Mormyrocerebellum mit dem übrigen Gehirn zusammenhängt. Wir kennen sie schon aus dem vorigen Schnittbilde, es ist Rindenknoten plus Übergangsganglion. Sie vereinigt tatsächlich in sich diejenigen

Lagebeziehungen, welche den genannten beiden Kernen eigen sind. Zunächst überbrückt eine von diesem Gebiet ausgehende Commissur den Ventrikel in genau queren Verlauf. Für diese Commissur ist keine andere Deutung möglich, als daß es die Commissur der Rindenknoten sei. Es gibt eben keine andere so gelegene Commissur im Fischgehirn.

SANDERS nennt diese Commissur die „Commissure of the wings of the valvula cerebelli“: Und tatsächlich könnte es scheinen, als dringen Fasern von ihr in den „Flügel der Valvula cerebelli“, d. h. in das Mormyrocerebellum, hinein. Wahrscheinlich aber wird das, was dort hineintritt, nicht mehr dieser Commissur, sondern dem hier sehr mächtig ausgebildeten Fasersystem des Tractus tegmento-cerebellaris angehören, der ja vom Übergangsganglion aus bei vielen Arten in die Valvula eindringt.

Endlich sehen wir scheinbar einen großen Teil der Fasern der Commissura Halleri in dieses Gebiet vordringen, und es möchte am ehesten scheinen, daß sie ins Mormyrocerebellum treten. Diese Beobachtung können wir am besten mit unseren Feststellungen an normaler gebauten Gehirnen in Einklang bringen, wenn wir annehmen, es liegt hier jene uns schon von Cypriniden und Siluriden bekannte, als ? sek. Trig.-Bahn bezeichnete Fasermasse (S. 426) vor. Ich habe sie für mich anfangs als Commissura annularis cerebelli bezeichnet, welcher Name beim Siluridengehirn offenbar sehr gut paßt (s. z. B. Taf. 23 Fig. 24), und dieser Name findet sich auch auf Taf. 25 Fig. 5 und Taf. 26 Fig. 9. Ob sie wirklich ins Mormyrocerebellum eindringt, muß ich unentschieden lassen, sie hat bei Cypriniden und Siluriden, wo sie ja besonders stark entwickelt ist, mit der Valvula nichts zu tun. Jedenfalls liegt sie bei den Mormyriden etwas weiter oral als bei den oben genannten Familien, und daher vereinigt sie sich an der Basis der Oblongata mit der Comm. Halleri.

Noch etwas weiter oral (Fig. 10) zeigt das Cerebellum keine nennenswerten Besonderheiten mehr, außer den schon oben erwähnten. Bemerkenswert ist jedoch das im Verhältnis zum Mittelhirndach kolossal entwickelte Gangl. mesencephali laterale, in welches das laterale Längsbündel (welches auch in Fig. 9 sichtbar war) einstrahlt. Einige medial davon gelegene Faserquerschnitte gehören wohl dem Tr. mesencephalo-cerebellaris an. Schwerer zu deuten ist der starke Faserzug, welcher in dieser Figur zwischen Ventrikel und Gangl. mesenceph. lateral herabzieht und mit einem wichtigen Kern im Hypothalamusgebiet in Beziehung tritt. Dieser Faserzug,

welchen auch SANDERS in seiner fig. 5 zeichnet, möchte man vielleicht auf den ersten Blick für den Tr. diencephalo-cerebellaris halten; diese Auffassung ist aber vollständig unmöglich, schon deshalb, weil er vor der Rindenknotencommissur herabzieht und nicht hinter ihr. Wahrscheinlich ist es ein sehr komplexes Gebilde, an dessen Zusammensetzung teils die FRITTSCH'sche Commissur mit ihrem zum Tr. mesencephalo-cerebellaris aufsteigenden Schenkel, teils der Tractus vom Übergangsganglion zum Cerebellum, teils ein (vielleicht bei allen Teleostern vorhandener) Tractus vom Übergangsganglion zum Hypothalamus, teils der Tractus thalamo-mammillaris, teils endlich der Tr. mesencephalo-cerebellaris selbst beteiligt sind.

Den Tractus diencephalo-cerebellaris konnte ich übrigens ziemlich deutlich in der Nähe des oben (S. 481) beschriebenen Tr. cerebello-tegmentalis der Mormyriden erkennen.

Es ist kein Zweifel, daß man mit gutem Formolmaterial, welches für die Markscheidenfärbung geeignet gewesen wäre, noch viel mehr Einzelheiten aus der Faseranatomie erkennen könnte. —

Wir wollen nunmehr die feinere Struktur und Architektur des Mormyrocerebellums behandeln.

Alle unsere Abbildungen zeigen Teile derselben, und zwar sieht man überall, daß es eine glatte (schon öfter erwähnte) und eine gefurchte Fläche hat.

Der glatten Fläche benachbart ist die Körnerschicht (rot in den Tafelfiguren, dunkelgrau in den Textabbildungen), die Furchung aber rührt her von dem Aufsitzen von Wülsten, die aus Molekularschicht bestehen (gelblich).

Die Fig. 9, 10 und andere zeigen diese Wülste im Querschnitt. Man sieht, daß jeder Wulst eine Falte darstellt, aus zwei massiven Schenkeln bestehend, die sich am Scheitel ganz dünn ausziehen und einen (im Leben wohl mit seröser Flüssigkeit erfüllten) Hohlraum zwischen sich lassen.

Textfig. H zeigt eine solche Falte im Querschnitt vergrößert und daneben Textfig. G ein Stück Molekularschicht des Kleinhirns mit angrenzender PURKINJE-Zellen- und Körnerschicht. Wenn wir nun bei starker Vergrößerung erkennen, daß die beiden Schenkel einer jeden Falte an ihrer Innenseite noch ziemlich große Zellen erkennen lassen, so sind im Mormyrocerebellum die drei Schichten des normalen Cerebellums: die Körnerschicht, die PURKINJE'schen Zellen und die Molekularschicht, wiedergefunden. Sie sind nur im

Mormyrocerebellum in der Weise verlagert, wie es eben am besten der Vergleich von Tertfig. G und H zeigt.

Um ihr Verhalten ganz genau zu beschreiben, wäre noch hinzuzufügen, daß die Körnerschicht jedesmal mit einer kleinen Wucherung zwischen die beiden Schenkel einer Falte etwas eindringt und daß diese Schicht in gleicher Weise zwischen je 2 Falten, also zwischen den Außenseiten der Schenkel, eine kleine Wucherung bildet. Beides z. B. in Fig. 10 erkennbar.

Die Parallelstreifung der Molekularschichtformation wird wahrscheinlich von den in paralleler Richtung zur Oberfläche strebenden Gliazellfortsätzen herrühren. Sie ist übrigens bei den Mormyriden wohl nur besonders deutlich, auch bei anderen Fischen gewinnt man in Hämatoxylinpräparaten oft einen sehr ähnlichen Eindruck.

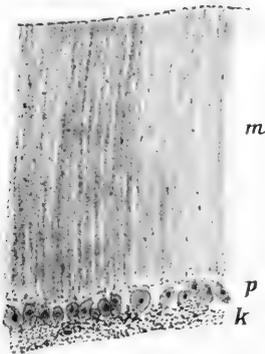


Fig. G.

Oberflächenformation des normal ausgebildeten Kleinhirns von *Petrocephalus*. *m* Molekularschicht. *p* PURKINJE'SCHE Zellen. *k* Körnerschicht.

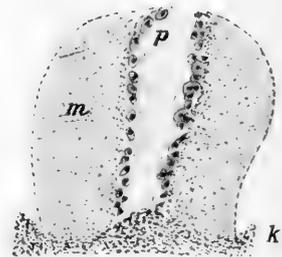


Fig. H.

Oberflächenformation des Mormyrocerebellums (von *Petrocephalus*). Buchstaben-erklärung wie in Fig. G.

An den Rändern des Mormyrocerebellums endigen die Falten in eigentümlicher Weise: jeder Schenkel einer Falte biegt nach dem benachbarten Schenkel der benachbarten Falte hin um. Am klarsten zeigt das Verhalten die schematisierte Textfig. J. Das Bild wird beim Vergleich mit Textfig. H leicht zu deuten sein. Man erkennt sofort die Körnerschicht *k*, die Molekularschicht *m* und die PURKINJE'SCHEN Zellen (schwarze Punkte) wieder. Vorn Schnittfläche, hinten der Rand des Mormyrocerebellums. An diesem nun vereinigen sich die Schenkel der Falten in der besagten Weise. Schneidet man nun in der Richtung *AB* (quer zur Ebene des

Papiers), so muß man das Schnittbild einer Falte erhalten, deren Schenkel oben nicht membranös, sondern massiv verbunden sind und die nicht innen, sondern außen mit PURKINJE'schen Zellen behangen ist, also ein Bild, welches ganz anders aussieht als die gewöhnlichen Schnittbilder (Fig. H). Solche Bilder erhält man nun tatsächlich oft, und zwar immer da, wo man sie erwarten muß, nämlich nahe der Ansatzstelle (\*) des Epithels in Fig. 8–11 sowie an dem neben der Medianlinie gelegenen Rande des Mormyrocerebellums — hier wie dort ist ja tatsächlich der Rand der Platte vorhanden. Ganz besonders zahlreich aber finden sich solche Bilder in den oralsten Querschnitten des Mormyrocerebellums: in Fig. 14 und 15 sind fast alle Falten mit massiver, nicht mit häutiger Verbindung, und sie tragen an der Außenseite PURKINJE'sche Zellen. Hier, wo ja sich die Falten eng zusammendrängen, vereinigen sie sich offenbar vielfach in der genannten Weise.

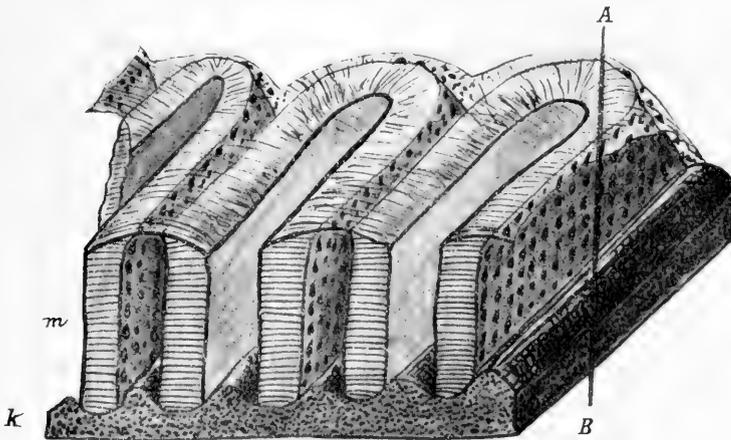


Fig. J.

Verhalten der Mormyrocerebellumfalten am Rande des Mormyrocerebellums.  
PURKINJE'sche Zellen als schwarze Punkte.

*k* Körnerschicht. *m* Molekularschicht.

MARCUSEN ist bei der Beschreibung der in Textfig. G u. H dargestellten mikroskopischen Verhältnisse eigentümliche Irrwege gegangen. Sorgfältig hat er die Struktur des normal ausgebildeten Cerebellumteils der Mormyriden dargestellt, ohne jedoch in ihm die normale Kleinhirnstruktur (der Fische speziell) wiederzuerkennen. Die Formationen der Kleinhirnhypertrophie kann er daher auch nicht einfach und klar deuten und kommt zu dem Schlusse: die drei Schichten (*m*, *p* und *k* in fig. 5

und 6) erinnerten „an Ähnliches im kleinen Gehirn der höheren Wirbeltiere“. Über die Struktur des Kleinhirns der Fische wurde MARCUSEN ganz und gar irre, da er als das eigentliche Kleinhirn der Mormyriden (wie ich schon oben erwähnte) den Facialiskern samt den daraufliegenden Cerebellumteilen, also im wesentlichen das, was in Taf. 26 Fig. 6 dargestellt ist, auffassen wollte.

SANDERS hat diese histologischen Verhältnisse dagegen schon richtiger erkannt.

Wir können noch einen Schritt weiter gehen im Erklären, im Zurückführen auf die bekannten Verhältnisse: eine Vorstufe der histologischen Eigentümlichkeiten des Mormyrocerebellums können wir nämlich erblicken in dem schon von MAYSER beschriebenen Verhalten der PURKINJE'schen Zellen in der Valvula cerebelli von *Cyprinus*. Hier liegen nämlich diese Kerne nicht mehr in einer Schicht, sondern sie durchsetzen in regellos zerstreuter Anordnung die ganze Molekularschicht. Von diesem Stadium aus brauchen sie sich fast nur noch zu Reihen zusammenzuordnen, die quer zur Valvulaoberfläche stehen, und der Zustand der Mormyriden ist erreicht. Die Anordnung zu Reihen geht ganz natürlich bei zahlreicherer Entfaltung der einzelnen Elemente hervor, derartige der Raumausnutzung dienende ordnungsmäßige Gruppierungen, reinliche Scheidungen u. dgl. finden wir in der vergleichenden Histologie zu Hunderten von Malen, und auch die Scheidung von Körnerschicht und Mark im Kleinhirn, die bei den Fischen fehlt und erst bei größerer Anzahl der Faser- und Zellelemente, bei Vögeln und Säugern eintritt, gehört zu diesen Erscheinungen.

Eine Scheidung zwischen Körnerschicht und Mark finden wir nun, wie man es fast hätte erwarten können, auch im Mormyrocerebellum. Fig. 9 und 10 lassen im Mormyrocerebellum zwischen Körnerschicht und Ventrikel ganze von Körnerzellen freie Marklager erkennen. Daß sie bei WEIGERT-Färbung noch viel deutlicher hervortreten würden, ist wohl zweifellos.

In der Körnerschicht des Mormyrocerebellums finden wir dünne Markstränge, deren namentlich Fig. 10 viele im Querschnitt zeigt. Sie kommen wahrscheinlich größtenteils aus dem Übergangsganglion und ziehen immer unter die Falten der Molekularschicht und laufen dann immer dicht unter einer Falte entlang unter ständiger Verjüngung. Zweifellos gelangen sie auf diese Weise in die Rindenformation hinein, um hier mit anderen Zellen, hauptsächlich wohl mit den Fortsätzen der PURKINJE'schen und der Körnerzellen, wahr-

scheinlich aber auch mit sonstigen Assoziationszellen, die ja nicht fehlen werden, in Kontakt zu treten.

Die schwierigsten und interessantesten Teile des Mormyridengehirns sind nunmehr beschrieben.

Fassen wir die wichtigsten Eigentümlichkeiten im Bau des Mormyridengehirns zusammen, so sind es folgende:

1. Das Mormyridenhirn ist viel größer als irgendein Fischgehirn, es erreicht die relative Größe des menschlichen Gehirns.

2. Hypertrophisch sind namentlich der Lobus acusticus, stärker der Lobus facialis und am stärksten das Cerebellum.

3. Die am stärksten hypertrophierten Cerebellumteile sind die Lobi laterales der Valvula cerebelli. Sie bedecken das ganze Gehirn.

4. An ihnen treten auch histologisch Neubildungen auf: vor allem die Zusammenlegung der Molekularschicht zu Längsfalten.

5. Alle abnormen Verhältnisse lassen sich von den bei Cypriniden obwaltenden ableiten.

### **Zur Frage nach der Funktion des Mormyridenhirns.**

Bei der enormen Größe des Mormyridenkleinhirns fragt man sich staunend, mit dem Gefühl, vor einem großen Rätsel zu stehen: was mag dieses Organ leisten?

Wie am Schlusse der vorigen Arbeit angedeutet, muß man bedenken, daß das Kleinhirn im Bereiche der Wirbeltiere nicht lediglich der Locomotion und der Erhaltung des Gleichgewichts dient; diese Funktionen treten zwar, wie EDINGER betonte und sich in der vorigen Arbeit aufs neue ergab, so weit in den Vordergrund, daß meist innerhalb größerer Tiergruppen sowie auch innerhalb einzelner Familien die Kleinhirngröße parallel der Stärke der locomotorischen Tätigkeit der Tiere geht. Doch lehrte uns schon die Faseranatomie, daß das Kleinhirn bei Fischen eine universellere Aufgabe hat, es assoziiert Eindrücke aus den verschiedensten Sinnesgebieten zu Impulsen an die motorischen Zentren der Oblongata.

Das Mormyridenkleinhirn (und ebenso aus bisher unbekanntem Gründen das Kleinhirn der trägen Rochen) steht nun wohl in

keinem Verhältnis zu den anscheinend immerhin geringen locomotörischen Funktionen der Mormyriden, auch schienen uns seine efferenten Bahnen nur schwach entwickelt. Mithin bleibt wohl übrig, daß es hauptsächlich der Assoziation verschiedener Sinneseindrücke dient. Welche Sinnesgebiete sind dies nun?

Die für die Erhaltung des Gleichgewichts so bedeutsamen Acusticus-(Vestibularis-)reize sind wohl nicht unwichtig, immerhin finden wir so starke Lobi acustici und Acusticuskleinhirnbahnen wie bei Mormyriden auch bei manchen anderen Fischen: *Gadus*, *Clupea*, *Exocoetus*.

Die spino-cerebellare Bahn ist etwa 5mal so stark entwickelt wie bei *Gadus*: auf ihr und der Acusticusbahn beruht wohl die Vergrößerung der dem Corpus cerebelli entsprechenden Teile.

Die größte Rolle aber dürfte das Facialissystem spielen. Von diesem sensiblen Kopfhautnerven hängt wahrscheinlich, wie schon HERRICK annahm, die sonderbare Ausbildung des Mormyridenhirns hauptsächlich ab.

Hierbei liegt die zuerst von HERRICK ausgesprochene, noch heute nicht ganz sicher erwiesene, aber durch meine vorige Arbeit nur zu größerer Wahrscheinlichkeit gelangte Annahme zugrunde, daß vom Facialiskern eine Bahn via Rindenknoten und Übergangsganglion ins Cerebellum führt.

Das Facialissystem zeigt dann bei den Mormyriden die in der ganzen vergleichenden Neurologie sehr vereinzelt dastehende Eigentümlichkeit, daß seine Bestandteile um so stärker hypertrophiert sind, je zentraler sie liegen: seine Kompliziertheit nimmt von der Peripherie nach dem Cerebellum hin gradatim zu. Wie wir sahen, sind die Sinnesorgane um den Mund, die peripheren Organe des Facialisnerven, gut entwickelt in Form stark innervierter Papillen; doch können die Bartfäden eines Cypriniden oder gar eines Siluriden mit ihnen sich durchaus noch vergleichen. Viel stärker hypertrophiert ist schon der Lobus facialis. Er ist etwa 10mal so massig wie bei *Gadus* und 4mal so stark wie bei *Cyprinus*. Schwer abzuschätzen sind hinsichtlich ihrer Größe die nächsten Stationen, Rindenknoten und Übergangsganglion; ich taxieren sie etwa 10mal so stark wie bei *Gadus* und 6mal so stark wie bei *Cyprinus*. Die Seitenteile der Valvula cerebelli endlich, in welche wir ja eine Bahn vom Übergangsganglion aus bei allen Fischen, in besonders starker Entwicklung auch bei den Mormyriden

einstrahlen sahen, sind bei den Mormyriden je nach der Gattung wohl 30 bis 100 mal so groß wie bei *Cyprinus*.

Die Zunahme des Systems nach dem Zentrum deutet darauf hin, daß die inneren Neuronen desselben, die Eigenfasern des Facialissystems, bedeutend vermehrt sind. Diesen inneren Neuronen werden wir wahrscheinlich auch dem weitaus größten Teil der PURKINJE'Schen Zellen des Mormyrocerebellums zurechnen müssen, da ja schon immer die Existenz von Verbindungen der PURKINJE'Schen Zellen untereinander angenommen wurde und unsere in der vorigen Arbeit mitgeteilte Beobachtung (S. 419), daß längst nicht alle PURKINJE'Schen Zellen ihre Neuriten zu den Ursprungsgebieten der efferenten Bahnen senden, diese Annahme verstärkt. Nun sind die PURKINJE'Schen Zellen im Mormyrocerebellum ganz besonders vermehrt, sie liegen ja nicht mehr in glatter Fläche, sondern diese Fläche ist stark gewellt, so daß viel mehr Zellen auf ihr Platz haben, und ebenso ist die Molekularschicht gewellt oder gefurcht, welche ja die Dendriten der PURKINJE'Schen Zellen enthält. Wollen wir also die Zahl der cellulären Elemente des Facialissystems im Mormyrocerebellum mit dem normalen Verhalten bei Fischen vergleichen, so ist eine Vermehrung um das 100fache wohl noch eine zu niedrige Schätzung.

Das Rätsel des Mormyridengehirns scheint also seine Lösung darin zu finden, daß diese Fische die wahrscheinlich der Chemoreception dienenden Facialiseindrücke unermesslich fein miteinander zu assoziieren vermögen.

Immer bliebe dann noch die Frage offen, weshalb wohl die Mormyriden dieser Fähigkeit bedürfen?

Diese Frage können wir zurzeit nicht sicher beantworten, wahrscheinlich würden hier Beobachtungen an lebenden Tieren, die aber kaum zu beschaffen sind, weiterhelfen. Vielleicht ist an folgendes zu denken: die vielfältig assoziierten Facialisreize kombinieren sich noch im Cerebellum mit Reizen anderer Sinnesgebiete und veranlassen dann stete, sehr schwache, aber äußerst fein dosierte effektorische Impulse, die zweierlei bezwecken mögen: die genaue Koordination der Bewegungen und der Austeilung schwacher elektrischer Schläge, welche geeignet sind, herannahende Angreifer schon aus einiger Entfernung zu verjagen.

---

Wir haben eingangs hervorgehoben, daß die excessive Kleinhirnhypertrophie der Mormyriden nur ein ungefähres Analogon im Bereiche der Wirbeltiere hat, die Großhirnausbildung beim Menschen. Das war rein äußerlich und rein beschreibend gemeint. Jetzt können wir aber hinzufügen, daß dort wie hier die Hypertrophie auf einer Zunahme des Assoziationsapparats beruht.

Merkwürdig ist nun, daß wir von der außerordentlich intensiven Gehirntätigkeit, die bei den Mormyriden sicher statthat, bis jetzt nur ein anatomisches Zeugnis erhalten haben und kein biologisches. Wenigstens hat man an lebenden Mormyriden keineswegs derartige Verrichtungen beobachtet, die zu ihrer Erklärung einen besonders großen Assoziationsapparat im Gehirn erfordern.

Hierin scheint mir ein deutlicher Hinweis darauf zu liegen, daß wir bei der Betrachtung der Leistungen der dem Menschen verwandtschaftlich entfernteren Tiere ungemein viel summarischer vorgehen als bei den uns näher verwandten Formen, wie etwa Affen, Hund u. a. Offenbar ist unser Blick gar nicht geübt für die Erkennung zahlreicher Feinheiten im Verhalten bei jenen, und wir sehen sozusagen nur das Größte, woraus denn folgt, daß unsere Urteile über die Gehirnfähigkeiten der Fische und ähnlicher Tiere durchaus nur Minimalurteile sind.

**Literaturverzeichnis.**

(Enthält die Literatur nur insoweit, als sie nicht schon in meiner vorigen Arbeit aufgeführt ist.)

- 
- ARNOLD, P., *Marcusenius longianalis* BTGR., in: Wochenschr. Aquarien- und Terrarienkunde, Jg. 6, No. 39, 1909.
- BOULENGER, G. A., *Les poissons du Bassin du Congo*. Bruxelles, Publications de l'Etat Indépendant du Congo, 1901.
- ECKER, A., Anatomische Beschreibung des Gehirns vom karpfenartigen Nil-Hecht *Mormyrus cyprinoides*, Leipzig 1854.
- ERDL, *Mormyridenhirn*, in: München. gel. Anz., Vol. 23, München 1846, p. 403.
- HYRTL, J., Anatomische Mitteilungen über *Mormyrus* und *Gymnarchus*, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Vol. 12, 1856.
- MARCUSEN, J., Die Familie der Mormyriden. Eine anatomisch-zoologische Abhandlung, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, 1864.
- OEFFINGER, H., Neue Untersuchungen über den Bau des Gehirns vom Nilhecht, in: Arch. Anat. Physiol., 1867, p. 713--732.
- OGNEFF, J., Einige Bemerkungen über den Bau des schwach elektrischen Organs bei den Mormyriden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64, 1898, p. 565--595.
- SANDERS, A contribution to the anatomy of the central nervous system in vertebrate animals. I. Appendix. On the brain of the Mormyridae, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1882.
- SCHLESINGER, G., Zur Ethologie der Mormyriden, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, Vol. 20, Heft 3 u. 4, 1909.
- SCHLICHTER, H., Über den feineren Bau des schwach elektrischen Organs von *Mormyrus oxyrhynchus* GEOFFR., in: Z. wiss. Zool., Vol. 84, 1906.

### Erklärung der Abbildungen.

---

#### Tafel 24.

- Fig. 1. Seitenansicht,  
Fig. 2. Ventralansicht des Gehirns von *Mormyrus kanume*.  
Fig. 3 u. 4. Dgl. von *Petrocephalus sp.*

#### Tafel 25.

- Fig. 5. Anblick des in der Medianen halbierten Gehirns von *Petrocephalus* von der Schnittfläche aus.

#### Tafel 26.

- Fig. 6. Frontalschnitte durch das Gehirn von *Petrocephalus*, von caudal nach oral.
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden.

Von

**Rudolf Stobbe.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

**Mit Tafel 27–30 und 5 Abbildungen im Text.**

Die vorliegenden Untersuchungen über die an der Basis des Abdomens gelegenen Duftorgane männlicher Schmetterlinge habe ich vorgenommen an einigen Sphingiden und einer größeren Anzahl von Noctuiden aus verschiedenen Gattungen; auf die einzelnen Arten wird im Text an den entsprechenden Stellen hingewiesen. In erster Linie erstreckte sich die Untersuchung auf mikroskopische Schnittserien; zur Fixierung bewährte sich vorzüglich das Gemisch nach CARNOY (6 Teile Alkohol abs., 3 Teile Chloroform, 1 Teil Essigsäure). Es erwies sich als vorteilhaft, die Tiere in der Fixierungsflüssigkeit abzutöten und sie erst nach einigen Minuten, um ein schnelleres Eindringen zu ermöglichen, anzuschneiden, da sonst durch die krampfhaften Zuckungen leicht die Eingeweide herausgepreßt wurden. Heiße Konservierungsmethoden lieferten keine besonderen Resultate, die Luft aus den Tracheen läßt sich auch später durch Erwärmen des fixierten Objekts in Alkohol oder Äther sehr gut vollständig entfernen. Zur Einbettung wurden folgende kombinierten Methoden angewandt: Alk. abs. + Äther — Collodium — Chloroform — Paraffin und, mit noch besserem Erfolge, statt des Chloroforms Origanumöl,

welches in die mit Collodium durchtränkten Objekte besser einzudringen scheint und sie weniger spröde macht als Chloroform. Große Objekte mußten vor allen Dingen einige Tage in mehrfach gewechseltem Paraffin liegen bleiben, da nur zu leicht etwas Chloroform resp. Origanumöl im Objekte zurückbleibt. Von allen untersuchten Arten wurden Querschnittserien hergestellt, die allein völlig genügten, um das Organ in seinem ganzen Verlauf kennen zu lernen. Zur Kontrolle fertigte ich von den Arten, die mir in größerer Anzahl zur Verfügung standen, Serien von Sagittalschnitten an, die besonders von dem Drüsenapparat sehr klare Bilder lieferten. Die Färbung mit Hämatoxylin (nach GRENACHER) bewährte sich in allen Fällen, differenziert wurde nach VAN GIESON oder mit Pikrinsäure + Indigokarmin, welches letzteres für die Drüsen besonders geeignet erschien.

Zur Untersuchung der Strahlhaare benutzte ich teils die Schnittserien, teils fertigte ich von dem ganzen Büschel Präparate in Carbolglycerin an; auch in Wasser ließ sich die Struktur der Haare sehr gut erkennen. Ferner arbeitete ich mit der binokularen Präparierlupe und macerierte eine Anzahl Tiere verschiedener Arten mit Kalilauge, um mir über die Lage und die gröbere Anatomie des Organs Klarheit zu verschaffen; schließlich wurden auch gelegentlich Beobachtungen am lebenden resp. chloroformierten Tiere gemacht.

Bei den Sphingiden sowohl wie bei den Noctuiden besteht das Duftorgan an der Basis des Abdomens aus jederseits einem Drüsenfeld, das im 2. Segment gelegen ist, und je einem im 1. Segment entspringenden Büschel von Strahlhaaren, die dazu dienen, den von den Drüsen gelieferten Duftstoff auf ihrer Oberfläche zu verteilen und dadurch eine rasche Verdunstung zu bewirken. Es wird sich empfehlen, von dem Organ der Sphingiden auszugehen, teils weil nur dieses bisher in seinem Bau bekannt geworden ist, teils weil das Organ der Noctuiden zweifellos eine höhere Differenzierung als das Sphingidenorgan darstellt. Die wenigen Autoren, die über das Duftorgan der Eulen geschrieben haben, waren der Ansicht, daß dasselbe von dem der Sphingiden wohl nur durch größere Länge der Strahlhaare und ähnliche unwesentliche Merkmale verschieden sei. Ein genaueres Studium hat mich aber überzeugt, daß die vorhandenen Unterschiede doch so wesentlich sind, daß man zwar das

eine Organ vielleicht noch auf das andere zurückführen kann, daß aber eine selbständige ausführliche Beschreibung des Noctuidenorgans durchaus notwendig erscheint.

So wird denn letzteres den Hauptteil meiner Arbeit bilden, während die Darstellung des Sphingidenorgans mehr nur eine kritische Studie sein soll, die wesentlich neue Punkte nicht enthalten wird, die aber des Zusammenhanges wegen und zum Verständnis des Noctuidenorgans unerläßlich war. Noch bei 2 anderen Lepidopterenfamilien sind Duftbüschel an der Basis des Abdomens nachgewiesen, bei den Agaristiden [HAASE (2), RÖBER] und bei den Cocytiden [HAASE (2)]; leider waren mir diese exotischen Familien zur näheren Untersuchung nicht zugänglich. Es wäre sehr interessant festzustellen, ob die Organe dieser Familien etwa Übergänge zwischen Sphingiden und Noctuiden darstellen oder ob sie nach der einen oder anderen Richtung über dieselben noch hinausgehen; möglich wäre auch natürlich, daß ihre Organe mit den hier besprochenen überhaupt nicht in näherer Beziehung stehen, sondern einen oder mehrere Typen für sich bilden.

Durch das liebenswürdige Entgegenkommen der Herren im Museum für Naturkunde war es mir möglich, wenigstens am trockenen Material einige 50 Arten der Agaristiden auf das Vorhandensein der Duftbüschel zu prüfen. Da dasselbe ungefähr bei 40 Arten, zumeist aus den Gattungen *Eusemia* und *Xanthospiloptera* [HAASE (2) nennt: *Agarista*, *Eusemia*, *Burgena*], deutlich erkennbar war, darf man wohl annehmen, daß der Prozentsatz der Arten mit Duftorganen in dieser Familie ein weit größerer ist als bei den Noctuiden, um so mehr als ich den Haarpinsel nur wahrnehmen konnte, wo er zufällig herausgestreckt war, während er mir, da eine Präparation der Sammlungsexemplare natürlich nicht angängig war, überall entgehen mußte, wo er zwar vorhanden, zufällig aber bei allen Exemplaren eingeschlagen war. Es würde daher nicht überraschen, wenn es sich später herausstellen sollte, daß die Agaristidenmännchen ausnahmslos mit dem abdominalen Duftorgan ausgestattet sind. Die Lage des Organs entspricht, soweit es sich an den trockenen Stücken feststellen ließ, durchaus der bei den Noctuiden; der Strahlhaarpinsel erstreckt sich bis zum 4. Abdominalsegment oder noch darüber hinaus; es scheint also eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Noctuiden- und nicht mit dem Sphingidenorgan zu bestehen, wie bei der sehr nahen Verwandtschaft von Agaristiden und Noctuiden von vornherein zu erwarten stand.

### Das Duftorgan der Sphingiden.

Die Literatur über das Duftorgan der Sphingiden reicht sehr weit zurück, doch war es zunächst als solches nicht erkannt worden; vielmehr glaubten die ersten Autoren, welche die Höhlungen und die darin wurzelnden Haarpinsel an der Basis des Abdomens bei *Acherontia atropos* beschrieben, in diesem eigentümlichen Organ den Apparat gefunden zu haben, mit dessen Hilfe der Totenkopf seinen pfeifenden Ton hervorbringen kann.

Hier sind zu nennen: LOREY (1842?) und GOUREAU (1837); schon der letztere erkannte bald (2, 1838), daß das Organ nicht allen Individuen zukomme, dieses also auch nicht den Ton, den alle ertönen lassen, verursachen könne, und bald darauf (3, 1840) vermutet er, daß der Haarbüschel eine Eigentümlichkeit der Männer sei und vielleicht „dans l'accouplement ou dans les préliminaires de l'amour“ eine Rolle spiele „pour charmer ou pour exciter leurs femelles“, eine Ansicht, die im ganzen zweifellos das Richtige getroffen hat, nur hatte er das eigentliche Reizmittel, den Duft, noch nicht erkannt. NORDMANN (1858) kehrte wieder zu der älteren Ansicht zurück, er glaubte den Stimmapparat entdeckt zu haben. Auch als man auf den Duft aufmerksam wurde, den manche Sphingiden ausströmten, erkannte man zunächst nicht, daß derselbe von den abdominalen Haarpinseln ausgeht. GIRARD (1867) meinte, die Ausscheidung des Duftes sei „liée sans doute à la sécretion spermatique“. Erst 1870 wurde an *Protoparce convolvuli* das Duftorgan als solches von STEFFANELLI entdeckt und von TARGIONI TOZZETTI ziemlich eingehend beschrieben; dieser bildet unter anderem auch bereits die Drüsenzellen am Grunde der Strahlhaare ab. SWINTON (1) 1877 widerlegt endgültig die Ansicht, daß es sich bei *Acherontia atropos* um einen Tonerzeugungsapparat handeln könnte, und erklärt das Organ für einen sekundären Geschlechtscharakter, der in ähnlicher Weise auch bei vielen Eulen vorkomme. Unabhängig von diesen Ergebnissen entdeckte FRITZ MÜLLER (1, 2, 1878) an einem brasilianischen Schwärmer die Haarpinsel und stellte sie experimentell als Duftorgane fest, und er knüpft daran die Vermutung, daß sich die gleichen Organe auch bei den europäischen Schwärmern finden dürften. Desgleichen fand REICHENAU (1, 1880) ohne Kenntnis der früheren Literatur den Duftapparat bei *Sphinx ligustri* und deutete ihn auch richtig. Er untersuchte zuerst das Organ etwas genauer (2, 1880); er erkannte den Hautsack, in dem die Haare gemein-

schaftlich geschlossen nebeneinander wurzeln. Der Sack sollte eine weiße wolkige Masse enthalten; durch Muskelzug würde die „Duftmasse“ aus dem Sack in die Haare gepreßt und an deren Spitze ausgespritzt. Er hielt also die Haare für Kapillarröhren, in deren Hohlraum die eigentümliche Duftsubstanz in Gestalt kleiner Bläschen enthalten sei. Diese Bläschen REICHENAU'S sind als die später vielfach besprochene wabige Struktur zu deuten. Er kam zu der Ansicht, daß der Duftpinsel, der nur den ♂♂ zukommt, ein Mittel zur geschlechtlichen Anregung der ♀♀ sein müsse. Die ventrale Lage erklärt sich dadurch, daß der Mann bei der im Fluge stattfindenden Begattung sich von oben her dem Weibe nähert. Diese Theorie trifft zweifellos das Richtige und gilt nicht nur für die Sphingiden, sondern auch für die Noctuiden. FUEGNER (1880) bestätigte REICHENAU'S Entdeckung durch Beobachtung lebender Falter von *Sphinx ligustri*. ARNHART beschreibt in demselben Jahre den Duftpinsel von *Acherontia atropos* als neu. Er hält den Apparat für ein Kitzelorgan; das Ausstülpen scheint ihm mit forciertem Ein- und Ausatmen zusammenzuhängen. BERTKAU (1) gibt 1884 eine eingehende Beschreibung des Organs bei *Acherontia atropos*, die im allgemeinen wohl als zutreffend bezeichnet werden kann. Daß der an der Insertionsstelle der Strahlhaare sitzende Muskel nicht nur eine Spreizung des Haarpinsels bewirkt, sondern ihn auch gleichzeitig aus der Falte herausschiebt, halte ich nicht für richtig; vielmehr wird letzteres sicher durch Blutdruck bewirkt.

BERTKAU entdeckte an *Acherontia atropos* das im 2. Abdominalsegment am Grunde der Schutzfalte gelegene große Drüsenfeld, dem allein er die Produktion des Duftstoffes zuschreibt, während an der Basis der Strahlhaare Drüsen nicht vorhanden seien. Darin sieht er einen wichtigen Unterschied, resp. eine höhere Differenzierung gegenüber *Sphinx ligustri*, *convolvuli* und anderen, irrtümlicherweise; denn erstens fehlen die Basaldrüsen *Acherontia atropos* nicht (ILLIG), und zweitens dürfte das 2. isolierte Drüsenfeld bei allen Sphingiden vorkommen, bei denen das Duftorgan überhaupt entwickelt ist. Jedenfalls ist es bei *Sphinx ligustri* vorhanden (ILLIG), und bei *Deilephila euphorbiae* konnte ich es gleichfalls nachweisen. Wir werden später sehen, daß dieses Drüsenfeld, dem schon hier bei den Sphingiden der wesentlichste Teil der Duftstoffbereitung zufällt, in wesentlich veränderter Gestalt bei den Noctuiden wiederkehrt und dort diese Funktion allein übernimmt, da bei den Noctuiden Drüsen an der Basis der Strahlhaare in der Tat nicht vorhanden sind. Die

VON BERTKAU für *Acherontia atropos* angenommene höhere Differenzierung ist also erst bei den Noctuiden eingetreten, nicht schon innerhalb der Familie der Sphingiden.

Es sei darauf hingewiesen, daß sich entsprechende Verhältnisse auch bei anderen Duftorganen am Körper der Lepidopteren finden, daß nämlich Nebendrüsen (ILLIG), die mit den den Duft ausstrahlenden Haaren keinen Zusammenhang haben, die Basaldrüsen unterstützen oder auch allein die Funktion der Secretbereitung übernehmen, während die Basaldrüsen mehr und mehr an Bedeutung verlieren. *Pechipogon barbalis* wäre hier als Beispiel zu nennen (ILLIG).

HAASE (1) 1884 gibt eine Morphologie des Organs gleichfalls von *Acherontia atropos*, ohne wesentlich Neues zu bringen. Er beschreibt besonders die Schutzfalte („Bauchtasche“), deren hinterer Raum den Haarpinsel vollständig in sich aufzunehmen vermag. Er erwähnt ein Büschel gelber, 2 mm langer Haare am hinteren Ende der Spalte, durch welches der Strahlhaarpinsel zusammengedrückt in der Falte zurückgehalten wird. Er vermutet, daß besonders die gesteigerten Respirationsbewegungen das Ausstrahlen und die Bewegung der Pinselhaare vermitteln, was ja auch schon ARNHART angenommen hatte; mir scheint diese Ansicht nicht richtig zu sein und die Erklärung mit Hilfe des Blutdruckes viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

Einige literarische und anatomische die Duftdrüsen betreffende Ergänzungen bringt eine weitere Arbeit HAASE's (2, 1885). In seiner umfassenden Arbeit 1887 (3, Teil 2, p. 159 ff.) über Duftapparate indoaustralischer Schmetterlinge geht er näher auf die Duftdrüsen ein, deren Lage und Bau er beschreibt. Er macht eine ganze Anzahl Schwärmer jenes Gebietes namhaft, denen das Duftorgan zukommt. In einem Nachtrag (3, Teil 3, p. 323, 1888) wird noch festgestellt, daß bei *Acherontia atropos*, wie bei den Agaristiden, die Dufttasche nicht in den Pleuren liegt, wie es den Anschein hat, sondern der Bauchplatte angehört; auf diesen Punkt muß ich bei der Arbeit von ILLIG noch zurückkommen.

HAASE vertritt auch die Ansicht (p. 330), daß die Duftapparate als Reizmittel des im Fluge um das Weibchen werbenden Mannes aufzufassen sind, um so mehr als sie nur bei solchen Arten vorkommen scheinen, deren beide Geschlechter gute Flieger sind und auch gleichzeitig fliegen, während sie da fehlen, wo die trägen Weiber zur Befruchtung vom Manne aufgesucht werden müssen.

wie beispielsweise bei den Spinnern. 1888 gibt HAASE (4) Bemerkungen über Duftdrüsen und Duftschuppen im allgemeinen nebst theoretischen Betrachtungen über die Wirkung und das merkwürdig unregelmäßige Vorkommen der Duftorgane.

DALLA TORRE (1885) gibt nur eine Übersicht des damals schon Bekannten. BERKKAU (2, 1887) gibt an, daß der Duftapparat bei *Deilephila euphorbiae* im Vergleich zu *Acherontia* und *Sphinx* schwach entwickelt sei; ich habe dagegen gefunden, daß er dem von *Sphinx ligustri* durchaus nicht nachsteht.

AIGNER-ABAFI (1899) macht einige Angaben über ältere Autoren, die bei *Acherontia atropos* in dem Duftorgan den Apparat zur Erzeugung des quiekenden Tones zu finden glaubten; er selbst steht dieser Ansicht fern und geht nicht näher auf das Duftorgan ein.

Die Arbeiten von STEPHAN (1907) und SWINTON (2, 1908) seien hier nur erwähnt, sie bringen über diesen Punkt nichts Neues.

Es bleibt nun noch die Arbeit von ILLIG (1902) zu besprechen; sie bringt Ergänzungen zu REICHENAU, BERKKAU (1), HAASE (1) und ARNHART und geht besonders auf den Bau der beiden Drüsenfelder ein. ILLIG untersuchte *Acherontia atropos* und *Sphinx ligustri*; für *Deilephila euphorbiae* liegen nach meinen Befunden die Verhältnisse fast genau so. ILLIG's Angaben über die Lage des Organs sind recht ungenau. Allerdings liegt es in einer Falte, „die sich längs über den ersten und zweiten Hinterleibsring da erstreckt, wo Sternit und Tergit zusammentreffen“, damit ist aber nichts gesagt über die morphologische Zugehörigkeit der einzelnen Teile des Organs zu Sterniten oder Tergiten. Aus einer späteren Stelle und der Figurenerklärung scheint hervorzugehen, daß für ILLIG das Tergum unmittelbar an das Sternum grenzt und in dieses übergeht und daß eben an dieser Grenze das Organ gelegen sei. Es ist aber wohl zu berücksichtigen, daß die Verbindung zwischen Bauch- und Rückenschiene durch eine Chitinhaut hergestellt wird, die Pleura (Fig. 1—3 P), die hier am Abdomen der Lepidopteren zwar nicht eine wie Tergum und Sternum stark chitinisierte Schiene darstellt, die aber eine beträchtliche Ausdehnung besitzt und vor allem gerade durch ihre Weichhäutigkeit für die Anlage und den Mechanismus des Organs eine sehr wichtige Rolle spielt. Ich konnte nun auf Schnitten feststellen, daß sowohl die Ursprungsstelle des Strahlhaarbüschels als auch das Drüsenfeld des zweiten Abdominalringes in der Pleura ihren Ursprung nehmen und zwar hart an der Grenze zwischen Pleura und Sternum (Fig. 1 u. 3). Es ist also zweifellos der das

erste Drüsenfeld dorsal begrenzende vielfach gebuchtete Chitinrand (Fig. 2), den ILLIG die Grenze des Tergits nennt, ein Teil der Pleura, die sich von dort noch ein beträchtliches Stück dorsalwärts fortsetzt, und zwar bis über die Stigmen hinaus, die selbst ja, wie bekannt, noch innerhalb der Pleuren liegen. Man erkennt schon bei äußerlicher Betrachtung des ganzen Schmetterlings, daß das Tergum sich ventrad nur etwa bis zum dorsalen Rande des Stigmas erstreckt, dann aber in die Pleura übergeht, deren ventrale Partie medialwärts eingeschlagen ist, wodurch die Schutzfalte zustande kommt. Auf Schnitten ist nun die Pleura ganz unverkennbar durch den eigentümlichen Bau ihres Chitins. Das Chitin vom Tergum wie Sternum besitzt zwar nur geringe Mächtigkeit, scheint aber von sehr fester Beschaffenheit zu sein und färbt sich durch Pikrinsäure intensiv gelb; auch verlaufen sein Außen- und Innenrand nahezu parallel zueinander, so daß die Dicke des Chitins fast überall ungefähr die gleiche ist. Ganz anders sind die Pleuren gebildet. Hier bilden beide Grenzen des Chitins sehr unregelmäßige Buchtungen, besonders zeigt der Außenrand auffallende, bisweilen außerordentlich lange Vorwölbungen (Fig. 1—3 *x*). Auch durchschnittlich ist die Dicke der Chitinbekleidung hier eine mehrmals größere als die am Tergum oder Sternum. Dagegen ist andererseits die Festigkeit offenbar eine viel geringere, das Chitin zeigt sich hier auf Schnitten sehr zart und ein wenig gelblich-grau gefärbt, nur der äußerste laterale Rand erscheint bisweilen kräftiger, besonders die Becher, in denen die etwa vorhandenen teils haarförmigen, teils breiteren Schuppen stecken, werden von kräftigen Chitinringen umgeben. In dem zarten Chitin der Pleuren erkennt man deutliche Lamellenbildung (Fig. 1 u. 3 *lam*), deren feine Streifung im allgemeinen der Oberfläche parallel läuft, häufig aber, besonders an unregelmäßigen Buchtungen des Chitins, in stärkere, schlierenförmig das Chitin durchsetzende Streifen aufgelöst erscheint. Denselben Bau zeigt nun auch das zwischen den Basaldrüsen und den Strahlhaarbechern zutage tretende Chitin (Fig. 1), was mich veranlaßt, diese Partie noch den Pleuren zuzurechnen, um so mehr als HAASE (3, Teil 3, p. 323) für seine Ansicht, das Organ gehöre dem Sternum an, Gründe nicht angibt. Der dem Haarpinsel zugekehrte Außenrand der Pleurenbekleidung zeigt eine große Zahl kleiner Warzen- oder papillenförmiger Vorsprünge (Fig. 1 *y*). Ähnlich dem ersten liegt auch das zweite Drüsenfeld sehr nahe der Grenze des Sternums (Fig. 3), es setzt sich aber der für die Pleuren charakteristische Bau des

Chitins auch ventral der Ursprungsstelle des Drüsenfeldes am Grunde der Falte noch ein kleines Stück fort, und dann erst beginnt das Chitin des Sternums (Fig. 3 bei  $P^1$ ), so daß dieses Nebendrüsenfeld zweifellos der Pleura zugerechnet werden muß. Es sei noch bemerkt, daß auf Querschnitten jedes der beiden Drüsenfelder in gleicher Ebene mit dem Stigma des entsprechenden Segments liegt, es beginnt also der Duftapparat ventral vom ersten und endet ventral vom zweiten Abdominalstigma. Wir werden sehen, daß bei den Noctuiden die Lage des Drüsenfeldes im zweiten Hinterleibsringe durchaus nicht so konstant ist.

Die Basaldrüsen bei *D. euphorbiae* (Fig. 1 *Dr*) scheinen beträchtlich größer zu sein, als aus den Abbildungen ILLIGS hervorgeht, auch liegen sie viel enger aneinander gedrängt; die Länge der einzelnen Drüsenzellen beträgt etwa  $100 \mu$ , der Durchmesser bis zu  $25 \mu$ . Ihre Kerne sind in der Längsrichtung der Zelle etwas gestreckt und messen in der längsten Achse bis zu  $35 \mu$ . Die Drüsen des Nebensfeldes am zweiten Abdominalsegment sind bei *D. euphorbiae* (Fig. 3 *Dr.*) weniger schlank, als sie ILLIG von *A. atropos* abbildet; sie messen in der Längsrichtung etwa  $140 \mu$ , im Durchmesser  $50 \mu$ , die Länge beträgt also kaum das Dreifache der Breite; die entsprechenden Zellen bei *Sphinx ligustri* sind verhältnismäßig länger, ich fand sie aber viel enger stehend, als ILLIG sie abbildet. Die Schutzfalte bietet in ihrem Verlaufe vom 1. zum 2. Drüsenfeld wenig Bemerkenswertes; die Matrix ist viel stärker entwickelt als an anderen Stellen des Körpers. Besonders möchte ich noch auf die Muskulatur hinweisen. Ein kräftiger Muskel (Fig. 1 *m*) erstreckt sich vom Tergit ventralwärts zum Sternit, wo er an einer starken Chitinverdickung nahe der Ursprungsstelle des Strahlhaarpinsels inseriert, unmittelbar an das Drüsenfeld und die Basis der Strahlhaare treten keine Muskeln heran. Dagegen ist die Schutzfalte fast in ihrem ganzen Verlaufe mit Muskeln versehen. Sie ziehen, wie der vorhin erwähnte Muskel den Haarpinsel, die Falte mediad zurück. Die Ausstülpung des Organs erfolgt, wie schon ILLIG angibt, durch Blutdruck.

Caudalwärts von dem zweiten Drüsenfeld also am caudalen Rande des 2. Abdominalringes schließt sich die Schutzfalte, nur die verschiedenartige Ausbildung des Chitins zeigt noch die Stelle an, wo ihre Fortsetzung zu suchen wäre. Das Duftorgan der Spingiden findet also in dem Drüsenfeld des 2. Abdominalsegments seinen Abschluß; wir werden sehen, daß dies bei dem Organ der Noctuiden nicht der Fall ist.

## Das Duftorgan der Noctuiden.

### I. Historische Einleitung.

Die Literatur über das Duftorgan der Eulen ist nicht annähernd so umfangreich wie die entsprechende über Schwärmer; auch wurde das Organ bei den Eulen erst 40 Jahre später entdeckt, wenigstens wird es meines Wissens vor 1877 in der Literatur nicht erwähnt. Das ist um so merkwürdiger, als das Organ hier des öfteren etwa zur doppelten Größe des Sphingidenorgans entwickelt ist, erreichen doch die Strahlhaare bei einigen Eulenarten eine Länge bis über 6 mm; auch kann man es — nicht immer, aber doch recht häufig — an Sammlungsexemplaren recht schön erkennen. Und doch wurde das Organ so lange Zeit völlig übersehen, wahrscheinlich nur, weil die Schwärmer, speziell der Totenkopf, von jeher größeres Interesse erregt haben als die viel unscheinbareren Eulen. Wenn freilich PIERCE noch 1909 das Organ für unbekannt hält, so ist das doch ein Irrtum, denn bereits 1877 weist SWINTON (1) darauf hin, daß ein Haarpinsel ähnlich dem von *Acherontia atropos* bei verschiedenen Gattungen der Noctuiden vorkommt, und die Herausgeber der Zeitschrift bemerken dazu, daß schon wenige Jahre früher ein Mitglied der Entomological Society ein Männchen einer Eulenart mit vorgestrecktem Duftpinsel vorgezeigt habe. 1887 beschreibt POLLACK kurz den Duftapparat von *Hadena atriplicis* und *litargyria*, und noch in demselben Jahre erschien eine etwas ausführlichere Arbeit von BERTKAU (2). POLLACK weist auch bereits darauf hin, daß die Organe nur den Männern zukommen. Im übrigen gibt er nur kurz die Lage und das Aussehen des Duftbüschels an, ohne auf Details einzugehen. BERTKAU (2) führt eine Reihe weiterer Gattungen an, in denen er den Duftapparat gleichfalls festgestellt hat, und geht auch etwas näher auf die Anatomie ein. Wenn er sagt: „die Duftschuppen kleiden den Hohlraum der Tasche dicht aus und sind kurz becherförmig mit elliptischem Querschnitt und abgestutztem verjüngten Ende. Verschieden von den Sphingiden sitzt eine Duftschuppe nicht auf einer großen Drüsenzelle, sondern es gehören zu einer Duftschuppe mehrere der kleinen Duftzellen“, so beweist das zweifellos, daß er den eigentlichen Duftapparat überhaupt nicht gefunden hat; denn wie später gezeigt werden soll, besteht derselbe gerade aus einer nur geringen Anzahl auffallend großer Drüsenzellen, zu deren jeder eine Duftschuppe gehört. Ferner kleiden die

Duftschuppen nicht den Hohlraum der Tasche aus, sondern sie entspringen sämtlich dicht beieinander, in dem mehr oder weniger tief mediad in den Körper verlagerten Drüsenfeld, und schließlich sind sie nicht kurz becherförmig, sondern haarförmig von 0,35—2,00 mm Länge. Ich vermute, daß BERTKAU die gewöhnlichen Schuppen der Falte und die darunter liegenden Hypodermiszellen gemeint hat; vielleicht hat er auch den merkwürdigen Bau der Endtasche bei *Dichonia* oder *Brotolomia* erkannt und nun diese für das duftproduzierende Organ gehalten. Doch scheint mir seine Beschreibung eher auf die Auskleidung der Falte hinzuweisen. HAASE (2, Teil 3, 1888) verweist nur auf die eben besprochene Arbeit BERTKAU's und fügt hinzu, daß der Bauchpinsel auch bei den Männern indischer Leucanien vorkomme. Eine andere Arbeit HAASE'S (3) aus demselben Jahre bringt anatomisch nichts Neues. Die theoretischen Betrachtungen sollen an anderer Stelle zur Sprache kommen. Diese Beobachtungen von POLLACK, BERTKAU und HAASE scheinen nur wenig bekannt geworden zu sein. PETERSEN sowohl wie PIERCE glaubten, in dem Organ etwas Neues entdeckt zu haben, und auch STEPHAN und SWINTON (2) erwähnen die früheren Arbeiten nicht, scheinen sie aber doch wohl gekannt zu haben. PETERSEN (1) gibt den Duftapparat für Hadeniden an und teilt seine Beobachtungen über den Cumarinduft des Organs bei *Dyschorista suspecta* mit. 1907 (2) beschreibt er den Strahlhaarpinsel und die Endtasche bei *Miana bicoloria*, die letztere unter dem Namen einer „Dufttasche“. Mir scheint dieser Ausdruck wenig zutreffend, denn wie wir sehen werden, hat diese Tasche mit der Duftproduktion nichts zu tun, sondern bildet nur den Abschluß der Schutzfalte und dient zur Aufnahme der wohl besonders zarten Spitzen der Strahlhaare. Die Abbildung, die PETERSEN von dieser Endtasche gibt, entspricht nicht meinen Befunden. Da seine Beschreibung nur wenig eingehend ist, mir selbst *Miana* leider lebend nicht zur Verfügung stand, muß ich die Frage offen lassen, ob *Miana* einer der von mir untersuchten Gruppen einzuordnen ist oder ob sie einen weiteren Typus repräsentiert. STEPHAN (1907) erwähnt nur kurz, daß Duftbüschel gleich denen von *Acherontia atropos* auch bei *Leucania*, *Mamestra*, *Hadena* und anderen vorkomme, wahrscheinlich im Anschluß an BERTKAU. SWINTON (2) teilt in dieser zweiten Arbeit, die etwas ausführlicher auf das Thema eingeht als die erste vom Jahr 1877, die Lepidoptera nach dem Vorkommen von Duftapparaten in 3 Gruppen: I. „Scent fans on abdomen of male“, II. „Scent fans on body, legs or wings

of male“, III. „Female attracts male“. Zur 1. Gruppe rechnet er die Sphinginen und Noctuiden, zur 2. die Catocalen, Pyraliden, Geometriden, Tagfalter, Tortricinen und *Hepialus*, zur letzten die Bombycinen. Eine nähere Verwandtschaft der Vertreter der einzelnen Gruppen zueinander wird man daraus schwerlich ableiten dürfen. Er führt eine größere Zahl von Arten an, deren Männchen durch Duftbüschel ausgezeichnet sind, indem er bei den einzelnen Arten Notizen über die Farbe der Strahlhaare (weiß, gelb, orange, selten schwarz) und über die Art des Geruches (Terpentin, Weinessig, Rainfarn) einschaltet. PIERCE endlich beschreibt nur kurz Lage und Aussehen des Pinsels, um die Aufmerksamkeit auf diese — scheinbar unbekanten — Organe zu lenken. In der ausführlichen Liste der britischen Noctuiden hat er bei allen daraufhin untersuchten Arten angegeben, ob die Haarbüschel gefunden wurden oder nicht; auf die Anatomie geht auch er nicht ein. So ist also BERTKAU der einzige geblieben, der eine anatomische Beschreibung des Noctuidenorgans versucht hat, wie wir sahen, mit wenig Erfolg.

## II. Eigene Untersuchungen.

Ich werde nun im Folgenden an der Hand meiner eigenen Untersuchungen eine möglichst genaue Schilderung des Organs mit seinen zahlreichen, mehr oder weniger bedeutenden Modifikationen geben.

### 1. Äußere Morphologie.

Wir betrachten zunächst die Lage des Organs und seinen äußeren Bau, wie er sich mit Hilfe der Lupe am lebenden oder gut konservierten unzergliederten Tier erkennen läßt. Am trockenen Exemplar kann man zwar häufig noch das Vorhandensein des Organs und seine ungefähre Lage feststellen, doch erscheinen die Umrisse meist durch Schrumpfung nicht unwesentlich abgeändert. Ich fand bei allen untersuchten Arten im wesentlichen die gleichen äußeren Verhältnisse; die folgende Beschreibung bezieht sich auf *Dichonia aprilina*, von welcher Art mir Männchen in größerer Anzahl zur Verfügung standen. Es erstreckt sich eine Falte jederseits vom 1. bis zum analen Ende des 4. Abdominalsegments (Textfig. A u. B); diese Falte kommt dadurch zustande, daß die an das Sternum grenzende ventrale Partie der Pleura medialwärts eingebuchtet ist, ähnlich wie wir es bei den Sphingiden fanden. Dadurch wird eine Klappe gebildet, die das zugehörige Sternum mehr oder weniger weit über-

ragt. Am 1. Segment liegt der ventrale Rand dieser Klappe ziemlich weit dorsal, allmählich rückt sie ventrad weiter herab, und die 2. und 3. Pleura sind weit vorgebuchtet und ragen etwa halbkreisförmig über die Sterna ventralwärts vor. Der Scheitel dieses Halbkreises liegt an der Grenze des 2. und 3. Abdominalsegments.

Caudalwärts tritt dann die Klappe dorsad wieder mehr zurück, wodurch die Falte an Tiefe abnimmt, um gegen das caudale Ende des 4. Segments fast ganz zu schwinden. Hier am 4. Segment geht nun die Falte in eine tiefe Tasche über, die „Dufttasche“

PETERSEN'S. Meist ist von dieser Schlußtasche äußerlich nichts zu sehen; sie liegt normalerweise tief ins Innere des 4. Abdominalsegments eingestülpt (Textfig. B) und mündet durch einen schmalen Spalt nach außen. Die Breite dieses Spaltes beträgt, wenn die Schlußtasche eingezogen ist, nur wenige hundertstel Milli-

meter, und die Tasche ragt in diesem Zustande sehr weit ins Innere, bisweilen bis zu etwa einem Drittel des gesamten Körperdurchmessers (Textfig. D u. E). Hervorgestülpt findet man diese

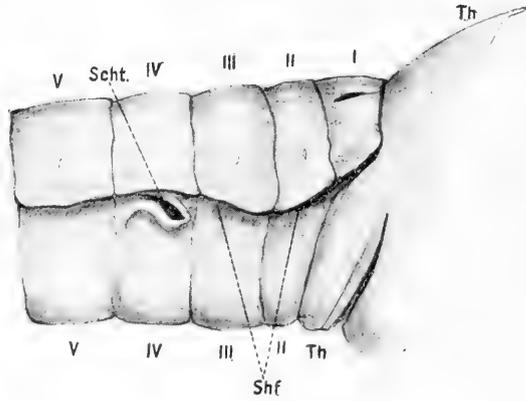


Fig. A.

*Dichonia aprilina*. Seitenansicht mit vorgestülpter Schlußtasche. 10:1.

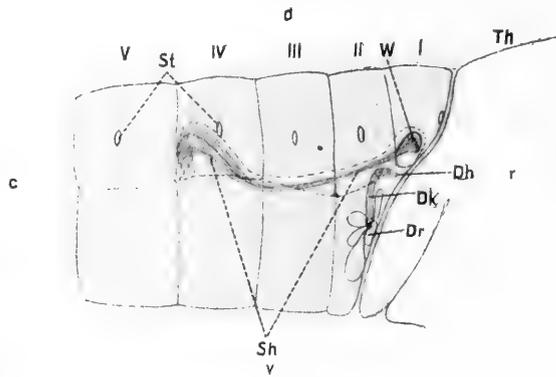


Fig. B.

*Dichonia aprilina*. Duft- und Strahlapparat der rechten Seite, schematisch. Die punktierte Linie bezeichnet die Grenzen der Strahlhaarfalte mitsamt der (mehr senkrecht zur Bildebene zu denkenden) Schlußtasche. 10:1.

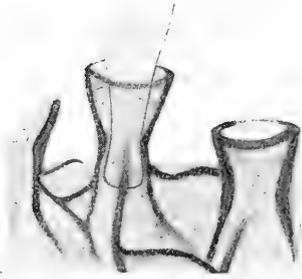


Fig. C.

Einzelne Chitinbecher aus der Wurzel des Strahlhaarbüschels von *Dichonia aprilina* mit netzförmigem Chitinbalkenwerk.

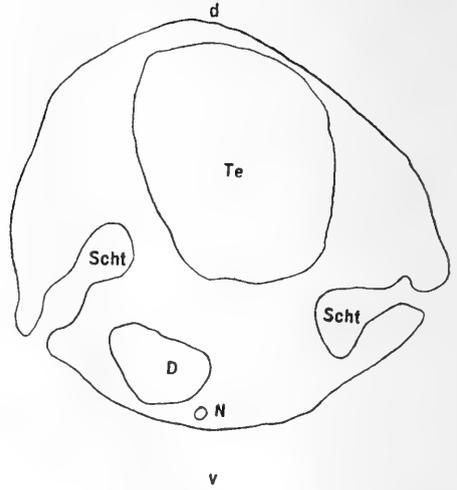


Fig. D.

*Brotolomia meticulosa*. Querschnitt durch das 4. Segment mit den beiden Schlußtaschen. 25:1.

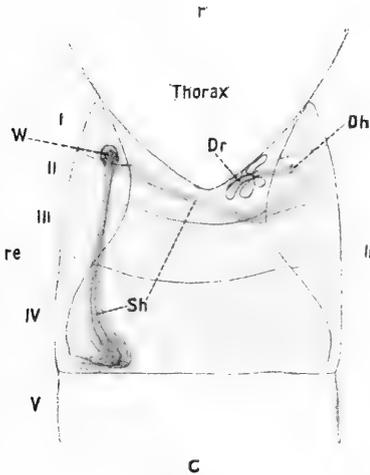


Fig. E.

*Dichonia aprilina*. Ventralansicht. Es ist nur die eine (funktionell zusammenhängende) Hälfte der beiden Duftorgane dargestellt, nämlich das Strahlorgan der rechten und das Drüsenorgan der linken Seite. Die Strahlhaare sind in Ruhelage und in der dem Drüsenorgan genäherten Stellung dargestellt. Die punktierte Linie bezeichnet (wie in Fig. B) die Grenzen der Strahlhaarfalte und der Schlußtasche. 10:1.

Tasche nur selten, dagegen läßt sie sich durch Druck künstlich leicht sichtbar machen. Es tritt dann eine wulstige Partie hervor (Textfig. A *Scht*), ventral von der durch das Tergum gebildeten Klappe. Dieser Wulst beginnt nahe dem Analrande des Segments, erstreckt sich von da rostralwärts, indem er einen ventrad offenen Bogen von geringer Krümmung beschreibt, bis zum rostralen Ende des Segments. Hier biegt er ziemlich scharf in spitzem Winkel um, wendet sich bis zu einem Drittel des Segments schräg ventral- und caudalwärts, bildet dann einen zweiten, weniger scharfen Knick und setzt sich — in stumpfem Winkel zur bisherigen Richtung — dorsal und gleichzeitig caudalwärts bis fast zum caudalen Ende des Segments fort, wo

er — ventral von seiner Ursprungsstelle — in einem kurzen, ziemlich stark gekrümmten, ventrad offenen Bogen endet; der ventrad und caudad gerichtete freie Schenkel dieses Bogens flacht sich allmählich ab, um schließlich ganz zu schwinden.

In dieser Schlußtasche liegt das apicale Drittel des Strahlhaarbüschels im Ruhezustande verborgen.

## 2. Der Strahlhaarapparat.

Wir sahen, daß schon bei den SpHINGIDEN eine räumliche Trennung der beiden funktionell verschiedenen Bestandteile des Duftorgans angebahnt ist, daß nämlich das Drüsenfeld, dem die Hauptaufgabe bei Bereitung des Duftsecrets zufällt, nicht an der Basis der Strahlhaare liegt, sondern weit davon entfernt, am zweiten Segment, sich ausgebildet hat, während die Drüsen an der Basis der Strahlhaare bei der Duftproduktion zweifellos nur eine untergeordnete Rolle spielen. Diese Trennung von Drüsen- und Strahlapparat geht nun bei den EULEN viel weiter. Hier treten die Basaldrüsen des 1. Segments ganz zurück, so daß der Strahlapparat lediglich der mechanischen Funktion der Ausbreitung des Secrets auf einer möglichst großen Oberfläche dient, während das sekundäre Drüsenfeld des 2. Segments allein die Funktion der Secretabsonderung übernimmt.

Wir wollen im Anschluß an die geschilderten äußeren Verhältnisse zuerst den Strahlapparat behandeln. Derselbe besteht aus einem am 1. Segment entpringenden (Textfig. B u. E *W*) vorstreckbaren Büschel an der Basis kräftigerer, im apicalen Drittel sehr zarter Haare (Textfig. B u. E *Sh*) und aus der diese Haare im Ruhezustande vollständig verbergenden Schutzfalte (Textfig. A *Shf*; in Textfig. B u. E durch die punktierte Linie angedeutet), die in der tiefen Schlußtasche (Textfig. A *Scht*) ihren Abschluß findet.

Im ersten Abdominalsegment findet sich am Grunde der Schutzfalte eine sackartige Vertiefung (Textfig. B *W*; Fig. 4 u. 18 *Sa*), die, wie auf Sagittalschnitten leicht erkennbar, ungefähr bis zu einer Linie reicht, welche die Stigmata (*St*) miteinander verbindet. Gegenüber dem SpHINGIDENorgan bedeutet diese Verlagerung in die Tiefe zweifellos eine höhere Differenzierung. Den Boden dieses Sackes bildet eine starke Chitinschicht, die von zahlreichen, von becherförmigen Chitinringen umgebenen Löchern durchbrochen ist, in deren jedem ein Strahlhaar wurzelt (Fig. 4 u. 5). Es sind etwa 300 bis 400 Strahlhaare vorhanden. Die Chitinringe zeigen an ihrem apicalen Ende einen kreisrunden Querschnitt mit einem Durchmesser

von ca.  $10 \mu$ ; an ihrer Basis finden sich unregelmäßige Chitinwülste, die, von einem zum anderen Ring ziehend, ein Netzwerk von Chitinleisten darstellen (Textfig. C). Auf Längsschnitten erkennt man, wie der Becher sich nahe der Basis zunächst etwas bauchig erweitert, dann folgt eine ringförmige Einschnürung, während sich das apicale Ende wieder ein wenig trichterförmig erweitert. Die Strahlhaare verzüngen sich an ihrer Basis stark, durchsetzen mit ihrem Stiel den Trichter und den engen Ring und verbreitern sich dann in der bauchigen Alveole knopfförmig, wodurch einerseits große Festigkeit der Verankerung, andererseits eine genügende Beweglichkeit gewährleistet wird, wie sie zur Ausspreizung des Büschels erforderlich ist. Unmittelbar auf die durchlöchernte Chitinplatte folgt eine unregelmäßige Lage großer Zellen (Fig. 5 Bz); dieselben ragen in die Chitinbecher bis zur Ringfurche hinein und treten hier mit dem zugehörigen Strahlhaar direkt in Verbindung. Bei *Dichonia* könnte man zweifelhaft sein, ob man an der Basis der Strahlhaare Drüsen oder gewöhnliche Haarbildungszellen vor sich hat: jedenfalls wären diese Drüsen im Vergleich zu den Basaldrüsen der Sphingiden dann nur noch sehr wenig entwickelt. Bei allen anderen untersuchten Arten, z. B. *Leucania*, *Brotolomia*, *Orthosia*, *Hadena*, *Cucullia* usw., sind an der Basis der Strahlhaare sicher keine Drüsenzellen vorhanden; und da die Drüsen des 2. Segments, wie wir später sehen werden, gerade bei *Dichonia* vorzüglich entwickelt sind, müssen wir den Basalzellen auch bei dieser Gattung die Drüsenfunktion wohl absprechen. Allerdings zeigt *Dichonia* auch in anderer Hinsicht Abweichungen gegenüber den anderen Eulen: die Muskulatur (Fig. 5 m) des Strahlhaarpinsels erinnert etwas an die der Sphingiden, insofern einzelne Muskelstränge zwischen den Basalzellen an der die Strahlhaare tragenden Chitinschicht inserieren, das Abdomen eine Strecke weit in dorsoventraler Richtung durchziehen und mit ihrem anderen Ende am Tergum angeheftet sind. Diese Muskeln haben offenbar die Aufgabe, den durch Blutdruck vorgestülpten Pinsel in seine Ruhelage zurückzuziehen. Eine ganz andere Muskulatur fand ich bei den anderen Gattungen (Fig. 4 u. 18 m'); diese besitzen ein ziemlich kräftiges Muskelpaket, dessen einzelne Stränge mit ihren beiden Enden an zwei voneinander entfernten Stellen der die Strahlhaare tragenden Chitinplatte inserieren, so daß ihre Kontraktion die Ränder dieser Platte einander nähert, ihr Zentrum dagegen nach außen vorwölbt. Dadurch wird eine weitgehende pinsel- oder sternförmige Auseinanderspreizung der Strahl-

haare bewirkt. Außerdem aber sind auch hier einige, wenn auch nur wenige solcher Muskelstränge vorhanden, wie sie soeben von *Dichonia* erwähnt wurden. Medialwärts von diesem Wurzelfelde des Strahlhaarbüschels findet sich an der die Einsackung umhüllenden Schutzfalte eine starke Chitinverdickung (Fig. 4 *Ch'*); an derselben greift ein zum Tergum ziehender Muskel an (Fig. 4 *m*<sup>2</sup>), dessen Kontraktion eine Einrollung dieses basalen Teiles der Schutzklappe bewirkt.

### 3. Die Strahlhaare.

Die Länge der Strahlhaare ist bei den einzelnen Arten verschieden, sie beträgt etwa 4 mm bei *Mamestra persicariae*, etwa 6 mm bei *Dichonia aprilina*. Auch der Durchmesser variiert in ziemlich weiten Grenzen; ich bestimmte ihn an der dicksten Stelle zu 0,0085 mm bei *Scopelosoma satellitia*, zu 0,009 mm bei *Orthosia helvola*, zu 0,01 mm bei *Mamestra persicariae*, zu 0,018 mm bei *Leucania l-album*, zu 0,02 mm bei *Dichonia aprilina* und *Cucullia artemisiae* und zu 0,022 mm bei *Brotolomia meticulosa*. Bei einigen, z. B. *Mamestra*, *Cucullia*, sind die Haare nur ganz schwach gelblich tingiert, so daß sie leicht übersehen werden. Bei anderen sind sie mehr oder weniger stark gebräunt, und beispielsweise bei *Brotolomia* bilden sie jederseits einen dichten durch tief schwarzbraune Färbung leicht ins Auge fallenden Pinsel. In der Ruhelage sind die Haare bald nach ihrem Austritt aus dem Sack in die Schutzfalte ganz dicht aneinander gedrängt und verlaufen so, ein Büschel von nur 0,14–0,15 mm bildend, eng geschlossen über das 2. und 3. Segment (Textfig. B *Sh*). Am rostralen Ende des 4. Segments, d. h. beim Beginn der Schlußtasche, lockern sie sich etwas, senken sich proximalwärts bis zum Grunde der Tasche, biegen hier um und verlaufen nunmehr in entgegengesetzter Richtung, also distad bis wieder zur Mündung der Tasche, wo sie enden. Die Haare sind nämlich nicht ganz gerade, sondern ihr apicales Drittel etwa beschreibt einen Kreis von ziemlich starker Krümmung, so daß die Richtung der Haarspitze fast im rechten Winkel zu der Richtung der Haarbasis steht. Liegt das Haar in der Schutzfalte geborgen, so ist seine Spitze proximad gerichtet, d. h. sie zeigt in die Tasche hinein. Durch das Öffnen der Falte tritt eine Drehung des Wurzelfeldes der Strahlhaare ein in dem Sinne, daß deren Spitzen zunächst mediad bis schließlich fast distad gerichtet werden. Daher kommt es, daß man so oft an getrockneten Exemplaren von dem Strahlhaarbüschel nichts sieht

als einen kurzen, vom 4. Abdominalsegment fast senkrecht abstehenden Haarschopf. Ohne die erwähnte Drehung lassen sich die verschiedenen Stellungen, in denen man die Strahlhaare antrifft, nicht erklären, da eine willkürliche Beugung der Haare in sich selbst ausgeschlossen ist; der Bau, speziell die Muskulatur der Schutzfalte, rechtfertigt diese Annahme vollkommen, und ich habe diese Aus- und Einrollungen auch an frischen Exemplaren, besonders von *Leucania*, feststellen können; später bei Besprechung der Wechselwirkungen von Drüsen- und Strahlapparat werde ich auf diese Verhältnisse nochmals eingehen müssen.

Die oben für den Durchmesser der Haare angegebenen Zahlen gelten nicht für alle Partien derselben. Nahe der Basis sind sie stets erheblich dünner, und nach der Mitte zu wird der Durchmesser noch geringer; im zweiten Viertel sind die Haare am dünnsten und gleichzeitig am stärksten chitinisiert. Von da an nehmen sie apicalwärts wieder an Umfang zu, um im letzten Viertel ihre größte Dicke zu erreichen. Die Spitze ist meist stumpf abgerundet; bei *Brotolomia meticulosa* (Fig. 6) verjüngt sich das Haar allmählich, und nur das äußerste Ende ist gerundet.

Die Struktur der Haare ist an den stärker chitinierten Partien schwer zu erkennen; an Quer- und besser noch an Schrägschnitten sieht man, daß zarte Chitinleisten (bei *Dichonia aprilina* etwa 30) auf der Oberfläche entlang ziehen. An ihrer viel zarteren apicalen Hälfte zeigen die Haare eine ganz andere Struktur. Hier erscheint die Oberfläche durch feine Furchen in kleine Felder von rhombischer Form geteilt, die wie die Schuppen eines Fichtenzapfens angeordnet sind, d. h. in spiralen Reihen das Haar umziehen (Fig. 6). Bei *Brotolomia meticulosa*, *Leucania l-album*, *Mamestra persicariae* ist diese Anordnung eine sehr regelmäßige, wenn auch abweichende Stellen gelegentlich vorkommen. Bei anderen, z. B. *Dichonia aprilina*, erscheint sie weniger konsequent durchgeführt, doch bleibt sie im Prinzip deutlich erkennbar. Auf einen schrägen Streifen rund um das Haar herum kommen bei *Mamestra persicariae* etwa 12 solche Feldchen, bei *Dichonia aprilina* etwa 18, bei *Brotolomia meticulosa* etwa 24. Bei *Orthosia helvola* sind die Feldchen verhältnismäßig größer als bei den anderen Arten und weniger regelmäßig angeordnet. Auf Querschnitten sieht man am Rande des Haares sehr kleine knopfartige Vorsprünge, und ich glaube mitten auf jedem kleinen Feldchen (bei *Dichonia aprilina*, *Mamestra persicariae*, *Brotolomia meticulosa*) eine winzige warzenförmige Erhöhung gefunden zu

haben, die dann mit den Vorsprüngen identisch wären. Da die Haare Farbstoffe nicht annehmen, stieß ihre Untersuchung des öfteren auf Schwierigkeiten, da die Schnitte in Canada-Balsam meist viel zu sehr aufgehellt waren und nur die Umrisse erkennen ließen; am besten zeigten die Verhältnisse Totalpräparate des Haarpinsels in Carbolglycerin oder Wasser. Es sei noch bemerkt, daß der Querschnitt der Haare durchaus nicht immer, wenn auch meistens, kreisförmig ist, sondern bisweilen auch unregelmäßig polygonale Formen zeigt (*Leucania l-album*).

#### 4. Die Strahlhaarfalte (Schutzfalte).

Es wurde schon hervorgehoben, daß die Schutzfalte (Fig. 7—9, *Shf*) im wesentlichen durch eine Faltung der Pleura zustande kommt. Die ventrale Kante dieser Falte liegt unmittelbar an der Grenze zwischen Pleura und Sternum, und stellenweise beteiligt sich das Sternum an ihrer Bildung, indem sein Rand eine kurze Strecke medialwärts umgeschlagen ist (Fig. 9); die ganz verschiedenartige Ausbildung des Chitins läßt stets die Grenze von Pleura und Sternum ziemlich genau feststellen. Jedenfalls gehört immer bei weitem der Hauptteil der Falte der Pleura an. Diese bildet dorsal von der Falte meist noch eine Vorstülpung (*Kl*), die sich schützend über die Falte wölbt. Diese vorspringende Klappe wird dadurch in ihrer Lage festgehalten, daß der dünne Muskelstrang (*pm*), dessen dorsales Ende der Grenze des Tergums ansitzt und der die Pleura, ihrer Matrix eng anliegend, in ihrer ganzen Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung begleitet, dorsal von der Klappe sich von der Körperwand etwas abhebt und ventral von der Klappe, also am dorsalen Rande der Schutzfalte wieder ansetzt. Die Kontraktion dieses Muskels muß eine Vorwölbung der freien Partie der Pleura zur Folge haben; je stärker die Kontraktion, um so länger und gleichzeitig flacher wird die vorgestülpte Klappe, um so fester ist der Verschluß der Schutzfalte. In seiner Wirkung unterstützt wird dieser vom Tergum kommende Muskel durch einige kürzere Muskeln, welche direkt vom ventralen zum dorsalen Rande der Klappe ziehen (*dm*). Während durch diese Muskeln (*pm* und *dm*) die dorsale Wand der Schutzfalte an die Pleura besonders den die Platte dorsal begrenzenden Teil derselben herangezogen wird, bewirken andere Muskeln in ähnlicher Weise eine Annäherung der ventralen Faltenwand an das Sternum. Diese ventralen Muskeln (*vm*) inserieren an der Falte unmittelbar ventral der Ansatzstelle der dorsalen Muskeln

und gehen von dort zum Sternum herüber. Durch die gleichzeitige Kontraktion dieser beiden Muskelpartien werden Pleura und Sternum einander genähert und so die Schutzfalte geschlossen. Da die in dorso-ventraler Richtung an der Pleura entlang ziehenden Muskeln auch bei den Weibchen und bei den Arten, denen das Duftorgan fehlt, vorkommen, so ist anzunehmen, daß die dorsalen und ventralen kurzen Muskeln sich von dem Pleuramuskel, um ihn zu verstärken, abgetrennt haben, wobei gleichzeitig Änderungen in der Lage der Ansatzstellen vor sich gingen. Durch verschieden starken Muskelzug kann die Falte in eine kleinere oder größere Anzahl kleiner Fältchen von verschiedenster Form gelegt werden, so daß ihre Querschnitte stets wechselnde Bilder liefern. (Vgl. außer Figur 7—9 auch Fig. 12—16.)

Am ausgedehntesten ist die Strahlhaarfalte etwa an der Grenze des 1. und 2. Segments. Von da nimmt sie caudalwärts an Tiefe wie an Breite langsam ab; gleichzeitig erscheint sie mehr und mehr in ventraler Richtung verlagert. Etwa von der Mitte des 3. Segments an tritt sie dann wieder dorsalwärts mehr zurück, indem sie an Tiefe weiter stark abnimmt. Am caudalen Rande des 3. Segments treten meist einzelne größere Buchtungen auf, und mit dem Beginn des 4. Segments senkt sich die Falte rasch sehr stark in die Tiefe, so die bis zum caudalen Rande des 4. Segments sich erstreckende Schlußtasche bildend, die in einem besonderen Abschnitt noch ausführlich zu besprechen sein wird.

Der Aufbau der Schutzfalte bietet, abgesehen von der schon behandelten Muskulatur, wenig Bemerkenswertes. Die Matrix besteht fast überall aus kleinen flachen Zellen mit schwer wahrnehmbaren Grenzen. Im Hohlraum der vorspringenden Klappe (*Kl*) lagern Stränge des Fettkörpers (*F*), die bisweilen bis zu ihrem äußersten apicalen Ende sich hinziehen. Feine Tracheenstämmchen erstrecken sich bis weit in die Klappe hinein und treten auch sonst gelegentlich mit der Falte in nahe Berührung. Besonders in der rostralen Hälfte, im 1. und 2. Segment, findet man häufig Blutansammlungen in der Klappe.

##### 5. Die Schlußtasche.

Als Schlußtasche bezeichne ich den tiefen Sack, zu dem die Strahlhaarfalte im 4. Abdominalsegment auswächst (Textfigur A und B, *Scht*). Da die Chitinauskleidung dieser Tasche sehr zart ist, kann dieselbe durch Blutdruck leicht vorgestülpt werden; es muß

das wahrscheinlich geschehen, wenn die Strahlhaare hereinbefördert werden sollen. Die wulstförmig (Textfig. A) vorgewölbte Randpartie der Tasche umfaßt die Spitzen der Strahlhaare und zieht sie mit sich ins Innere; dabei dürften gleichzeitig die äußersten Spitzen der Haare umgebogen werden, so daß sie dann in umgekehrter -- also distaler -- Richtung dem Rande der Tasche zugekehrt sind (Textfigur B). Zurückgezogen wird die Tasche durch eine, besonders an ihrem caudalen Rande kräftig entwickelte Muskulatur; auch an den übrigen Randpartien finden sich zahlreiche Muskeln (Rostralrand vgl. Fig. 11  $m^1$ ), während sie am Grunde mehr isoliert stehen (Fig. 11  $m^2$ ). Infolge dieser Beweglichkeit kann man die Tasche je nach dem Grade der Ausstülpung in den verschiedensten Formen und Lagen antreffen. In normaler Lage ragt sie schräg mediad und caudad tief in den Körper hinein (Fig. 10, Textfig. D). Man findet sie gelegentlich aber auch ganz oder teilweise umgekrempelt, auch wohl fast ganz flach an der Oberfläche ausgebreitet. Meist liegt die ganze Tasche im 4. Segment, bisweilen ragt aber auch ihr blindes Ende caudad weit in das 5. Segment hinein; so fand ich sie z. B. bei *Brotolomia meticulosa*, *Trachea atriplicis*. Die Mündung liegt aber auch in diesem Falle vollständig innerhalb der Pleura des 4. Segments, und die Schutzfalte setzt sich äußerlich darüber hinaus nicht fort.

Die Tiefe der Schlußtasche ist eine ganz beträchtliche; genau läßt sie sich nicht angeben, da schwer zu entscheiden ist, ob sie in einem Falle wirklich ganz eingestülpt ist oder ob sie noch mehr vertieft werden kann. Sie kann bei *Cucullia artemisiae* mindestens 1,5 mm messen, und auch bei anderen Arten (*Brotolomia meticulosa*, *Dichonia aprilina*, *Leucania l-album*) konnte ich Tiefen von weit über 1 mm feststellen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß bei diesen Tieren der Durchmesser des Abdomens am 4. Segment nur 2,5 bis höchstens 4 mm mißt.

Sehr verschieden fand ich bei den einzelnen Arten den histologischen Bau speziell die Matrix der Tasche. Bei *Leucania*, *Orthosia*, *Trachea*, *Hadena*, *Hydroecia* tritt dieselbe so stark zurück, daß sie stellenweise ganz geschwunden erscheint, während an anderen Stellen sehr flache undeutlich oder scheinbar gar nicht gegeneinander abgegrenzte Zellen sich feststellen lassen; d. h. sie gleicht durchaus der Matrix, wie ich sie auch sonst an den meisten übrigen Körperpartien fand, und ist durch nichts vor derselben ausgezeichnet. Ein ganz anderes Bild weist schon *Brotolomia meticulosa* auf (Fig. 10).

Hier fand ich die Matrix im ganzen Umfange der Tasche sehr deutlich vorhanden. Die einzelnen Zellen haben ungefähr kubische Form, die Länge ihrer Kante beträgt durchschnittlich  $25 \mu$ , die Zellgrenzen treten überall scharf hervor; der Kern ist stets deutlich, relativ groß, von rundlicher oder etwas gestreckter Form. Diese Zellen weichen also von den übrigen Matrixzellen in jeder Beziehung ganz außerordentlich ab. Bei *Scopelosoma satellitia* fand ich die Tasche ganz ähnlich gebaut. Viel weiter aber geht die Differenzierung in diesem Sinne bei *Dichonia aprilina* (Fig. 11), *Mamestra persicariae*, *Cucullia artemisiae*. Bei diesen Arten besteht die Matrix der Tasche aus sehr langgestreckten Zellen; ihre Länge beträgt im Durchschnitt  $60-75 \mu$ , an einzelnen Stellen, wo die Wandung der Tasche einen medialwärts hohlen Knick beschreibt, infolge der starken Zusammendrängung noch erheblich mehr. Im Querschnitt erscheinen die Zellen unregelmäßig polygonal gegeneinander abgegrenzt. Am Grunde der Tasche bildet die Matrix einen zusammenhängenden Komplex solcher Zellen, nur bleiben einzelne Lücken frei, durch welche Muskeln an die Chitinwandung herantreten (Fig. 11,  $m^2$ ); nach den Rändern zu wird die Muskulatur kräftiger ( $m^1$ ), während die Zellschicht der Matrix sich mehr und mehr in einzelne polsterartige Partien auflöst; dabei werden die einzelnen Zellen immer kleiner, sie runden sich ab, die Grenzen werden undeutlich, die Kerne kleiner, kurz es findet ein ganz allmählicher Übergang zu den gewöhnlichen Epidermiszellen statt. Nahe dem caudalen Rande des 4. Segments endet die Schlußtasche und damit die Schutzfalte. Auch die von der Pleura gebildete dorsal sie überragende Klappe ist dann nicht mehr vorhanden.

Das die Tasche auskleidende Chitin ist zart und unregelmäßig gefaltet, seine Dicke beträgt  $12-18 \mu$ . In kleinen kräftigen Chitinbechern sitzen vereinzelt feine Schüppchen (Fig. 11); sie sind breit und flach, mit sehr regelmäßigen Längsrippen. Auf Querschnitten (Fig. 11 s) läßt sich erkennen, daß diese Rippen nur der einen Fläche zukommen, während die andere, der Wand der Tasche zugekehrte, glatt und eben erscheint.

Der Verlauf der in der Schlußtasche geborgenen Strahlhaarspitzen läßt sich auf Querschnitten gut verfolgen. Der früher beschriebenen zweimal gebogenen Lage entsprechend finden sich vom Rande der Tasche bis weit ins Innere die Haare längs oder schräg angeschnitten, während sie am Grunde der Tasche, wo sie umknicken, quer getroffen sind.

## 6. Der Drüsenapparat.

Der das Secret absondernde Drüsenapparat ist ein von dem besprochenen Ausstrahlungsapparat getrenntes Organ. Dasselbe liegt — wie das Nebendrüsensfeld der Sphingiden — im 2. Hinterleibssegment (Textfig. B und E; Fig. 12—16 u. 21) und besteht aus einer Anzahl großer zum Teil geradezu enorm ausgedehnter einzelliger Duftdrüsen (*Dr*), deren Secret durch einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang (*Dk*) nach außen befördert wird. Die verschiedenen untersuchten Arten zeigten sehr bedeutende Unterschiede im Bau des Apparats und zwar nach zwei Richtungen hin, einmal hinsichtlich der Ausbildung der Drüsen selbst und dann hinsichtlich der Verlagerung des Drüsensfeldes von der Peripherie proximad, d. h. in der Richtung auf die Prinzipalachse des Körpers hin. Es zeigte sich, daß selbst die extremsten Formen nach den beiden erwähnten Richtungen hin durch Übergangsformen sich auf einen dem Drüsenapparat der Sphingiden nahestehenden Typus zurückführen lassen.

Es empfiehlt sich also bei der folgenden Beschreibung der einzelnen untersuchten Arten mit den wenigst abweichenden Formen zu beginnen und dann die divergierende Entwicklung des Organs in beiden Richtungen bis zu den extremsten Formen zu verfolgen.

Eine Art, die sowohl in Form und Größe der Einzeldrüsen als auch in der Lage des Drüsensfeldes große Ähnlichkeit mit den Sphingiden aufweist, ist *Trachea atriplicis* (Fig. 13). Bei allen untersuchten Noctuiden war die Zahl der Drüsenzellen eine geringere, als bei den Sphingiden. Bei *Trachea* dürften es höchstens 15 sein, bei den meisten weniger als 20, bei *Mamestra* zählte ich 20—25, bei *Orthosia helvola* etwa 30. Ihre Form ist bei *Trachea* (Fig. 13 *Dr*) kurz schlauch- oder birnenförmig, ähnlich denen der Sphingiden, nur meist eine rundlichere, da sie weniger zahlreich sind und sich daher nicht gegenseitig in kantigen Formen zu pressen brauchen. In ähnlicher Ausbildung fand ich die Drüsenzellen auch bei *Hadena rurea* (Fig. 14), *Scopelosoma satellitia*, *Leucania l-album* (Fig. 16) und *L. pallens*. Bei diesen Arten überschreiten die Drüsen eine Größe von etwa 80 zu 40  $\mu$  nur selten und nicht wesentlich, auch gruppieren sie sich in einem ziemlich dicht aneinander geschlossenen Büschel um das sackförmige Ende ihres gemeinsamen Ausführungskanals, so daß der äußere Umkreis des gesamten Drüsensfeldes einen Durchmesser von nur etwa 160  $\mu$  aufweist.

Der Bau der Drüsen bei *Orthosia helvola* (Fig. 15 *Dr*) weicht

bereits etwas von den besprochenen Arten ab, insofern dieselben zwar im allgemeinen noch recht klein und kompakt erscheinen und demgemäß auch noch eine ziemlich geschlossene Gruppe bilden, andererseits aber einzelne von ihnen stark in die Länge gezogen sind, so daß sie den Durchschnitt um das Drei- und Vierfache überragen und ihre Form eine lang schlauchförmige wird.

Diese Zellen leiten uns über zu den recht eigentümlichen Verhältnissen, wie wir sie bei *Dichonia aprilina* (Fig. 17) antreffen; diese Art müssen wir einer genaueren Betrachtung unterziehen. Die Einzeldrüsen erreichen hier eine ganz beträchtliche Größe, Querschnitte zeigten einen Durchmesser bis zu 200  $\mu$ , ihre Länge aber wurde bis zu 450  $\mu$  und mehr gemessen. Im übrigen variiert die Ausdehnung der Drüsen sehr, und ebenso können sie die verschiedenartigsten Formen annehmen; bald sind sie kugelförmig, klumpig zusammengeballt (Fig. 17  $Dr^1$ ), bald lang schlauchförmig ausgezogen (Fig. 17  $Dr^2$ ), bald erscheinen sie gleichsam blasenförmig aufgetrieben (Fig. 17  $Dr^3$ ); diese Verschiedenheiten der Form sind einerseits dadurch erklärlich, daß die Drüsen zarte, durch jeden Druck leicht veränderliche Gebilde sind, die ohne irgendeine Befestigung in den Fettkörper (*F*) und zwischen Bluträumen (*Bl*) eingebettet liegen, andererseits wird natürlich durch den mehr oder minder reichlichen Inhalt an Secret ihre Ausdehnung sehr wesentlich beeinflußt.

Im Inneren bleibt meist ein Hohlraum frei, der um so geringer wird, je gedrungener die Gestalt der betreffenden Drüse ist. Die kugligen Formen sind meist ganz von Protoplasma ausgefüllt, in den langen Schläuchen bleibt ein meist deutlicher, wenn auch bisweilen nur enger Längskanal frei, der einige Verästelungen aufweisen kann, und bei den blasigen Formen zieht sich nur ein dünner Plasmabelag an der Zellwand hin, während der ganze weite Hohlraum völlig leer erscheint. Es war beispielsweise der Plasmabelag einer solchen Blase von 432  $\mu$  Längsausdehnung und 173  $\mu$  Durchmesser stellenweise nur 2  $\mu$  dick (Fig. 17  $Dr^3$ ). Die Form des Kerns (*K<sub>e</sub>*) paßt sich in der Regel mehr oder weniger der Form seiner Zelle an, d. h. er ist entweder kuglig und hat dann einen Durchmesser bis zu 40  $\mu$ , oder er streckt sich in die Länge; ist die Drüse blasenförmig aufgetrieben, so nimmt auch der Kern eine abnorme Gestalt an, da er bisweilen innerhalb eines Plasmabelages von nur wenigen  $\mu$  Dicke sich ausbreiten muß; so wies der zu der oben beschriebenen Blasendrüse gehörige Kern (*K<sub>e</sub>* in  $Dr^3$ ) bei einer Längsausdehnung von über 130  $\mu$  eine Dicke von nur 6  $\mu$  an der

stärksten Stelle auf. Dabei zeigte sich der Kern stets ringsum vom Protoplasma eingeschlossen.

*Brotolomia meticulosa* (Fig. 12 *Dr*) und *Mamestra persicariae* sind hinsichtlich der Ausbildung ihrer Duftdrüsen zwischen *Orthosia* und *Dichonia* zu stellen, die erstere mehr zu *Orthosia*, die letztere zu *Dichonia* neigend, so daß durch sie ein klar erkennbarer Übergang geschaffen ist.

Sehr ähnlich *Dichonia* fand ich die Drüsen auch bei *Cucullia artemisiae*; ein Exemplar dieser Art wies jedoch sehr eigentümliche Verhältnisse auf hinsichtlich des Baues und der Ausdehnung der Drüsen (Fig. 18 und 19).

Dieselben waren hier ganz außerordentlich stark aufgetrieben; einzelne erreichten eine Längenausdehnung von 1,15 mm. Dabei erschienen die Wandungen naturgemäß außergewöhnlich dünn und zart. Merkwürdigerweise waren die Kerne dieser Zellen nicht, wie wir es bei *Dichonia* fanden, der Form der Drüsen angepaßt, also langgestreckt und flach, sondern sie behielten ihre fast rundliche normale Gestalt bei und lagen an irgendeiner Stelle in den zarten Plasmabelag eingeschaltet, dadurch in demselben eine auffallende, tropfenförmige Verdickung verursachend (Fig. 19 *Kc*). Infolge der enormen Ausdehnung ragten die Drüsen weit überall hin zwischen dem Fettkörper, ja auch bis ins 1. Segment hinein, wo ich eine sicher zu diesem Drüsenfeld des 2. Segments gehörige große Zelle an der Stelle fand, wo bei den Sphingiden die Basaldrüsen liegen, nämlich an der Basis des Strahlhaarbüschels (Fig. 18 *Dr'*). Eine nähere Verbindung bestand aber selbstredend nicht, sondern es handelte sich nur um eine sekundäre Ausdehnung der im 2. Segment entstandenen und auch dort mündenden Zelle bis ins 1. Segment.

Leider steht mir augenblicklich das notwendige Material speziell von *Cucullia* nicht zur Verfügung, um diese interessanten Verhältnisse weiter zu verfolgen, und auf Grund meiner Befunde an dem einen Individuum ließ sich eine Erklärung mit Sicherheit noch nicht finden. Ich hoffe später, nach Prüfung eines reichlichen Materials, auf diesen Punkt ausführlicher eingehen zu können. Wir müssen aber wohl voraussetzen — falls wir nicht einen anormalen pathologischen Zustand des einen abweichenden Individuums annehmen wollen —, daß ähnliche Verhältnisse gelegentlich bei allen Arten auftreten können, deren Drüsen normalerweise dem von *Dichonia* beschriebenen Typus angehören; für die Gruppe der Leucanien, *Trachea*, *Hadena* usw., deren Drüsen normalerweise so sehr viel

kleiner sind und auch viel konstanter ihre Form bewahren, dürfen wir die Fähigkeit so weitgehender Veränderungen jedenfalls wohl kaum annehmen.

## 7. Der Kanal des Drüsenapparats und die Dufthaare.

Ohne Beziehung zu der Ausbildung der Drüsen ist die Verlagerung des Drüsenfeldes und damit die Verlängerung des ausführenden Kanals vor sich gegangen. Wie schon kurz erwähnt, stellt auch in dieser Hinsicht *Trachea atriplicis* einen ursprünglichen Typus dar. Bei dieser Art bildet der Kanal eine etwa handschuhfingerartige Einstülpung von 300  $\mu$  Tiefe (Fig. 13 *Dk*). Er entspringt nahe der Schutzfalte, in der das Strahlhaarbüschel verläuft, und zwar der Medianebene des Körpers mehr genähert als diese, und verläuft proximad bis zu seinem blind geschlossenen Ende. Hier an seinem Boden münden nun alle nahe nebeneinander die Duftdrüsen; von deren Ausmündung in den Kanal, sowie von den am Grunde des Kanals entspringenden Dufthaaren wird weiter unten ausführlich die Rede sein; hier interessiert uns nur die Lage dieser Mündungsstellen.

Bei den SpHINGIDEN ist das Drüsenfeld häufig flach an der Oberfläche ausgebreitet oder nur seicht sattelartig eingebuchtet; stellt es aber einen tieferen Sack dar, so finden sich an allen Stellen desselben die Drüsenmündungen gleichmäßig verteilt, so daß man wohl von einer gemeinsamen Vorhöhle (Fig. 3) sprechen könnte, während ein eigentlicher Kanal sich nicht vorfindet.

Bei den NOCTUIDEN dagegen münden die Drüsen alle nur an dem Grunde der Einstülpung, so daß der distale Teil derselben zu einem allen Drüsen gemeinsamen Ausführkanal wird, dem selbst keine Drüsen mehr ansitzen. Die gleiche Länge dieses Kanals, wie bei *Trachea* fand ich auch bei *Scopelosoma satellitia*, *Hadena rurea* (Fig. 14). Sein Durchmesser betrug bei diesen Arten 110—135  $\mu$ . Bei *Dichonia aprilina* bildet der Ausführgang einen durchschnittlich etwa 150  $\mu$  weiten Schlauch von 500  $\mu$  Länge. Er besteht in seinem ganzen Verlauf aus einer dünnen zarten Chitinschicht; die derselben anliegende Matrix wird von flachen gestreckten Zellen mit ebenfalls langgezogenen Kernen gebildet. Auch am Grunde der Röhre zwischen den Drüsenmündungen werden einzelne Matrixzellen mit ihren Kernen sichtbar.

Auf Querschnitten erkennt man, daß der Boden der Schutzfalte zu einer medial von der äußeren gelegenen 2. Klappe vorgebuchtet

ist, an deren apicaler Kante der Ausführgang entspringt (Fig. 12 und 14). Häufig ist diese sehr zarthäutige Klappe stark gefaltet und dadurch auch der Kanal in Windungen gelegt, so daß er schwer zu verfolgen ist. Im gestreckten Zustande verläuft er von seiner Mündungsstelle dorsalwärts, etwas schräg caudal- auch medialwärts geneigt bis zu seinem blinden Ende, wo ihm die Drüsen ansitzen.

Ähnlich wie hier von *Dichonia* geschildert liegen die Verhältnisse bei *Mamestra persicariae*, *Brotolomia meticulosa* (Fig. 12) und *Orthosia helvola* (Fig. 15). Die bei weitem stärkste Ausbildung des Kanals und damit die weitgehendste Verlagerung des Drüsenfeldes wiesen unter den von mir untersuchten Formen die Leucanien auf (Fig. 16; die Kanäle sind nur schematisch durch die punktierten Linien angedeutet). Bei diesen ist der Kanal ziemlich eng, am Grunde etwa 100  $\mu$  im Durchmesser, nach seiner Mündung zu verjüngt er sich aber beträchtlich und ist in seiner distalen Hälfte nur etwa 50  $\mu$  weit; dabei ist er außerordentlich lang. Genau ließ sich seine Länge nicht feststellen, da es kaum gelingen kann, ihn in seiner ganzen Ausdehnung auf demselben Schnitt zu erhalten. So viel ist jedenfalls sicher, daß er über 1 mm lang ist, also etwa doppelt so weit in den Körper hineinragt wie bei *Dichonia*, mehr als dreimal so weit wie bei *Trachea* (Fig. 13). Es ist nämlich hier das Drüsenfeld sehr weit dorsalwärts verlagert und gleichfalls beträchtlich medialwärts. Nur zum Teil sind die Drüsen in den dem Darm auflagernden Fettkörper eingebettet, zur anderen Hälfte ragen sie dorsal daraus hervor. Das den Kanal bildende Chitin ist auch hier äußerst zart, von der Matrix war keine Spur wahrzunehmen.

Von dem Drüsenkomplex verläuft der Kanal zunächst eine Strecke weit an der dorsalen Grenze des Fettkörpers entlang, wobei er sich etwas laterad und gleichzeitig rostrad wendet; dann biegt er um und richtet sich fast genau ventrad, indem er auf eine sehr zarte Hautfalte (Fig. 20 *Dk*) übertritt, die parallel der Körperoberfläche dorsoventrad verläuft. Der Duftkanal zieht also auch eine lange Strecke an der die Strahlhaare bergenden Schutzfalte entlang, ohne mit ihr zu verschmelzen und ohne mit den Strahlhaaren in Berührung zu treten. Seine Mündung liegt in der medialen Wand der Hautfalte, d. h. auf der der Strahlhaarfalte abgekehrten Seite (das + in Fig. 20 bezeichnet die ungefähre Mündungsstelle). Die Dufthaare ragen hier sehr weit — etwa 80  $\mu$  — aus der Öffnung des Kanals hervor.

Daß ich den Kanal auch bei diesen Arten in seinem ganzen

Verlauf lückenlos feststellen konnte, verdanke ich nur dem Umstande, daß ihn vom einen zum anderen Ende die Dufthaare durchziehen, die ihn auch auf den ungünstigsten Querschnitten unzweifelhaft kenntlich machen. Den zartwandigen, engen Kanal selbst in seiner distalen Hälfte zwischen den vielen, kaum entwirrbaren Hautfalten hindurch zu verfolgen wäre wohl kaum möglich.

Ich wende mich nunmehr zu einer kurzen Betrachtung der Dufthaare. Die Duftdrüsen münden in den Kanal durch eine ziemlich weite Öffnung, die von einem kleinen Chitinbecher eingefasst wird. Diese Becher sind Verdickungen in der Chitinauskleidung des Ausführungsganges; sie sind im Querschnitt kreisrund und bilden trichterförmige, am Grunde wieder etwas erweiterte, beiderseits offene Einstülpungen. Sie haben (bei *Brotolomia meticulosa*) einen Durchmesser von  $26 \mu$ , ihre Öffnung einen solchen von  $6,6 \mu$ . Da die meisten Drüsen am Grunde des Kanals münden, stehen hier die Chitinbecher einander sehr nahe, einzelne finden sich mehr isoliert etwas weiter distalwärts. In diesen Chitinbechern wurzeln die Dufthaare und treten durch sie hindurch mit je einer Duftdrüse in direkte Verbindung. Von da durchlaufen sie den Kanal in seiner ganzen Länge und ragen noch mehr oder minder weit aus seiner Mündung hervor. Dementsprechend ist ihre Länge bei den einzelnen Arten eine sehr verschiedene; sie schwankt zwischen ca.  $350 \mu$  bei *Hadena*, *Trachea* und anderen und ca. 2 mm bei *Leucania*. Ihre Breite beträgt etwa  $5 \mu$ ; an den Kanten sind sie sehr unregelmäßig wellig eingebuchtet, ähnlich denen, wie sie ILLIG aus dem Duftorgan von *Euploea* beschreibt; da die Haare sehr zart sind, ist von ihrer Struktur nichts zu erkennen.

#### 8. Das Zusammenwirken von Strahlhaar- und Drüsenapparat.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß der Ausführungsgang des Drüsenapparates nicht in die Schutzfalte des Strahlhaarbüschels mündet, sondern vielmehr seine Austrittsöffnung der Medianebene des Körpers zu, den Strahlhaaren also abkehrt (Fig. 14, 15 u. 20). Die Erklärung für dieses eigentümliche Verhalten liegt darin, daß die Strahlhaare sich nicht mit dem auf derselben Seite des Körpers produzierten Secret benetzen. Vielmehr holt sich das Strahlhaarbüschel der linken Seite seinen Duftstoff von dem Drüsenapparat der rechten Seite und umgekehrt (Textfig. E). Zu diesem Zwecke muß das Tier die beiden Strahlhaarbüschel quer über den Bauch schlagen, so daß sie sich in der Mittellinie des Bauches kreuzen

(Fig. 22) und die Haarspitzen mit den Dufthaaren der anderen Seite in direkte Berührung treten (Fig. 21); es ist nämlich die Basis der Strahlhaare von der Schlußtasche derselben Seite, in der die Haarspitzen im Ruhezustande geborgen sind, gerade so weit entfernt wie von der Mündung des gegenüberliegenden Duftkanals. Es gelang mir, ein Exemplar von *Cucullia artemisiae* gerade in diesem Zustande zu konservieren, und so konnte ich auf einer Querschnittserie den Verlauf der Strahlhaare von ihrer Basis bis herüber zur Mündungsstelle des Drüsenkanals der anderen Körperseite genau verfolgen, wo dann die Querschnitte der Dufthaare (*Dh*) zwischen denen der Strahlhaarspitzen (*Sh'*) der anderen Seite — an der ganz verschiedenartigen Struktur kenntlich — sichtbar waren. Zweifellos ist diese so einfache Methode außerordentlich zweckmäßig für eine recht schnelle Verdunstung des Duftstoffes; denn so wird der selbe direkt auf die Spitzen der Strahlhaare übertragen, was bei der Benutzung beider Apparate auf derselben Körperseite ganz ausgeschlossen wäre, da die Strahlhaare nicht zurückgebogen werden können; es müßte dann vielmehr das Secret fast auf die Basis der Strahlhaare übertreten und von dort auf irgend eine Weise bis zu den Spitzen vordringen, denn eine ergiebige Verdunstung kann nur von den weit auseinander gespreizten Spitzen ausgehen, während die Haare an der Basis immer ziemlich dicht beieinander bleiben und auch von der Schutzklappe noch bedeckt sind. Auch dürfte die feine Struktur gerade der Spitzen der Strahlhaare die günstigste Bedingung schaffen für das Anhaften des Secrets, das von der glatteren Oberfläche in der Mitte und an der Basis der Haare sehr leicht abgleiten müßte. Werden nun aber gelegentlich die Strahlhaarpinsel in das Duftsecret getaucht, ohne daß der Apparat dann sofort in Funktion treten soll — etwa weil das begehrte Weibchen inzwischen davon geflogen ist —, so können die Spitzen der Pinsel mit dem anhaftenden Secret in die tiefen Schlußtaschen der Schutzfalte versenkt werden; die Tasche schließt sich, und der Duftstoff kann zu gelegenerer Zeit Verwendung finden. Die Schutzfalte kann dagegen niemals so fest verschlossen werden wie die Schlußtasche, und das etwa an den mittleren Teilen der Strahlhaare haftende Secret wäre infolge von zweckloser Verdunstung in absehbarer Zeit verloren. So findet also auch die Schlußtasche durch diese kreuzweise Benetzung der Pinsel ihre Erklärung. Noch eine weitere anatomische Eigentümlichkeit ist auf die eben beschriebene Art des Gebrauches zurückzuführen. Man kann sich am frischen, chloroformierten Tiere

leicht überzeugen, daß die beiden Schutzklappen nicht einfach nach außen aufgeklappt werden, wenn die Strahlhaarpinsel hervortreten sollen, sondern sie werden aufgerollt, und sobald die Pinsel sich wieder in die Falte gelegt haben, rollen sich die Klappen wieder ein. Ferner ist zu beachten, daß die Strahlhaare nicht ganz gerade, sondern im Spitzendrittel bogenförmig umgeschlagen sind und zwar so, daß im eingerollten Zustande die Spitzen gerade in die Schutztasche hineinzeigen. Erfährt nun durch Ausrollung der Schutzklappe die Basis des Strahlhaarbüschels eine Drehung, so nehmen natürlich auch die gebogenen Spitzen der Haare eine andere Richtung an, sie müssen dann schräg distad gerichtet sein und gleichzeitig nach der gegenüberliegenden Körperseite hinzeigen. Wird in dieser Stellung der Haarpinsel gegen den Bauch angeedrückt, so nähern sich seine gebogenen Spitzen in der Richtung von hinten nach vorn dem Drüsenausführgang der anderen Körperseite; die Strahlhaare bilden also in dieser Stellung einen rostrad offenen Bogen, der am 1. Segment auf der einen Seite beginnt und auf der anderen Seite am 2. Segment endet (Textfig. E). Daher trifft man auf Querschnitten, wenn man mit der Betrachtung der am meisten rostralwärts gelegenen Schnitte der Serie beginnt, zunächst jederseits nur die Basis der zu derselben Seite gehörigen Strahlhaare und zwar quer getroffen; am 2. Segment (Fig. 21) sind beide Büschel zweimal quer getroffen, jedes einmal an der Seite, wo es entspringt, und einmal an der gegenüberliegenden. Die Querschnitte durch die Haarbasis sind viel stärker chitinisiert und haben einen geringeren Durchmesser als die durch die Spitze; auch tritt ihre Oberflächenstruktur viel weniger hervor, und sie bilden ein eng geschlossenes Bündel. Ferner liegen naturgemäß die Basalschnitte innerhalb der Schutzfalte, die Spitzenquerschnitte dagegen außerhalb derselben mehr nach der Medianebene des Körpers hin. Weiter caudalwärts sind die Haare mehr und mehr schräg angeschnitten, und an der Stelle, wo die beiden Büschel sich kreuzen, verlaufen sie beide parallel zu den Grenzen der Körpersegmente quer über das Sternum (Fig. 22).

### 9. Das Vorkommen des Organs.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, sind Duftpinsel an der Basis des Abdomens bisher bei Spingiden, Noctuiden, Agaristiden und Cocytiden bekannt geworden, also, da die Cocytiden den Spingiden nahestehen und die Agaristiden den Noctuiden, in zwei großen

Gruppen, zwischen denen eine nähere Verwandtschaft nicht besteht. Ob ein genetischer Zusammenhang zwischen dem Noctuiden- und dem Sphingidenorgan anzunehmen ist, möchte ich dahingestellt sein lassen; dagegen halte ich es für sicher, daß das Noctuidenorgan das höher differenzierte ist, und daß es ursprünglich auf einen Typus zurückzuführen ist, der dem des Sphingidenorgans sehr ähnlich gewesen sein dürfte. Besonders ist die Einstülpung des Drüsenapparates und seine Verlagerung in proximaler Richtung entschieden als eine fortschreitende Entwicklung gegenüber der peripheren Lage desselben anzusehen; ferner spricht die starke Verlängerung der Strahlhaare und die dadurch bedingte Ausdehnung der Schutzfalte bis auf das 4. Segment und schließlich die Anlage der Schlußtasche durchaus dafür, daß wir hier den höheren Typus vor uns haben. Der komplizierte und doch gleichzeitig so praktische Mechanismus, speziell die kreuzweise Benetzung der Strahlhaarbüschel, ist gleichfalls ein deutlicher Beweis für diese Annahme.

Sehr eigentümlich ist die Verteilung des Organs auf die einzelnen Arten. Bei den Schwärmern scheint dieselbe noch eine verhältnismäßig regelmäßige zu sein, insofern bei einander nahestehenden Arten das Organ entweder allen fehlt oder bei allen vorhanden ist, so daß wenigstens innerhalb der Gattungen, soweit mir bekannt ist, Verschiedenheiten nicht vorkommen. Bei den Noctuiden ist das Organ mit ziemlicher Sicherheit auf die allerdings sehr umfangreiche Gruppe der *Trifinae* beschränkt. Ich habe selbst eine große Anzahl Eulen aus anderen Gruppen untersucht und bei keiner das Duftorgan gefunden. Innerhalb dieser Gruppe ist nun aber die Verteilung eine scheinbar ganz regellose. Es dürfte kaum eine größere Gattung geben, in der sämtliche Arten das Organ besitzen, dagegen scheint es einigen Gattungen ganz zu fehlen (*Agrotis*). Meist sind einige Vertreter einer Gattung damit ausgestattet, anderen, vielleicht sehr nahestehenden, fehlt es. Eine Erklärung für diese sehr merkwürdige Tatsache ist bisher nicht gefunden; es würde zu diesem Zwecke jedenfalls ein sehr eingehendes Studium der Lebensweise, besonders der Beziehungen zwischen Mann und Weib, bei recht zahlreichen Arten erforderlich sein.

Bei folgenden Sphingiden wurde das Organ festgestellt: *Acherontia atropos*, *Protoparce convolvuli*, *Sphinx ligustri*, *Deilephila euphorbiae*, *Pergesa epenor*; STEPHAN nennt auch *Dilina tiliae*, was ich für einen Irrtum halte.

Sicher nicht vorhanden ist es bei *Smerinthus* und *Macroglossa* (HAASE 3).

Exotische Arten mit Duftorganen nennen SWINTON (2) (*Zonilia*, *Macrosilia*) und HAASE (3) (*Acherontia*, *Chaerocampa*, *Pergesa*, *Panacra*); ich habe es auch bei *Pachylia ficus* (Mexiko) und *Hemaris hila*s (Madagaskar) gefunden.

Übersicht über die bisher auf das Vorhandensein des Duftorgans untersuchten *Noctuidae trifinae* (in systematischer Reihenfolge geordnet nach STAUDINGER u. REBEL, Katalog der Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes, 1901).

Falls ich die Art nicht selbst untersucht habe, ist der Autor in Klammern angegeben (P. = PIERCE).

*Agrotis*. Organ scheint in dieser artenreichen Gattung nicht vorzukommen; untersucht wurden: *interjecta* (P.), *augur*, *pronuba*, *orbona* (*subsequa* (P.)), *hyperborea* (*alpina* P.), *agathina* (P.), *ashworthii* (P.), *c-nigrum*, *ditrapezium* (P.), *brunnea* (P.), *flammatra* (P.), *simulans*, (*pyrophila*, (P.)), *nigricans*, *obelisca* (P.), *corticea*, *ypsilon*, *tecta* (DAMPE), *cinerea* (DAMPE).

*Pachnobia*. Organ fehlt *rubricosa* (*Trachea* r. P.).

*Charaëas*. Organ fehlt *graminis*.

*Epineuron*ia. Organ fehlt *popularis* (P.).

*Mamestra*. Organ vorhanden bei *tincta* (*hepatica* P.), *nebulosa*, *brassicae*, *persicariae*, *dentina*; fehlt *advena* (P.), *thalassina*, *pisi*, *trifolii* (*Dianthoëcia chenopodii* P.), *peregrina* (*Dianthoëcia* p. P.).

*Dianthoëcia*. Organ fehlt *luteago* (*barretti* P.), *caesia* (P.), *albimacula* (P.), *irregularis* (P.).

*Bombycia*. Organ vorhanden bei *viminalis*.

*Miana*. Organ vorhanden bei *ophiogramma* (P.), *bicoloria* [PETERSEN (2), ? *Nonagria furuncula* P.).

*Bryophila*. Organ fehlt *miralis* (*impar* P.), *perla* (P.).

*Diloba*. Organ fehlt *caeruleocephala*.

*Valeria*. Organ fehlt *oleagina* (P.).

*Apamea*. Organ fehlt *dumerili* (*Luperina* d. P.).

*Hadena*. Organ vorhanden bei *porphyrea*, *gemmea*, *monoglypha* [*polyodon* P., SWINTON (2)], *rurea*, *scolopacina* [SWINTON (2), fehlt nach P.], *basilinea* [*Apamea* b., SWINTON (2), fehlt nach P.], *unanimitis* (P.), *pabulatricula* [PETERSEN (2)]; Organ fehlt *maillardi* (*Crymodes exulis* P.), *lateritia* (Bestimmung unsicher).

*Episema*. Organ fehlt *glauca*.

*Aporophylla*. Organ fehlt *australis* (P.); vorhanden bei *nigra* [SWINTON (2)].

*Polia*. Organ vorhanden bei *chi*; fehlt *rufocincta*, *xanthomista*.

*Dichonia*. Organ vorhanden bei *aprilina*.

- Dryobota*. Organ vorhanden bei *protea*.  
*Dipterygia*. Organ vorhanden bei *scabriuscula*.  
*Hyppa*. Organ vorhanden bei *rectilinea*.  
*Chloantha*. Organ fehlt *radiosa*, *polyodon*.  
*Calloptistria*. Organ vorhanden bei *purpureo-fasciata*.  
*Polyphaenis*. Organ vorhanden bei *sericata*.  
*Trachea*. Organ vorhanden bei *atriplicis*.  
*Brotolomia*. Organ vorhanden bei *reticulosa*.  
*Mania*. Organ vorhanden bei *maura* (SWINTON (2)).  
*Naenia*. Organ fehlt bei *typica*.  
*Jaspidea*. Organ fehlt *celsia*.  
*Hydroecia*. Organ vorhanden bei *micacea*; ferner gibt P. an: *paludis*, *lucens*, *erinanensis*, *atlantica*, welche bei STAUDINGER u. REBEL teils unauffindbar sind, teils als synonym (*paludis*) oder var. (*lucens*) bei *nicitans* stehen; letzterer aber fehlt das Organ nach P.  
*Nonagria*. Organ vorhanden bei *typhae* (Bestimmung unsicher), *neurica* (P.); fehlt *sparganii* (P.), *geminipuncta* (Bestimmung unsicher), *dissoluta* (*arundineta* P.), *brevilinea* (*Hydroecia* br. P.).  
*Coenobia*. Organ fehlt *rufa* (*Nonagria despecta* P.).  
*Senta*. Organ fehlt *maritima* (P.).  
*Tapinostola*. Organ fehlt *hellmanni* (*Nonagria* h. P.), *concolor* (*Nonagria* c. P.).  
*Leucania*. Organ vorhanden bei *pallens*, *obsoleta* (P.), *l-album*, *congrua* (SWINTON (2)), *littoralis* (P.), *vitellina* (P.), *unipuncta* (*extranea* P.), *conigera*, *albipuncta*, *lythargyria* (P.).  
*Grammesia*. Organ fehlt *trigrammica*.  
*Caradrina*. Organ fehlt *cubicularis* (P.).  
*Hydrilla*. Organ fehlt *palustris* (P.).  
*Amphipyra*. Organ fehlt *pyramidea*.  
*Taeniocampa*. Organ fehlt *incerta*.  
*Dycyela*. Organ vorhanden bei *oo*.  
*Calymnia*. Organ vorhanden bei *trapezina*; fehlt *pyralina* (P.), *affinis* (P.), *diffinis* (P.).  
*Dyschorista*. Organ vorhanden bei *suspecta* (PETERSEN (1)), *fissipuncta* (*upsilon* P.).  
*Plastenis*. Organ vorhanden bei *subtusa* (P.).  
*Cirrhoedia*. Organ fehlt *xerampelina* (P.).  
*Orthosia*. Organ vorhanden bei *lota*, *macilentata* (SWINTON (2)), *circellaris*, *helvola*, *pistacina* (*Anchoscelis* p. SWINTON (2)); fehlt *litura*.  
*Xanthia*. Organ vorhanden bei *aurago* (P.), *lulea* (= *flavago*), *fulvago*, *gilvago*.  
*Hoporina*. Organ vorhanden bei *croceago* (HAASE (3), Teil 3).  
*Orrhodia*. Organ vorhanden bei *erythrocephala* (*Cerastis* e. P.).  
*Scopelosoma*. Organ vorhanden bei *satellitica*.  
*Xylina*. Organ fehlt *semibrunnea* (P.), *furcifera*, *socia* (*petrificata* P.), *lambda* (P.).  
*Calocampa*. Organ vorhanden bei *solidaginis*; fehlt *vetusta*.  
*Xylomyges*. Organ fehlt *conspicillaris* (P.).

*Xylocampa*. Organ fehlt *areola*.

*Calophasia*. Organ fehlt *casta*, *lunula*.

*Cucullia*. Organ vorhanden bei *verbasci* (SWINTON (2)), *umbratica*, *chamomillae*, *artemisiae*, *absinthii*; fehlt *lychnitis* (P.).

*Anarta*. Organ fehlt *myrtilli*, *melanopa* (P.)

*Heliothis*. Organ fehlt: *dipsacea* (P.), *peltigera* (P.), *armigera* (P.).

*Chariclea*. Organ fehlt *delphinii*.

*Pyrrhia*. Organ fehlt *umbra*.

*Thalpochares*. Organ fehlt *respersa*, *ragusana*.

*Erastria*. Organ fehlt *uncula* (*Hydrelia unca*, P.), *fasciana* (P.).

Bei den folgenden Noctuidae gonopterinae und quadri-  
finae wurde das Fehlen des Organs festgestellt:

*Scoliopteryx libatrix*; *Plusia moneta*, *modesta*, *bractea* (P.); *Euelidia mi* (P.), *glyphica*; *Pericyma profesta*; *Leucanitis stolidi*; *Grammodes algira*; *Pseudophia illunaris*, *lunaris*; *Catephia alchymista*; *Arcte caerulea*  
*Catocala fraxini*.

Unter den Acronictinen fehlt das Organ:

*Acronicta leporina*, *megacephala*, *venosa* (P.), *tridens* (P.); SWINTON (2) gibt an, daß es bei *cuspidis* vorhanden sei: das wäre also der einzige Fall außerhalb der Gruppe der *Trifinae*, mir erscheint die Angabe etwas zweifelhaft. SWINTON'S Angaben fand ich auch sonst gelegentlich im Widerspruch mit anderen Autoren.

Auch den Cymatophoriden *Habrosyne derasa* und *Thyatira batis* fehlt das Organ, desgleichen *Brephos nota* (P.).

Dagegen fand ich bei *Habrosyne derasa* ein paar feiner Duft-  
pinsel am Ende des Abdomens, welche den Duftorganen von *Danais*  
und *Euploea* (cf. ILLIG und FREILING) sehr ähnlich zu sein scheinen;  
auch bei *Hylophila prasinana* kommen solche Pinsel vor.

## Resultate.

Das Duftorgan der Noctuiden weicht in mehreren wichtigen  
Punkten erheblich von dem der Sphingiden ab.

Bei den Noctuiden fehlen die Drüsen an der Basis der Strahl-  
haare.

Das Drüsenfeld des 2. Abdominalsegments ist von der Peripherie  
in das Innere verlagert, und zwar bei den einzelnen Arten sehr  
verschieden weit.

Bei allen Noctuiden ist ein Kanal ausgebildet, welcher das Secret  
der Duftdrüsen nach außen leitet.

Die Duftdrüsen sind bei den Noctuiden weniger zahlreich als

bei den Sphingiden; sie erreichen bei einigen Arten eine außergewöhnliche Größe.

Die Strahlhaare und daher auch die Schutzfalte reichen bei den Noctuiden bis zum 4. Segment; hier bildet die Falte eine tiefe Schlußtasche, in welcher die Spitzen der Strahlhaare geborgen werden.

Das Duftsecret wird von den Dufthaaren der einen Seite auf die Strahlhaare der anderen Seite übertragen; zu diesem Zwecke werden die beiden Strahlhaarbüschel quer über den Bauch gelegt, so daß die Haare in der Mittellinie des Bauches sich kreuzen und ihre Spitzen der Öffnung des Duftkanals der anderen Seite genähert werden. Infolge dieser wechselseitigen Beziehung kann das Secret direkt auf die Spitzen der Strahlhaare übertreten. Diese Einrichtung fällt bei den Sphingiden fort; denn da hier die Strahlhaare nur bis zu dem Drüsenfeld des 2. Segments reichen, treten ihre Spitzen ohne weiteres mit dem Drüsenapparat in Verbindung.

Die Strahlhaare der Noctuiden besitzen an ihrer Spitze eine eigentümliche Struktur, welche das Anhaften des Secrets erleichtert.

An der Wurzel des Strahlhaarbüschels befindet sich bei den meisten Noctuiden ein Muskel zur sternförmigen Spreizung der Haare; alle anderen vorhandenen Muskeln dienen dazu, die Schutzfalte zurückzuziehen und zu schließen. Das Vorstülpen des Organs wird durch Blutdruck bewirkt.

Das Noctuidenorgan stimmt mit dem Sphingidenorgan darin überein, daß die Strahlhaare jederseits in einer Vertiefung des 1. Segments wurzeln, daß dagegen der Hauptdrüsenapparat im 2. Segment gelegen ist.

In beiden Familien gehören sämtliche Teile des Organs der Pleura an, nicht dem Sternum.

Das Vorkommen des Organs ist bei den Noctuiden auf die Unterfamilie der *Trifinae* beschränkt; hier ist es bei einer großen Zahl von Arten aus den verschiedensten Gattungen vorhanden.

Häufig lassen sich sonst sehr nahe stehende Arten durch das Vorhandensein resp. Fehlen des Duftorgans mit Sicherheit unterscheiden, so daß das Organ auch für den Systematiker von Interesse sein dürfte.

### Literaturverzeichnis.

(Angaben über das Noctuidenorgan finden sich nur in den mit einem \* versehenen Arbeiten.)

- AIGNER-ABAFI, *Acherontia atropos* III, die Stimme, in: Ill. Ztschr. Entomol., Vol. 4, 1899, p. 337.
- ARNHART, LUDWIG (Duftbüschel von *Acherontia atropos*), in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 39 (1879) 1880, p. 54.
- BERTKAU (1), Entomologische Miscellen, in: Verh. nat. Ver. Rheinlande Westfalen, Vol. 41, 1884, p. 343.
- \*— (2), Duftapparate einheimischer Schmetterlinge, *ibid.*, Vol. 44, 1887 (Correspondenzblatt), p. 118.
- v. DALLA TORRE, K. W., Die Duftapparate der Schmetterlinge, in: Kosmos, Stuttgart, Vol. 2, 1885, p. 354.
- \*DAMPF, A., Über *Agrotis tecta* HB. und „var. ab.“ *cinerea* STGR., in: Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 54, 1909.
- FÜGNER, K., Der Duftapparat von *Sphinx ligustri*, in: Entomol. Nachr., Vol. 6, 1880, p. 166.
- GIRARD, (Ueber den Duft von *Sphinx ligustri* und *convolvuli*), in: Ann. Soc. entomol. France (4), Vol. 7, 1867, p. 47.
- GOUREAU (1), Essai sur la stridulation des insectes, *ibid.*, Vol. 7, 1837, p. 66 ff.
- (2), Notes sur la stridulation des insectes, *ibid.*, Vol. 7, 1838, p. 405—406 (No. 3).
- (3), Note sur la stridulation du *Sphinx atropos*, *ibid.*, Vol. 9, 1840, p. 125—128.
- HAASE, E. (1), Ueber sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen, in: Ztschr. Entomol. Breslau 1884 (2), Heft 9, p. 15—19.
- (2), Zur Kenntnis der sexuellen Charaktere bei Schmetterlingen, *ibid.*, (2), Heft 10, 1885, p. 43—44 (Nachtrag).
- \*HAASE (3), Duftapparate indo-australischer Schmetterlinge, I., in: Correspondenzbl. entomol. Ver. Iris, Dresden 1886, No. 3, p. 92 ff.; II., *ibid.*, No. 4, 1887, p. 159 ff.; III., *ibid.*, No. 5, 1888, p. 281 ff.
- \*— (4), Dufteinrichtungen indischer Schmetterlinge, in: Zool. Anz., Jg. 11, 1888, p. 475—481.
- ILLIG, Duftorgane der männlichen Schmetterlinge, in: Zoologica, Heft 15, 1902.

- LAYARD, in: EN. TENNENT, Nat. Hist. of Ceylon (London 1860), Vol. 1, p. 264. — War mir nicht zugänglich.
- LOREY, in: GODART, Hist. Nat. des Lépidoptères de France, Vol. 3, Paris 1821—1842, p. 18—19. — Diese Arbeit war mir nicht zugänglich; die fragliche Stelle ist zitiert bei: CUVIER, Le Règne animal: les Insectes, Vol. 2, p. 255.
- MÜLLER, FRITZ (1), Wo hat der Moschusduft der Schwärmer seinen Sitz? in: Kosmos, Jg. 2, Vol. 3, 1878, p. 84.  
— (2), (Duftbüschel von Sphingiden), in: Trans. entomol. Soc. London, 1878, p. 2.
- v. NORDMANN, ALEX, Bericht an die Kais. Akad. d. Wiss. über die Entdeckung des Stimmapparates bei dem Totenkopfschwärmer (Sphinx oder Acherontia atropos), in: Bibl. sc. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Vol. 3, 1858, p. 164—167.
- \*PETERSEN, W. (1), Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (8), Vol. 9, 1900, p. 30, Anm.  
\*— (2), (Ueber die Gattung Miana), in: Rev. Russe Entomol. 1907 (1908), Vol. 7, No. 4, p. 209—210.
- \*PIERCE, F. M., The genitalia of the group Noctuidae of the Lepidoptera of the British Islands, Liverpool 1909.
- \*POLLACK, Duftapparat der *Hadena atriplicis* und *litargyria*, in: 15. Jahresber. westf. Prov.-Ver. Wiss. Kunst für 1886, Münster 1887, p. 16.
- v. REICHENAU, W. (1), Der Duftapparat von *Sphinx ligustri*, in: Entomol. Nachr., Vol. 6, 1880, p. 141.  
— (2), Das Duftorgan des männlichen Ligusterschwärmers, in: Kosmos, Jg. 4, Vol. 7, 1880, p. 387.
- ROEBER, (Agarista pagenstecheri ROEBER), in: Correspondenzbl. entomol. Ver. Iris Dresden, No. 3, 1886, p. 40.
- STEFFANELLI, P., Sull' odore di ambra o muschio che tramanda la *Sphinx convolvuli* LIN., in: Bull. Soc. entomol. Ital., Vol. 2, 1870, p. 280.
- \*STEPHAN, JULIUS, Geruchsvermögen und Duftorgane bei Schmetterlingen, in: Natur und Offenbarung, Vol. 53, 1907, p. 420.
- \*SWINTON, A. H. (1), On stridulation in the genus *Acherontia*, in: Entomol. monthly Mag., Vol. 13, 1876/1877, p. 217—220.  
\*— (2), The family tree of Moth and Butterflies traced in their organs of sense, in: Societas entomol., Vol. 23, 1908, p. 99 ff., 114 ff., 124 ff., 131 ff., 140 ff., 148 ff., 156 ff. und 162 ff.
- TARGIONI TOZZETTI, AD., Sull' apparecchio che separa ed esala l'odore di muschio nel maschio della *Sphinx convolvuli*, in: Bull. Soc. entomol. Ital., Vol. 2, 1870, p. 358—362, 1 Tafel.

Von der umfangreichen Literatur über andere Dufteinrichtungen seien nur hervorgehoben:

- FREILING, H. H., Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge. Inaug.-Diss. Leipzig 1909 (in: Z. wiss. Zool., Vol. 92), 6 Tafeln.

HIRT, O., Die Dufteinrichtungen der Neotropiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., 1910, p. 603—658.

Außerdem kamen für Anatomie im allgemeinen, Nomenklatur, Systematik besonders in Betracht:

CRAMPTON, G. C., Ein Beitrag zur Homologie der Thorakalsklerite der Insekten. Inaug.-Diss. Berlin 1908, vervollständigt mit Abbild., in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia 1909.

HAMPSON, G. F., Catalogue of the Noctuidae in the collection of the British Museum, London 1903.

HENNEGUY, Les Insectes, 1904.

REBEL, FR., BERGE's Schmetterlingsbuch, 9. Aufl., Stuttgart 1910.

SCHULZE, F. E., Proximal und distal, in: Zool. Anz., Vol. 33, 1908, p. 620—624.

SPULER, A., Die Schmetterlinge Europas, 3. Aufl., Stuttgart 1908.

STAUDINGER und REBEL, Katalog der Lepidopteren des paläarktischen Faunengebietes, 1901.

### Erklärung der Abbildungen.

<i>Bl</i> Blut	<i>P (Pl)</i> Pleura
<i>Bz</i> Basalzellen (an der Strahlhaarwurzel)	<i>pm</i> Pleuramuskel der Strahlhaarfalte
<i>c</i> caudal	<i>r</i> rostral
<i>Ch</i> Chitin	<i>re</i> rechts
<i>D</i> Darm	<i>S</i> Sternum
<i>Dh</i> Dufthaar	<i>s</i> Schuppe
<i>Dk</i> Duftkanal	<i>Sa</i> Sack der Strahlhaarwurzel
<i>dm</i> dorsaler Muskel der Strahlhaarfalte	<i>Scht</i> Schlußtasche der Strahlhaarfalte
<i>Dr</i> Duftdrüse	<i>Sh</i> Strahlhaar
<i>F</i> Fettkörper	<i>Shf</i> Strahlhaarfalte
<i>H</i> Herz	<i>St I, II</i> usw. Stigma des 1., 2. usw. Abdominalsegments
<i>Kl</i> Schutzklappe der Strahlhaarfalte	<i>T</i> Tergum
<i>l</i> lateral	<i>Te</i> Hoden
<i>li</i> links	<i>Th</i> Thorax
<i>M</i> MALPIGHI'sches Gefäß	<i>Tr</i> Trachee
<i>m</i> Muskel	<i>vm</i> ventraler Muskel der Strahlhaarfalte
<i>me</i> medial	<i>W</i> Wurzel des Strahlhaarbüschels
<i>N</i> Nerv (Bauchmark)	

*I, II, III* usw. 1., 2. usw. Abdominalsegment.

## Tafel 27.

Fig. 1. *Deilephila euphorbiae*. Querschnitt durch das 1. Segment mit Basaldrüsen und Strahlhaarbasis. 125 : 1.

Fig. 2. *Sphinx ligustri*. Querschnitt durch das 2. Segment mit Strahlhaarfalte und Ausbuchtungen der Pleura. 60 : 1.

Fig. 3. *Deilephila euphorbiae*. Querschnitt durch das 2. Segment mit Nebendrüsensfeld. 120 : 1.

Fig. 4. *Mamestra persicariae*. Querschnitt durch das 1. Segment mit Strahlhaarwurzel und Einrollmuskel ( $m^2$ ). 50 : 1.

Fig. 5. *Dichonia aprilina*. Sagittalschnitt durch das 1. Segment mit Strahlhaarwurzel und Basalzellen ( $B^*$ ). 50 : 1.

Fig. 6. *Brotolomia meticulosa*. Strahlhaar, a die Spitze, b eine Partie etwas näher der Basis. 450 : 1.

## Tafel 28.

Fig. 7. *Brotolomia meticulosa*. Querschnitt durch das 3. Segment mit Strahlhaarfalte und Schutzklappe ( $K^l$ ) und deren Muskulatur ( $\mu m$ ,  $dm$ ,  $em$ ). - 50 : 1.

Fig. 8. *Hadena rurea*. Das Gleiche. 50 : 1.

Fig. 9. *Trachea atriplicis*. Das Gleiche. 50 : 1.

Fig. 10. *Brotolomia meticulosa*. Querschnitt durch das 4. Segment mit Schlußtasche. 60 : 1.

Fig. 11. *Dichonia aprilina*. Sagittalschnitt durch einen Teil der Schlußtasche mit Muskelansätzen ( $m^1$ ,  $m^2$ ). 125 : 1.

Fig. 12. *Brotolomia meticulosa*. Querschnitt durch das 2. Segment mit Strahlhaarfalte ( $Shf$ ), Duftdrüsen ( $Dr$ ) und Duftkanal ( $Dk$ ). 75 : 1.

## Tafel 29.

Fig. 13. *Trachea atriplicis*. Das Gleiche. 25 : 1.

Fig. 14. *Hadena rurea*. Das Gleiche. 25 : 1.

Fig. 15. *Orthosia helvola*. Das Gleiche. 25 : 1.

Fig. 16. *Leucania l-album*. Das Gleiche (der Duftkanal ist durch die punktierten Linien nur schematisch angedeutet, da er etwas gewunden und nicht genau dorsoventrad verläuft). 25 : 1.

Fig. 17. *Dichonia aprilina*. Sagittalschnitt durch das 2. Segment mit Duftdrüsen verschiedener Form ( $Dr1$ ,  $Dr2$ ,  $Dr3$ ). 100 : 1.

## Tafel 30.

Fig. 18. *Cucullia artemisiae*. Sagittalschnitt durch das 1. und 2. Segment mit der Wurzel der Strahlhaare ( $m^1$ ,  $sa$ ) und abnorm entwickelten Duftdrüsen ( $Dr$ ). [Die punktierten Linien weisen auf die Verbindung der im 1. Segment liegenden Drüse ( $Dr1$ ) mit dem Duftkanal ( $Dk$ ) hin.] 25 : 1.

Fig. 19. *Cucullia artemisiae*. 2 Einzeldrüsen aus Fig. 18. 200:1.

Fig. 20. *Leucania l-album*. Querschnitt durch das 2. Segment mit Strahlhaarfalte und dem hier bereits auf die dünne Hautfalte übergetretenen Duftkanal (*Dk*). (Das  $\perp$  bezeichnet die Stelle, an der auf weiter rostrad gelegenen Schnitten die Mündung des Kanals festgestellt wurde.) 70:1.

Fig. 21. *Cucullia artemisiae*. Querschnitt durch das 2. Segment. *Sh* (*li*) bezeichnet die basalen, *Sh'* (*li*) die apicalen Querschnitte des linken Strahlhaarbüschels, dessen Haare mit den Dufthaaren der rechten Seite *Dh* (*re*) in Berührung treten. *Sh* (*re*) und *Sh'* (*re*) ist in gleicher Weise mit *Dh* (*li*) in Verbindung zu bringen. 15:1.

Fig. 22. *Cucullia artemisiae*. Querschnitt durch das 3. Segment. Die Strahlhaare verlaufen, sich kreuzend, von der rechten zur linken Körperseite und umgekehrt. 15:1.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Beiträge zur Kenntnis der Süßwassostracoden.

Von

**Karl Fassbinder.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Greifswald.)

Mit Tafel 31–32 und 1 Abbildung im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

1. Einleitung.
2. Schalenrand.
  - a) Randverhältnisse der Schalen bei *Cypris pubera*.
  - b) Bei anderen Formen.
3. Verkalkung der Schale.
  - a) Vorgang der Kalkablagerung.
  - b) Kalkaufspeicherung bei Larven.
  - c) Sternförmige Zellen.
  - d) Höckerbildung bei *Cypris pubera*.
  - e) Borsten der Schale.
  - f) Abwurf der Schale.
4. Weichhäutige Innenlamelle.
5. Weiblicher Copulationsapparat bei Süßwasserformen.
6. Biologische Notizen.

Es ist eine den Ostracodenforschern längst bekannte Tatsache, daß die genetisch eine dorsale Hautduplikatur darstellende Ostracodenschale aus einer inneren und äußeren Lamelle besteht und daß eine Verbindung der beiden Schalenhälften dorsal durch ein elastisches Ligament bewirkt wird, während der größere Teil ihrer Peripherie frei ist. Das elastische Ligament hat die Aufgabe,

die Schale zu öffnen, während der Verschluss wie bei der Muschelschale durch eigene Schließmuskeln erzielt wird. Die Ähnlichkeit mit der Muschelschale wird besonders dadurch groß, daß die Außenlamelle und die Randzone der Innenlamelle durch Einlagerung anorganischer Salze verfestigt wird, und zwar sind es kohlenaurer Kalk und kohlenaurer Magnesia, wie ich G. W. MÜLLER'S Werk „Die Ostracoden des Golfes von Neapel“ entnehme, das meiner Arbeit als wesentliche Grundlage diene. An dem verkalkten Teile der Schale kann man nach G. W. MÜLLER eine äußere und innere Chitinschicht und eine mittlere Kalkschicht unterscheiden. Genannter Forscher hat auch auf die Asymmetrie der Schalen<sup>1)</sup> hingewiesen und betont, „daß diese Differenzen in der Gesamtform aus der verschiedenen Rolle beider Schalen beim Verschlusse verständlich werden“. Er spricht ferner von falzartigen Gebilden am Schalen-

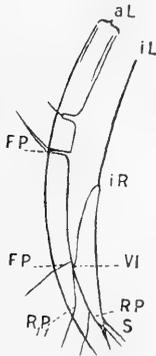


Fig. A.

*RP* randständiger,  
*R<sub>1</sub>P<sub>1</sub>* falscher rand-  
 ständiger,  
*FP* flächenständiger  
 Porenkanal.  
*iR* Innenrand.  
*S* Saum.  
*VI* Verwachsungs-  
 linie.  
*iL*, *aL* innere, äußere  
 Lamelle (nach G.  
 W. MÜLLER).

rande, von Leisten und Rinnen, die durch gegenseitiges Ineinandergreifen die Festigkeit des Verschlusses erhöhen, und berichtet auch von ähnlichen Erscheinungen am Schloß. Obwohl bereits SARS und CLAUS die Randverhältnisse der Ostracodenschale berührt haben, richte ich mich in Folgendem nach G. W. MÜLLER, dessen Arbeiten eine erschöpfendere Darstellung und nach meiner Ansicht glücklichere Bezeichnungen enthalten. In seiner Beschreibung der von der VOELTZKOW'SCHEN Expedition gesammelten Ostracoden gibt G. W. MÜLLER in der Einleitung eine kurze Darstellung der Ostracodenschale, die besonders zum Verständnis der Randverhältnisse geeignet erscheint und deshalb zum Teil hier wörtlich wiedergegeben werden soll. Hiernach besteht die innere Schalenlamelle (Textfig. A) „aus einem dickeren, verkalkten Rande, der sich gegen das dünnhäutige, in die Körperwandung übergehende Zentrum in einer scharfen Linie (Innenrand *Ir*) absetzt. Innere und äussere Lamelle verschmelzen in grösserem oder geringerem Umfang, die Grenzen der verschmolzenen

1) Ich will der Kürze halber von rechter und linker Schale statt von Schalenhälften reden.

Partie bezeichnen wir als Verwachsungslinie (*VL*). Nahe dem Schalenrand entspringt an der Innenseite meist der Saum (*S*), ein häutiger, evt. verkalkter Anhang, derselbe bildet die Grenze für die Verbreitung der Borsten nach innen — nach innen vom Saume habe ich nie Borsten gesehen — dagegen entspringt ziemlich regelmässig eine Reihe von Borsten dicht neben ihm, zwischen Saum und Schalenrand“ (randständige Borsten). Ich will schon an dieser Stelle bemerken, daß ich die hier von G. W. MÜLLER vertretene Auffassung über den Schalenrand nicht teile, daß ich vielmehr den Saum für den ursprünglichen Schalenrand halte und alle über ihn hinausragenden Schalenteile als sekundäre Bildungen ansehe. Während also G. W. MÜLLER den Schalenrand als etwas Feststehendes betrachtet, dem gegenüber eine Verschiebung des Saumes stattfindet, betrachte ich den Saum als etwas Feststehendes, das von sekundären Bildungen überwachsen wird, eine Ansicht, die ich weiter unten näher begründen werde. Ich spreche deshalb vorläufig nicht von einem Schalenrande, sondern von einer Außenleiste.

Meine Untersuchungen erstrecken sich zunächst auf die Randverhältnisse der Schalen von *Cypris pubera* und einiger anderer Formen, die zum Vergleich herangezogen werden sollen.

Zuvor will ich einige Worte über die Methode der Untersuchung einfügen. Bei der Kleinheit der Objekte, bei der Härte und Undurchsichtigkeit der Schalen waren manche Schwierigkeiten zu überwinden. Die Untersuchungen über die Randverhältnisse der Schalen geschahen teils an Schnitten, teils an Totalpräparaten. Die hierher gehörigen Figuren sind meist nach Schnitten hergestellt, ein Teil jedoch stellt kombinierte Bilder dar, die nach der Dorsal- und Ventralansicht und nach der Profilansicht der einzelnen Schalen gezeichnet sind. Diese Figuren sind besonders gekennzeichnet. Um auf Schnitten gute Schalenbilder zu erhalten, mußte vor dem Einbetten in Paraffin sehr vorsichtig entkalkt werden. Es galt dafür zu sorgen, daß die Präparate einerseits weich genug zum Schneiden, andererseits nicht zu weich wurden, weil sonst beim Einbetten allzu leicht eine Deformation eintritt, wodurch die wahren Verhältnisse verschleiert werden. Die Entkalkung wurde mit Alkohol, dem einige Tropfen Salzsäure beigegeben waren, vorgenommen. Mit anderen Entkalkungsmitteln erzielte ich keine Erfolge.

## Über die Randverhältnisse der Schalen von *Cypris pubera*.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung trockener Schalen einer erwachsenen *Cypris pubera* mit der Lupe kann man an den Rändern beider Schalen je 3 Leisten feststellen, eine mittlere, eine äußere und eine innere. Die mittlere, die zu einer randständigen Borstenreihe in sehr enger Beziehung steht, ist der Saum, die äußere werde ich als Außenleiste, die innere als Innenleiste bezeichnen. Bei der Betrachtung dieser Leisten soll vom Ventralrande ausgegangen werden, weil dieser nach meiner Überzeugung gegenüber Vorder- und Hinterrand ursprünglichere Verhältnisse aufweist.

### Saum.

Der Saum der rechten Schale von *Cypris pubera* zeigt sich auf einem etwa durch die Mitte eines erwachsenen Tieres geführten Transversalschnitt (Taf. 31 Fig. 1, der Saum ist in diesen und allen ähnlichen Figuren rot gezeichnet) als eine Bildung der verkalkten Schale, die dort, wo Außen- und Innenlamelle zusammentreffen, ihren Ursprung hat und als eine direkte Fortsetzung der verschmolzenen Zone nach außen gelten könnte. Er stellt eine keilförmige Leiste dar mit äußerer und innerer Chitinschicht und mittlerer Kalkschicht. An der Peripherie des Saumes bleibt stets eine schmale Zone unverkalkt, die Verschmelzungszone der inneren und äußeren Chitinschicht. Diese Zone erscheint auf Totalpräparaten außerordentlich dünn und durchscheinend und hat wegen ihrer Biegsamkeit beim Verschluss der Schale offenbar eine nicht unwichtige Rolle zu spielen. Als eine Verstärkung des rechten Saumes, die besonders nach erfolgter Häutung sehr notwendig sein mag, treten radiär verlaufende Chitinleisten auf. Schon bei jüngsten Larven von *Cypris pubera* kann man eine Reihe derartiger Leisten erkennen, die jedoch nicht bis an den Außenrand des rechten Saumes reichen, sondern nur bis zu der oben erwähnten biegsamen Chitinzone. Bei älteren Larven und erwachsenen Tieren tritt noch eine zweite Reihe von Chitinleisten hinzu, eine innere, deren Leisten erheblich länger und dicker sind als die äußeren, dagegen geringer an Zahl (Taf. 32 Fig. 56). Beide Leistenreihen werden durch eine Längsleiste getrennt, die auf Schnittbildern als Höcker erscheint (Taf. 31 Fig. 1). Die äußere Leistenreihe entspricht, was Zahl und Größe der Leisten betrifft, der einfachen Leistenreihe der jüngsten Stadien. Im mittleren Teile des ventralen rechten Saumes, der

durch seine Breite auffällt, treten die Chitinleisten wenig hervor und sind oft nicht zu erkennen. Dagegen sah ich sie hier zuweilen an der Spitze in einzelne Strahlen zerteilt, so daß sie ein baumartiges Aussehen boten. Dies gilt jedoch nur für die innere Leistenreihe. Am besten ließen sich diese Saumleisten an frisch gehäuteten Tieren beobachten. Mit zunehmender Verkalkung des Saumes werden sie weniger deutlich.

Wenn man die rechte Schale einer geschlechtsreifen *Cypris pubera* von innen betrachtet, erkennt man den Saum am Vorderrande als deutliches Band, das sich als solches auch auf den Ventralrand bis etwa auf ein Drittel der Länge verfolgen läßt. Von hier aus ist der rechte Saum infolge der steileren Aufrichtung mehr oder weniger nur noch in seinem Außenrande also als Linie zu erkennen. Dieser Außenrand zeigt folgenden Verlauf (Taf. 31 Fig. 27): vom höchsten Punkte des Dorsalrandes, den ich den vorderen Dorsalwinkel nennen will, zieht er sich in einem flachen Bogen zum Vorderrande, tritt hier weit hinter der Außenleiste zurück und beschreibt einen annähernd gleichmäßigen Bogen mit etwas stärkerer Wölbung in der oberen Hälfte des Vorderrandes. Auf der Ventralseite zeigt er in der vorderen Hälfte eine starke Ausbuchtung, so daß er hier im Profil von innen die Außenleiste verdeckt, in der Mitte dagegen eine entsprechend starke Einbuchtung, wobei er wieder hinter der Außenleiste zurücktritt und sich bis etwa zur Mitte des Hinterrandes immer mehr von ihr entfernt. Von hier aus beginnt wieder eine Annäherung an die Außenleiste, und vom hinteren Dorsalwinkel aus — so bezeichne ich jene Stelle des Dorsalrandes, an welcher dieser in einem schwachen Knick in den Hinterrand übergeht — verlaufen beide im Profil als parallele Linie erscheinende Leisten in unmittelbarer Nähe voneinander zum vorderen Dorsalwinkel. Von der Ventralseite aus gesehen zeigt der rechte Saum eine starke Verbreiterung in der Mitte (Taf. 31 Fig. 31), die schon oben erwähnt wurde, mit vorausgehender und folgender Einbuchtung. Am Dorsalrande bildet er nach innen vorspringend in der Gegend des vorderen Dorsalwinkels einen stumpfen Winkel (Taf. 31 Fig. 32). Am hinteren Dorsalwinkel konnte ich eine so plötzliche Verbreiterung des Saumes nicht beobachten. Diese Verhältnisse lassen sich am besten mit der Lupe an einer ausgetrockneten, aufrecht stehenden Schale erkennen.

Der Saum der linken Schale zeigt sich auf einem Schnitt durch etwa die Mitte des Ventralrandes ebenfalls als eine keil-

förmige Verlängerung der verkalkten Schale (Taf. 31 Fig. 1). Auch hier tritt eine peripherische Chitinzone auf, und ebenso findet eine Verstärkung durch zwei Leistenreihen statt, die durch eine Längsleiste getrennt sind. Im Profil von innen erscheint der linke Saum am Vorrande als deutliches Band, das sich auch auf das erste Drittel des Ventralrandes erstreckt. Von hier aus ist er jedoch ähnlich wie rechts nur als Linie erkennbar.

Der Verlauf des linken Saumes, der sich an seinem als deutliche Linie erkennbaren Außenrande leicht erkennen läßt, ist wesentlich anders als der des rechten (Taf. 31 Fig. 28). Vom vorderen Dorsalwinkel aus verläuft der linke Saum in einem ganz flachen Bogen zum Vorderrande, beschreibt am Vorderrande selbst einen weit stärkeren Bogen als der Saum der rechten Schale und tritt daher auch lange nicht so weit vom Rande der Außenleiste zurück wie jener. Entsprechend der rechten Schale erfolgt auch beim Saum der linken eine ventrale Ausbuchtung mit Verdeckung der Außenleiste, der jedoch eine viel plötzlichere Einbuchtung folgt, als es bei der rechten Schale beobachtet wurde, so daß Ein- und Ausbuchtung stumpfen Winkeln ähnlich sind. Im Gegensatz zur rechten Schale verdeckt der Saum der linken im Profil von innen an der ganzen Ventralseite die Außenleiste, nachdem er dieselbe einmal überschritten hat. Erst im Hinterrande tritt er wieder etwas hinter ihr zurück, jedoch nur sehr wenig, so daß man am Präparat nur mit einiger Mühe die doppelte Linie erkennen kann. Nach einer starken Umbiegung im Hinterrande verläuft er in ganz flachem Bogen zum hinteren Dorsalwinkel und von hier fast geradlinig zum vorderen Dorsalwinkel. Ein Blick auf die Ventralseite (Taf. 31 Fig. 31) läßt auch beim linken Saum jene Verbreiterung in der Mitte erkennen, die wie die vorausgehende und folgende Einbuchtung der ähnlichen Erscheinung am rechten Saume entspricht. Dagegen zeigt der dorsale linke Saum vom Rücken gesehen dicht vor dem vorderen Dorsalwinkel einen nur flachen Vorsprung nach innen, dem im Gegensatz zur rechten Schale ein ähnlicher Vorsprung am hinteren Dorsalwinkel folgt.

Es wurde schon die randständige Borstenreihe erwähnt, die, wie fast ausnahmslos bei Ostracoden, auch bei *Cypris pubera* vorhanden ist. Sie befindet sich zwischen dem Rande des Saumes und dem Rande der Außenleiste. Während am Vorder- und Hinterrande kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sie durch ihren Ursprung die durch den Ansatz des Saumes erzeugte „Saumlinie“

kennzeichnet, scheint das für den ventralen Saum auf den ersten Blick nicht zu gelten. Hier münden in der Region des verbreiterten Saumes die von der Verwachsungslinie ausgehenden Porenkanäle fast auf der Mitte der vom Rande der Außenleiste und vom Saumrande begrenzten Zone (Taf. 31 Fig. 1), und es hat den Anschein, als seien die Porenkanäle weit in den Saum hineingedrungen. Bei frisch gehäuteten Tieren läßt sich jedoch mit Leichtigkeit feststellen, daß der Schalenraum mit der inneren Chitinschicht bis zur Ansatzstelle der Borsten reicht. Erst mit zunehmender Verkalkung wird die innere Chitinschicht weit nach innen gedrängt, so daß sich lange, schlanke Porenkanäle bilden, deren auffallende Länge mit der Verwachsung der beiden Lamellen zusammenhängt. Da die Schalen am Ventralrande, bevor sie in die Säume übergehen, schon ziemlich dünn ausgezogen sind und die Lamellen verhältnismäßig breit miteinander verschmelzen, läßt sich äußerlich kaum eine andere Grenze des Saumes erkennen als die durch die Mündung der Porenkanäle bezeichnete Linie. Mit der Verschmelzung der Lamellen ist auch eine Knickung der Porenkanäle in Beziehung zu bringen, die man bei Schalenpräparaten stets in der breiten Ventralregion der Säume wahrnehmen kann. Auf Schnitten ist diese Knickung besonders gut zu erkennen (Taf. 31 Fig. 1). Es scheint, daß sie an der Stelle entsteht, wo der Porenkanal in die „Zwischenmembran“ übertritt, wie G. W. MÜLLER die sich als Fortsetzung der inneren Chitinschicht zwischen die verschmolzenen Lamellen erstreckende Membran nennt.

#### Außenleiste.

Die rechte Außenleiste ist, wie ein Schnitt durch den mittleren Ventralrand erkennen läßt (Taf. 31 Fig. 1), ein Wulst der Außenlamelle, der sie nach außen zu aufsitzt ohne jegliche Beziehung zu einer Vorwölbung des Schalenraumes. Sie besteht demgemäß aus einer Kalkschicht, die von einer Chitinschicht überzogen ist. Ihr Verlauf läßt sich teilweise gut auf einem Totalpräparat verfolgen, welches die ventrale Seite des Tieres zeigt (Taf. 31 Fig. 31). Man erkennt ihren Außenrand als eine dem gegenüberliegenden Saume der linken Schale annähernd parallel verlaufende Linie. In der Mitte zeigt sie eine der Ausbuchtung des linken Saumes entsprechende flache Einbuchtung. Anders verhält sich die rechte Außenleiste im vorderen Achtel, wo sie ein weites Übergreifen nach der linken Schale erkennen läßt. Während sie vorher als unbedeutende Leiste erschien, ist sie hier sehr breit und läßt vermuten, daß ihr im

vorderen Teile des Tieres ein wichtiger Anteil beim Verschlöß der Schale zufällt. Diese Ausbildung, die sie auch im ganzen Verlauf des Vorderrandes beibehält, hängt damit zusammen, daß der Schalenraum weit in die Außenleiste eintritt, eine Erscheinung, die ich kurz als Vorwölbung der Schale bezeichnen möchte. Auf diese Weise muß, wie schon oben erwähnt, der Saum weit hinter der Außenleiste zurücktreten, zumal diese hier zu einer breiten Leiste ausgezogen ist. Im Dorsalrande wird die rechte Außenleiste nach hinten zu immer unbedeutender und gewinnt erst am Hinterrande wieder an Bedeutung und Ausdehnung.

Die Außenleiste der linken Schale ist, wie Fig. 1 auf Taf. 31 zeigt, ein der rechten Außenleiste vollkommen entsprechendes Gebilde der verkalkten Außenlamelle. Sie tritt hier als etwas weniger starker Wulst auf, hat jedoch auch zwei äußere Chitinschichten und eine mittlere Kalkschicht.

Von der Ventralseite gesehen (Taf. 31 Fig. 31) läßt sie in ihrem Außenrande in der Mitte eine schwache seitliche Einbuchtung erkennen und zieht sich von hier in flachem Bogen zum Vorderrande. Es findet zwar auch im Vorderrande der linken Schale eine Vorwölbung des Schalenraumes statt, jedoch lange nicht in dem Maße, wie es rechts der Fall ist. Auch zeigt hier die linke Außenleiste nicht jene starke Verbreiterung der rechten, wenngleich auch sie am Vorderrande breiter ist als am Ventralrande. Dorsal tritt sie noch mehr zurück als ventral, doch ist sie auf Totalpräparaten als eine immerhin deutliche Linie erkennbar. Am Hinterrande tritt sie wieder stärker als Leiste auf und läßt, von innen gesehen, in ihrem Außenrande einen dem Saumrande fast parallelen Verlauf erkennen, bis sie nach dem Ventralrande zu hinter ihm verschwindet.

#### Innenleiste.

Die rechte Innenleiste ist auf Taf. 31 Fig. 1 nur als runder Höcker zu erkennen und läßt als Bildung des verkalkten Teiles der Innenlamelle wie die Außenleisten zwei Chitinschichten von einer mittleren Kalkschicht unterscheiden. Dem Saume gegenüber tritt sie noch mehr zurück als die Außenleiste.

Im Profil von innen erkennt man ihren Rand als eine dem Rande des Saumes im Vorderrande annähernd parallel verlaufende Linie, die am Dorsalrande dauernd unter dem Saume zu verschwinden scheint, während sie am Ventralrande nur in der Mitte durch die Wölbung des verbreiterten Saumes verdeckt wird. Hinter dieser

Wölbung tritt sie wieder, mit dem Innenrande einen spitzen Winkel bildend, zutage. Am Hinterrande verläuft sie dem Innenrande etwa parallel, bildet jedoch mit ihm noch vor dem hinteren Dorsalwinkel einen spitzen Winkel, worauf beide Linien unter dem Saume zu verschwinden scheinen. Stellt man die rechte Schale aufrecht, so kann man vom Rücken den Verlauf der Innenleiste auch in der Mitte des Ventralrandes unter der Lupe verfolgen. Man sieht sie mit dem Innenrande eine Einbuchtung machen, welche der Ausbuchtung des Saumes ein wenig vorangeht (Taf. 31 Fig. 29).

Die linke Innenleiste macht auf einem Schnitt durch den mittleren Ventralrand wegen ihrer stärkeren Ausbildung vielmehr den Eindruck einer Leiste als die rechte (Taf. 31 Fig. 1). Auch sie ist ein Gebilde der verkalkten Innenlamelle mit 2 Chitinschichten und mittlerer Kalkschicht. Der Verlauf der linken Innenleiste ist leichter festzustellen als der der rechten (Taf. 31 Fig. 28). Ihr Rand bildet im Profil von innen eine Linie, die kurz vor dem vorderen Dorsalwinkel unter dem Saume hervortritt, nach vorn bis zur ventralen Ausbuchtung des Saumes dem Innenrande parallel verläuft, um von hier nach einer schwachen Ausbuchtung mit dem Innenrande bis fast zum Hinterrande mehr oder weniger zusammenzufallen. Am Hinterrande tritt sie wieder wenig vom Innenrande ab, um ihn dorsalwärts bis etwa zum hinteren Dorsalwinkel zu verdecken, wo sie selbst unter dem Saume verschwindet. Diese Leiste ist im Profil von innen mit der Lupe deutlich zu erkennen, wenn man die Schale mit der Nadel hin und her bewegt. Auch die linke Innenleiste läßt, von oben gesehen, eine der Ausbuchtung des Saumes entsprechende seitliche Einbuchtung erkennen.

### Verschluß.

Das Zusammenwirken dieser 3 am freien Rande der *pubera*-Schalen befindlichen Leistenpaare beim Schließen der Schalen, das ich kurz als Verschluß bezeichnen möchte, läßt sich am besten auf Schnittbildern studieren. Fig. 1 auf Taf. 31 zeigt diese Verhältnisse in der Mitte des Ventralrandes. Beiderseits treffen sich die beiden Lamellen in einem sehr spitzen Winkel, und dementsprechend sind die etwa in der Verlängerung der Halbierungslinie dieses Winkels liegenden Säume breit ausgezogen. So findet beim Verschluß ein breites Übereinanderlegen der Säume statt, wobei der linke Saum nach außen zu liegen kommt. Dieser legt sich mit seiner Randzone gegen die kurze, nach außen umgebogene rechte Außenleiste und

findet in ihr eine gute Stütze. Der rechte Saum schiebt sich mit seiner Randzone in die von dem linken Saume und der linken Innenleiste gebildete Rinne. Die rechte Innenleiste und die linke Außenleiste kommen hier beim Verschuß nicht in Betracht. Betrachtet man einen auf etwa ein Viertel der Länge durch den Ventralrand geführten Schnitt, wie Fig. 2 auf Taf. 31 zeigt, so fällt zunächst auf, daß sich die Innenlamelle auf beiden Seiten, besonders jedoch auf der linken, in ihrem verkalkten Teile viel steiler emporrichtet, als in der Mitte beobachtet wurde. Auch ist die linke Innenleiste nach innen gerückt, und beide Außenleisten sind etwas stärker geworden. Beim Verschuß schmiegt sich der dünne linke Saum der gegenüberliegenden vom rechten Saume und der rechten Außenleiste gebildeten Höhlung an, während die linke Innenleiste den rechten Saum von innen umgreift. Rechte Innenleiste und linke Außenleiste wirken auch hier beim Verschuß nicht mit, höchstens käme die rechte Innenleiste in dieser Region als Stütze der linken in Frage, was jedoch bei ihrer Kürze ausgeschlossen zu sein scheint.

Ein Schnitt auf etwa drei Viertel der Länge des Tieres (Taf. 31 Fig. 4) läßt den Verschuß in der hinteren Hälfte des Ventralrandes erkennen. Auch hier richten sich die Innenlamellen steiler auf als in der Mitte. Die von dem rechten Saume und der rechten Außenleiste gebildete und beim Verschuß zur Aufnahme des linken Saumes bestimmte Höhlung ist hier noch ausgeprägter als im vorderen Teile des Ventralrandes. Im Gegensatz zu den oben besprochenen Schnitten zeigt hier die rechte Innenleiste eine stärkere Ausbildung und ist bei der fast senkrechten Aufrichtung der verkalkten Innenlamelle ohne Frage imstande, beim Verschuß die linke Innenleiste von innen zu umfassen. Diese selbst ist so weit nach innen gerückt, daß sie dem rechten Saume kaum mehr als Stütze dienen kann, die linke Außenleiste bleibt auch hier beim Verschuß unbeteiligt.

Schon vorher wurde auf eine starke Vorwölbung der rechten Schale hingewiesen, die, unterstützt von einer Verbreiterung der sie krönenden Außenleiste, am Vorderrande und schon am vordersten Teile des Ventralrandes zu einer Übertagung des rechten Saumes führt, und es wurde auch auf jene schwächere Vorwölbung am Vorderrande der linken Schale aufmerksam gemacht. Diese Verhältnisse kann man am besten an Frontalschnitten erkennen. Wie Fig. 38 auf Taf. 32 schematisch zeigt, wird dadurch eine vollständige Änderung des am Ventralrande beobachteten Bildes herbeigeführt, da die Randleisten gewissermaßen die Rollen vertauschen. Die vor-

her dem linken Saume als Stütze dienende rechte Außenleiste greift jetzt mächtig über diesen hinweg, während sie selbst sich an die bisher am Verschuß ganz unbeteiligte linke Außenleiste anschmiegt, der auch nur infolge der schwachen Vorwölbung der linken Schale diese Mitwirkung am Verschuß ermöglicht ist. Weit nach innen zurückgetreten ist der rechte Saum, der sich von innen der linken Innenleiste anlegt und selbst den Eindruck einer Innenleiste macht. Die rechte Innenleiste ist sehr schwach ausgebildet und erzeugt mit dem rechten Saume eine Höhlung, die zwar der linken Innenleiste gegenüberliegt, aber bei deren Kürze kaum in Wirksamkeit treten wird.

Am Hinterrande (Taf. 31 Fig. 3) läßt sich ebenfalls eine deutliche Vorwölbung der rechten Schale erkennen, die ein starkes Zurücktreten des rechten Saumes zur Folge hat und zu einem Übergreifen des linken Saumes durch die rechte Außenleiste führt. Auch hier greift, wie am Vorderrande, der rechte Saum über die linke Innenleiste, während die linke, ebenfalls eine schwache Vorwölbung krönende Außenleiste der rechten zur Stütze dient. Die rechte Innenleiste ist auch hier sehr schwach entwickelt und dürfte beim Verschuß wirkungslos sein.

Wir sehen also am Vorder- und Hinterrande ein Übergreifen der rechten Schale, während dies am Ventralrande für die linke gilt. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß durch diesen Wechsel ein äußerst fester Verschuß erzielt wird.

### Schloß.

Obwohl das Schloß in morphologischer Hinsicht ein vom freien Rande der Schalen durchaus verschiedenes Gebilde ist, so lassen sich doch die für diesen beschriebenen Randleisten mehr oder weniger gut auch auf das Schloß verfolgen. Es mag deshalb berechtigt erscheinen, wenn ich auch hier die für den freien Rand gewählten Bezeichnungen beibehalte. Bei der Betrachtung des Schlosses auf einem etwa durch die Mitte der Schloßregion geführten Schnitt (Taf. 31 Fig. 6) fällt sofort die massive Ausbildung der Kalkschicht in den Randleisten auf. Außenleiste und Saum der rechten Schale bilden eine Rinne, in welche der kurze, abgerundete linke Saum hineingreift und so ein wohlausgebildetes Gelenk erzeugt. Die linke Außenleiste dient der rechten als Stütze beim Öffnen, während die linke Innenleiste sich beim Schließen um den rechten Saum legt und ihrerseits in einer Verdickung der Gegenschale, welche vielleicht der rechten Innenleiste entspricht, eine Stütze findet. Legt

man einen Schnitt durch die Gegend des vorderen Dorsalwinkels (Taf. 31 Fig. 5), also jene Gegend, wo schon eine Loslösung vom Körper stattgefunden hat, aber noch ein Zusammenhang zwischen den beiden Schalen besteht, so zeigen die Säume nicht mehr die in der Mitte des Schlosses herrschende gedrungene Form, sondern erinnern an die an der Ventralseite beobachteten Verhältnisse. Beide Schalen zeigen an den Außenlamellen einen deutlichen, von der betreffenden Außenleiste gekrönten Knick, der das Übergreifen der linken Schale besonders auffällig macht. Beide Säume sind keilförmig ausgezogen und zeigen von außen rechts eine konkave, links eine konvexe Wölbung. Die linke Innenleiste ist noch erkennbar, während die rechte kaum nachzuweisen ist. Eine etwas geringere Saumverbreiterung, als sie die Gegend des vorderen Dorsalwinkels zeigt, ließ sich schon vorher auch in der Gegend des hinteren Dorsalwinkels feststellen. Es handelt sich also um jene Stellen des Schlosses, welche den Übergang in die freien Schalenränder darstellen, wo bei weniger breiten Säumen beim Öffnen ein Auseinanderzerren des Schlosses erfolgen müßte.

Das elastische Ligament, welches das Öffnen der Schalen bewerkstelligt, setzt sich im Schloß an die beiden Saumenden an (Taf. 31 Fig. 5 u. 6), die es durch seine Kontraktion einander nähert, wodurch ein Entfernen der freien Schalenränder voneinander und damit ein Öffnen der Schalen erzielt wird. Dieser Öffnungsmechanismus scheint in erster Linie im vorderen Teile des Schlosses zu wirken, wo durch die Verbreiterung des Saumes eine stärkere Spannung des Ligaments möglich ist.

#### Randverhältnisse bei Larven von *Cypris pubera*.

Bei Larven von *Cypris pubera* entsprechen die Randverhältnisse der Schalen größtenteils den für das erwachsene Tier beschriebenen. Es lassen sich auch hier, wenigstens bei älteren Stadien, mit Leichtigkeit Saum, Außen- und Innenleisten erkennen. Bei den jüngsten Larven ist das Studium der Randverhältnisse infolge einer starken äußeren Rippenbildung erschwert. Typische Außenleisten fehlen hier. In der Nähe des freien Randes verläuft eine der zahlreichen äußeren Rippen. Über das Vorhandensein von Innenleisten konnte ich mir beim jüngsten Stadium keine Klarheit verschaffen, habe sie jedoch wie die Außenleisten bei wenig älteren Stadien festgestellt.

Bezüglich des ventralen Verschlusses und des Schlosses konnte ich zwischen Larven und erwachsenen Tieren keine wesentlichen

Unterschiede erkennen. Verschieden dagegen ist die Ausbildung des Verschlusses am Vorderrande in den einzelnen Entwicklungsstadien. Ich will deshalb auf den Verschluß des Vorderrandes bei Larven näher eingehen.

Fig. 34 (Taf. 32) zeigt denselben von einem 0,252 mm großen Tierchen, das ich für das jüngste Stadium halte. Es findet ein Übergreifen des linken Saumes über den rechten statt ohne jede Mitwirkung von Außen- und Innenleisten (?). Bei einem etwa 0,53 mm großen Tiere (Taf. 32 Fig. 35) sehen wir bereits Außen- und Innenleisten entwickelt. Beim Verschluß dürfte nur die rechte Außenleiste als Stütze des linken Saumes eine Rolle spielen. Fig. 36 (Taf. 32) zeigt diese Verhältnisse beim drittletzten Stadium. Es läßt sich eine Größenzunahme der rechten Außenleiste erkennen. Das vorletzte Stadium (Taf. 32 Fig. 37) zeigt wesentlich dasselbe Bild, nur ist hier auch die linke Außenleiste etwas stärker geworden. Vielleicht greift hier beim Verschluß bereits die linke Innenleiste über die rechte. Vergleicht man den Verschluß des Vorderrandes beim vorletzten Stadium mit dem des erwachsenen Tieres (Taf. 32 Fig. 38), so erkennt man, daß derselbe bei der letzten Häutung eine wesentliche Änderung erfährt, indem die vorher nach außen umgebogene, beim Verschluß lediglich als Stütze des linken Saumes wirkende rechte Außenleiste durch ihre starke Verbreiterung verbunden mit einer Vorwölbung des Schalenraumes befähigt wird, den linken Saum zu übergreifen. Sie spielt daher beim Verschluß geradezu die Hauptrolle. Dieser Unterschied zwischen der rechten Außenleiste des erwachsenen Tieres und derjenigen des vorletzten Larvenstadiums fällt besonders bei einem Vergleich der Ventralansichten auf, wo sich beim Übergang in den Vorderrand beim erwachsenen Tier ein plötzliches Vorwölben der rechten Außenleiste nach links zeigt, auf das schon oben hingewiesen wurde, während diese Erscheinung bei der Larve vermißt wird (Taf. 31 Fig. 33).

Die Verschlußverhältnisse des Hinterrandes bei Larven gleichen denen des Vorderrandes, wie das auch beim erwachsenen Tiere beobachtet wurde. Ich will deshalb nicht näher darauf eingehen.

Während bei der Betrachtung der Randverhältnisse der erwachsenen *Cypris pubera* der große Unterschied zwischen Ventral- und Vorderrand auffiel, zeigen die Larven an beiden Stellen in der Hauptsache die gleichen Verhältnisse. Wie schon erwähnt, besteht zwischen Larve und erwachsenem Tier in der ventralen Verschlußbildung kein wesentlicher Unterschied. Es ist also in jenem starken

Vortreten der Außenleisten im Vorderrande des erwachsenen Tieres und in dem damit verbundenen Zurücktreten der Säume eine sekundäre Erscheinung zu sehen, während primär die Säume am ganzen Schalenrande die äußersten und beim Verschuß wichtigsten Randleisten sind.

#### Randverhältnisse bei anderen Formen.

*Cypris ornata*. Eine der *pubera*-Schale ähnliche Verschuß- und Schloßbildung findet sich auch bei *Cypris ornata*. Fig. 8 (Taf. 31) zeigt die Ausbildung des ventralen Schalenverschlusses im vorderen Drittel des Tieres. Neben dem Saume sind auf beiden Seiten Außen- und Innenleisten wohlausgebildet. Besonders die linke Innenleiste ist kräftig entwickelt. Ihre Aufgabe ist es, beim Schließen den rechten Saum von innen zu umgreifen, da auch bei *Cypris ornata* der linke Saum sich beim Verschuß über den rechten schiebt. Die rechte Außenleiste bietet alsdann dem linken Saume ein festes Widerlager.

Nach der Mitte zu wird der Saum auf beiden Seiten breiter und dünn ausgezogen (Taf. 31 Fig. 7). Da hier eine Einbuchtung des ganzen Ventralrandes erfolgt, können die Innenleisten, wie dies aus Fig. 7 (Taf. 31) hervorgeht, beim Verschuß nicht mitwirken. Sie sind fast ganz verschwunden, besonders die rechte ist auf Schnitten kaum erkennbar, während sie ebenso wie die linke an eingetrockneten Schalen mit Hilfe einer starken Lupe am ganzen Ventralrande deutlich zu sehen ist. Nach hinten zu zeigen Schnitte, daß die Säume wieder kürzer und die Innenleisten stärker werden, indem auch hier die linke Innenleiste besonders durch ihre starke Ausbildung auffällt (Taf. 31 Fig. 9). So kommt eine große Ähnlichkeit mit den in der vorderen Hälfte beobachteten Verhältnissen zustande. Während bei *Cypris pubera* am Vorderrande eine starke Vorwölbung der rechten Schale beim Verschuß eine Rolle spielt, fehlt diese bei *Cypris ornata* vollständig. Hier richten sich schon im vordersten Teile des Ventralrandes die beiden Schalen steil auf, so daß nur noch ein schwaches Übergreifen des linken Saumes über den rechten und mehr ein gegenseitiges Aneinanderlegen der beiden Säume die Folge sein dürfte (Taf. 32 Fig. 51).

Das Studium des Schlosses von *Cypris ornata* verursachte große Schwierigkeiten, da bei der außerordentlich dünnen Schale gute Schnittbilder nicht zu erlangen waren. Dennoch glaube ich mit Sicherheit erkannt zu haben, daß bei der Schloßbildung rechts der

Saum und links Saum und Innenleiste wirksam sind, indem der rechte Saum in die von den genannten Leisten der linken Schale gebildete Rinne greift wie Fig. 10 (Taf. 31) zeigt. Die beiden Außenleisten dürften bei der Schloßbildung bedeutungslos sein. Gute Schnittbilder erhielt ich vom vordersten Teile des Dorsalrandes, die erkennen ließen, daß vor der Vereinigung der Schalenränder zum Schloß rechts neben dem Saume eine stark entwickelte Außenleiste vorhanden ist und links eine ebensolche Außenleiste und deutliche Innenleiste (Taf. 31 Fig. 11).

*Notodromas monacha*. Ganz eigenartige Verhältnisse bietet der Rand der Schale von *Notodromas monacha*. Beide Schalen haben neben dem Saume je eine deutliche Außen- und Innenleiste. Während die Außenleisten am Dorsalrande verschwinden, bilden sie am Vorderende beider Schalen einen breiten Kamm, der einer Vorwölbung der Schale aufsitzt (Taf. 32 Fig. 57). Am Ventralrande hat *Notodromas monacha* auf beiden Seiten 2 schwächere Leisten nach außen vom Saume, die weit auseinander treten und ein konkaves Feld zwischen sich lassen (Taf. 31 Fig. 12). Diese Ausbildung des Ventralrandes ist für das Tierchen deshalb von Bedeutung, weil sie ihm das Haften an der Oberfläche des Wassers ermöglicht. G. W. MÜLLER hat diese Erscheinung ausführlicher beschrieben. Im vorderen und hinteren Teile des Ventralrandes laufen die beiden Leisten auf jeder Seite zusammen, so daß es den Anschein hat, als hätten sich die im Vorderrande starken Außenleisten ventral in je zwei schwächere geteilt. Am Hinterrande krönen beide Außenleisten je eine schwache Vorwölbung. Die linke Außenleiste bildet beim weiblichen Tiere jene von G. W. MÜLLER beschriebene Spitze am hinteren Teile des Ventralrandes, die, nach innen gebogen, beim Verschuß über den rechten Schalenrand gelegt wird. Der ventrale Verschuß dürfte nun in der Weise erfolgen, wie ihn Fig. 12 (Taf. 31) schematisch darstellt. Am Vorderrande legen sich die breiten Außenleisten aneinander, während die Säume sich übereinander schieben. Bei der dorsalen Schloßbildung werden, soweit ich erkennen konnte, die Außenleisten gänzlich ausgeschaltet und sind auf Schnitten nicht mehr zu erkennen. Fig. 13 (Taf. 31) zeigt das Schloß in der vorderen Hälfte des Tieres. Während die durch das Ligament verbundenen Säume außerordentlich klein geworden sind, haben sich die Innenleisten stark entwickelt, besonders die rechte, die sich in großem Bogen um die linke legt. Beim Schließen der Schalen muß so durch Druckwirkung der Innenleisten eine Spannung des Liga-

ments erfolgen. Wegen der Breite der Innenleisten ist es bei der dünnen Schale schwierig, gute Schnitte durch das Schloß zu erhalten, da eine Deformation kaum zu vermeiden ist. Dennoch glaube ich, diese Verhältnisse mit Sicherheit festgestellt zu haben. Nach hinten zu nimmt die Breite der Innenleisten ab, so daß das Schloß hier wie bei *Cypris pubera* mehr der Gelenkfunktion zu dienen scheint, während im Vorderteile der Öffnungsmechanismus die Hauptrolle spielen wird.

*Iliocypris gibba*. Bei *Iliocypris gibba* sind die Randverhältnisse der Schale sehr einfach. Auch hier greift der linke Saum über den rechten. Wie Fig. 15 (Taf. 31) zeigt, kann man auf Schnitten durch die Mitte des Ventralrandes an beiden Schalen schwache Innenleisten erkennen, von denen die linke dem rechten Saume beim Verschuß als Stütze dient, während sich der linke Saum von außen über den rechten schiebt. Im vorderen Viertel des Ventralrandes und im Vorderrande richten sich die Schalen steil auf (Taf. 32 Fig. 39), so daß die Säume sich beim Verschuß gegeneinander legen. Die Innenleisten, die im Profil von innen als je eine doppelte Linie gut zu erkennen sind, dürften hier beim Verschuß keine große Rolle spielen. Außenleisten fehlen gänzlich.

Ebenso einfach ist das Schloß gestaltet. Auch hier legt sich der linke Saum über den rechten. Links wirkt eine Innenleiste, rechts eine Außenleiste bei der Schloßbildung mit (Taf. 31 Fig. 14). In der hinteren Hälfte liegt das Schloß in einer dorsalen Einbuchtung.

*Candona euplectella*. Untersucht man auf Schnitten den Verschuß bei *Candona euplectella*, so kann man auch bei dieser Form ein deutliches Übergreifen des linken Saumes über den rechten feststellen. Die Fig. 17 u. 18 (Taf. 31) lassen erkennen, wie in der Vorder- und Hinterhälfte ähnliche Verhältnisse obwalten. Auffallend ist die starke Verdickung der verkalkten Innenlamelle, die steil aufgerichtet ist und ein beiderseitiges Aneinanderlegen gestattet. Deutliche Außen- und Innenleisten fehlen an beiden Schalen. Die linke Innenlamelle hat eine Rinne zur Aufnahme des rechten Saumes. In der Mitte der Schale wird das Bild dadurch stark verändert, daß sich die Innenlamelle auf beiden Seiten stark zur Seite neigt, so daß die Schalenränder ein keilförmiges Aussehen erhalten (Taf. 31 Fig. 16). Hier kann deshalb auch nur ein breites Über-einanderschieben der Säume beim Schließen erfolgen. Ähnlich wie am vorderen Ventralrande ist der Verschuß am Vorderrande, nämlich

ein Übergreifen des linken Saumes über den rechten bei steiler Aufrichtung der verkalkten Innenlamellen (Taf. 32 Fig. 41). An der Schloßbildung beteiligen sich auf beiden Seiten Saum und je eine schwache Innenleiste (Fig. 31 Fig. 19). Der linke Saum greift über den rechten, die linke Innenleiste über die rechte, indem sie sich der gegenüberliegenden Höhlung anpaßt und beim Schließen der Schale hier eine sichere Stütze findet, so daß eine Spannung des die Säume verbindenden Ligaments erfolgen muß.

*Iliodromus olivaceus*. *Iliodromus olivaceus* hat sehr dicke Kalkschalen, die ventral in kurze, gedrungene Säume auslaufen. Diesen sitzen nach außen zu Außenleisten auf, die im vorderen Teile des Ventralrandes (Taf. 31 Fig. 20) schärfer hervortreten, während sie in der Mitte und hinteren Hälfte stark gerundet sind und auf Schnitten als Wülste erscheinen (Taf. 31 Fig. 21). Innenleisten sind vorhanden und zwar im vorderen und hinteren Teile stärker als in der Mitte ausgebildet. Die linke Innenleiste umfaßt den rechten Saum von innen, während der linke Saum auch hier außen übergreift und sich gegen die rechte Außenleiste stützt. In derselben Weise findet der Verschuß am Vorderrande statt (Taf. 32 Fig. 48).

Das Schloß von *Iliodromus olivaceus* ist außerordentlich stark auf die rechte Seite gerückt, wodurch die infolge des einseitigen Übergreifens der linken Schale verursachte Asymmetrie verstärkt wird (Taf. 31 Fig. 22). Die linke Schale hat in der Schloßregion eine von Saum und Innenleiste gebildete Rinne zur Aufnahme des rechten Saumes. Die beiden Säume sind auch hier durch ein Ligament verbunden. Außenleisten fehlen, höchstens könnte man eine äußere Kante der rechten Schale als schwache Außenleiste gelten lassen.

*Cytheridea torosa*. Der ventrale Schalenverschuß ist bei *Cytheridea torosa* in der Vorder- und Hinterhälfte verschieden gestaltet. Schon bei oberflächlicher Betrachtung des Tieres fällt die stärkere Rundung der hinteren Schalenhälfte gegenüber der schmäleren Vorderhälfte auf. Ein Schnitt durch die Vorderhälfte auf etwa ein Drittel der Länge (Taf. 31 Fig. 23) zeigt die Aufrichtung der beiden Schalen und die breite Verschmelzungszone. Während rechts die Innenseite schwach konkav ist, läßt die linke eine entsprechend starke Wölbung erkennen. Offenbar findet hier beim Schließen der Schale ein breites Aneinanderlegen der verkalkten Innenlamellen statt. Der linke Saum vermag sich über den rechten zu legen, dem eine

gegenüberliegende Rinne Aufnahme gewährt. Innenleisten fehlen vollständig, dagegen sind auf beiden Seiten starke Außenleisten vorhanden. Ein ganz anderes Bild zeigt ein Schnitt durch die hintere Schalenhälfte (Taf. 31 Fig. 25). Mit der steilen Aufrichtung der Schalen sind die breiten Verschmelzungszonen verschwunden. Links ist eine Innenleiste ausgebildet, die mit dem linken Saume eine Höhlung bildet, in welche sich beim Schließen der gedrungene rechte Saum legt. Die Außenleisten sind schwächer als in der vorderen Hälfte. Am Vorderrande (Taf. 32 Fig. 40) findet die Verschlüßbildung in ähnlicher Weise statt, wie am vorderen Ventralrande, indem auch hier mehr ein Aneinanderlegen als Übergreifen der Säume erfolgen dürfte. Die beiden Außenleisten sind auch hier sehr stark (Taf. 32 Fig. 40).

Das Schloß kommt bei *Cytheridea torosa* (Taf. 31 Fig. 24) im vorderen Teile dadurch zustande, daß der rechte Saum nach außen umbiegt, während der linke sich darüberlegend nach innen gebogen wird, wie Fig. 24 (Taf. 31) erkennen läßt. Beide Säume sind durch das Ligament miteinander verbunden. Abgesehen von einer schwachen Wölbung an der Innenseite der linken Schale sind keine Innenleisten zu erkennen und auch Außenleisten fehlen vollständig. Nach hinten zu tritt dadurch eine Änderung ein, daß sich der rechte Saum auf der Innenseite stark vorwölbt (Taf. 31 Fig. 26) und sich einer Höhlung anpaßt, welche durch den linken Saum und die schon im vorderen Teile als schwache Wölbung erkennbare, hier dagegen deutlich hervortretende linke Innenleiste gebildet wird. Rechts tritt ebenfalls eine schwache Innenleiste auf, die der linken als Stütze dienen mag. Aus Fig. 26 (Taf. 31) ist leicht ersichtlich, daß beim Schließen der Schale ein Spannen des elastischen Ligaments erfolgen muß.

Während bei den bisher besprochenen Formen in der Verschlüßbildung am Ventralrande und in der Schloßbildung eine gewisse Übereinstimmung unverkennbar war, boten die Verschlüßverhältnisse am Vorderrande ganz verschiedene Bilder. Ich will deshalb, bevor ich zu einem allgemeinen Vergleich der erwähnten Randverhältnisse schreite, noch von einigen Formen den Verschlüß am Vorderrande kurz beschreiben, wie ich ihn nach dem Studium von Totalpräparaten erkannt habe. Das Material verdanke ich größtenteils der Liebenswürdigkeit von G. W. MÜLLER.

*Cypris incongruens* (Taf. 32 Fig. 42). Der linke Saum

greift über den rechten und legt sich der rechten Außenleiste mit seiner biegsamen Randzone an.

*Cypris clavata* (Taf. 32 Fig. 44). Rechts Saum und Außenleiste, links ein stark ausgezogener Saum und eine unbedeutende Innenleiste. Beim Verschuß legt sich der linke Saum über den rechten und stützt sich gegen die rechte Außenleiste.

*Cypris serrata* (Taf. 32 Fig. 43). Beiderseits sind Saum und Außenleiste vorhanden. Der Verschuß erfolgt wie bei *Cypris incongruens*. Im Profil von innen sind schwache Innenleisten eben erkennbar.

*Acanthocypris bicuspis* (Taf. 32 Fig. 45). Auch diese Form hat auf beiden Seiten Saum und Außenleiste, außerdem je eine schwache Innenleiste, wie ich zu erkennen glaubte. Der Verschuß kommt durch Übergreifen des linken Saumes über den rechten zustande, wobei, wie bei den vorhergehenden Formen, die rechte Außenleiste eine Stütze des linken Saumes bildet.

*Cypris fuscata var. major* (Taf. 32 Fig. 46). Rechts sind Saum und Außenleisten wohlentwickelt, während links eine beim Verschuß wirkungslose schwache Außenleiste dem Saume aufsitzt. Letzterer greift beim Verschuß mächtig über den rechten Saum und stützt sich gegen die rechte Außenleiste.

*Cypris vavrai* (Taf. 32 Fig. 47). Der rechte Saum greift in eine vom linken Saum und einer linken Innenleiste gebildete Rinne, während sich der linke Saum gegen eine rechte Außenleiste stützt. Auch die rechte Schale hat eine deutliche Innenleiste.

*Cypris corpulenta* (Taf. 32 Fig. 50). Der linke Saum legt sich gegen die rechte Außenleiste, der rechte Saum greift über eine linke Innenleiste.

*Cypris capensis* (Taf. 32 Fig. 49). Der wohlentwickelte linke Saum legt sich der rechten Außenleiste an und greift dabei über den winzigen rechten Saum. Links ist eine Innenleiste entwickelt, die sich bei der flachen Ausbildung der verkalkten Innenlamelle trotz ihrer geringen Breite beim Verschuß von innen über den rechten Saum legen dürfte.

*Potamocypris fulva* (Taf. 32 Fig. 53). Auf beiden Seiten sind nur die Säume zu erkennen. Außenleisten fehlen sicher, ebenso Innenleisten. Diese Art scheint auf den ersten Blick insofern andere Verschußverhältnisse aufzuweisen als die bisher besprochenen Formen, indem sich bei ihr der rechte Saum über den linken legt. Jedoch

ist dieses Übergreifen im Grunde ein Aneinanderlegen. Beide Säume legen sich mit ihren Innenflächen aneinander, während beim typischen Übergreifen die Innenseite des übergreifenden Saumes auf die Außenfläche des Gegensaumes zu liegen kommt. (Übrigens glaubte ich am Schloß ein Übergreifen des linken Saumes über den rechten zu erkennen.) Somit hätten wir bei *Potamocypris* im Vorderrande einen Verschuß, der dem von *Iliocypris gibba* sehr ähnlich ist, nur ist infolge der großen Breite des rechten Saumes und infolge des Umbiegens des linken nach außen scheinbar ein Übergreifen entstanden.

Bei einem Rückblick auf die gesamten Randverhältnisse der besprochenen 16 Ostracodenarten läßt sich unschwer erkennen, daß bezüglich der Außen- und Innenleisten eine große Mannigfaltigkeit herrscht, daß andererseits der Saum mit großer Regelmäßigkeit auftritt. Wir sehen bei diesen Formen, wo immer ein Übergreifen der Säume stattfindet, daß sich der linke Saum von außen über den rechten legt, was besonders für den Ventralrand und das Schloß gilt. Einige Formen zeigen stellenweise ein starkes Zurücktreten des Saumes gegenüber der Außenleiste, jedoch hat die Untersuchung der *pubera*-Larven die sekundäre Bedeutung dieser Erscheinung klargelegt. Der Saum ist auch hier ursprünglich die wichtigste Randleiste, und ich stehe deshalb nicht an, seinen Rand als den ursprünglichen Schalenrand zu bezeichnen. Im Gegensatz zum Saume stehen Außen- und Innenleisten nicht immer zum Verschuß in Beziehung. Sie dürften vielfach nur eine Verstärkung der Randzone bedeuten und sich erst sekundär an der Verschußbildung beteiligen. Im Schloß tritt die nebensächliche Bedeutung der Außen- und Innenleisten noch deutlicher zutage, weil das elastische Ligament an den beiden Saumenden inseriert, oder vielmehr als deren Fortsetzung aufzufassen ist. Wenn auch, wie schon oben betont wurde, Schloß und freier Rand der Schalen morphologisch ganz verschiedene Gebilde sind, so läßt sich doch annehmen, daß ursprünglich bei einer scharfen Differenzierung der Schale in zwei Schalenhälften der äußerste Rand der freien Schalenhälften sich dort, wo diese zum Schloß zusammentraten, auf ihre innerste Grenze fortsetzte, also auf die Ansatzlinien des beiden Schalenhälften gemeinsamen elastischen Ligaments. Da man nun diese Linien als die Fortsetzungen der beiden Saumränder mit Leichtigkeit feststellen kann, so dürfte auch hieraus hervorgehen, daß die Saumränder die ursprünglichen Schalenränder darstellen.

Was die Art des Verschlusses betrifft, so wurde bereits auf eine gewisse Übereinstimmung am Ventralrande hingewiesen. Es schiebt sich mit großer Regelmäßigkeit am mittleren Ventralrande der linke Saum über den rechten, wobei letzterer meist in eine vom linken Saum und linker Innenleiste gebildete Rinne greift. Für den vorderen und hinteren Teil des Ventralrandes, die Übergänge in Vorder- und Hinterrand darstellen, trifft das nicht so allgemein zu wie für die Mitte.

In der Verschlussbildung des Vorderrandes stehen sich zwei Extreme gegenüber: Aneinanderlegen und Übereinandergreifen. Zum ersten Typus gehören *Iliocypris gibba*, *Potamocypris fulva* und *Cytheridea torosa* (Taf. 32 Fig. 39, 53, 40). Dieser Verschluss ist der einfachste, wie denn überhaupt die Randverhältnisse der 3 Arten einen sehr ursprünglichen Eindruck machen. Zum zweiten Typus leitet *Candona euplectella* über (Taf. 32 Fig. 41), indem hier die steil aufgerichteten verkalkten Innenlamellen noch auf ein Aneinanderlegen hindeuten, während sich die schwachen Säume übereinander legen. Bei *Cypris incongruens* (Taf. 32 Fig. 42), *Cypris serrata* (Taf. 32 Fig. 43), *Cypris lilienklausi* (Taf. 32 Fig. 44), *Acanthocypris bicuspis* (Taf. 32 Fig. 45) und *Cypris fuscata* (Taf. 32 Fig. 46) sehen wir insofern eine Weiterentwicklung des Verschlusses, als eine rechte Außenleiste auftritt, die beim Verschluss als Stütze des linken Saumes wirksam ist. Dieselben Verhältnisse fanden sich bei *pubera*-Larven. In ihrer einfachsten Form ist diese Außenleiste eine kantige Grenze zwischen der Außenfläche der Schale und der Randzone (*Cypris incongruens*, *Cypris serrata* Taf. 32 Fig. 42, 43). Eine weitere Stufe haben *Cypris vacrai* und *Iliodromus olivaceus* durch Ausbildung von Innenleisten erreicht (Tafel 32 Fig. 47, 48). Besonders wichtig beim Verschluss ist die Ausbildung einer linken Innenleiste, weil diese mit dem linken Saume eine Rinne bildet, in welche der rechte Saum greift. Indem sich nun die rechte Außenleiste immer mehr vordrängt und sich über den linken Saum legt, indem ferner eine (schon bei *Cypris serrata* angedeutete und bei *Acanthocypris bicuspis* stark entwickelte, hier aber beim Verschluss wirkungslose) linke Außenleiste auftritt und der rechten Außenleiste ein Widerlager bietet, kommt jener komplizierte Verschluss zustande, der oben bereits für den Vorderrand von *Cypris pubera* festgestellt wurde (Taf. 32 Fig. 38).

Denkt man sich, von Formen wie *Cypris incongruens* ausgehend, die Weiterentwicklung des Verschlusses derart, daß anstatt des Übergreifens der rechten Außenleiste über den linken Saum (wie

bei *Cypris pubera*) ein breites Aneinanderlegen von linkem Saum und rechter Außenleiste erfolgt und damit verbunden ein Zurücktreten des rechten Saumes, so entsteht eine Form des Verschlusses, wie sie *Cypris capensis*, *Cypris corpulenta* und *Cypris ornata* aufweisen (Taf. 32 Fig. 49, 50, 51). In ähnlicher Weise kann man von dem *pubera*-Verschluß durch Aufrichten und breites Aneinanderlegen der Außenleisten den Verschluß von *Notodromas monacha* ableiten. Damit soll jedoch keine nähere Verwandtschaft dieser beiden Arten angedeutet sein. Überhaupt soll die Nebeneinanderstellung von Formen in der obigen Zusammenstellung keinerlei verwandtschaftliche Beziehungen zum Ausdruck bringen, vielmehr handelt es sich gemeiniglich um konvergente Erscheinungen. Immerhin läßt sich auf diese Weise an den so mannigfachen Verschlußbildungen des Vorderrandes ein gewisser Zusammenhang ungezwungen erkennen.

Das Schloß läßt bei den besprochenen Formen ähnlich dem Ventralrande eine größere Übereinstimmung erkennen. Mit großer Regelmäßigkeit greift der rechte Saum in eine vom linken Saume und der linken Innenleiste gebildete Rinne, während das Auftreten und die Bedeutung der übrigen Randleisten auch hier sehr schwankend ist.

### Die Verkalkung der Schale.

Die Außenlamelle einer Ostracodenschale besteht bekanntlich aus einer äußeren und inneren Chitinschicht und einer mittleren Kalkschicht. Unmittelbar nach der Häutung fehlt natürlich die Kalkschicht, so daß beide Chitinschichten einander sehr genähert sind und die kolbenförmigen Wurzeln der Borsten, die nach der Verkalkung mehr oder weniger ganz in der Kalkschicht eingebettet sind, in das Innere des Schalenraumes hineinragen. Totalpräparate lassen das besonders gut an randständigen Borsten erkennen. Hier scheint die Zahl der Borsten, entsprechend dem größeren Schutzbedürfnis des Tieres, vor der Verkalkung größer zu sein als nach derselben. Bei *Cypris pubera* wenigstens glaubte ich kurz nach der Häutung am Rande eine größere Zahl von Borsten feststellen zu können als nach der Verkalkung. Dort, wo eine Borste inseriert, berühren sich beide Chitinschichten, während die innere Schicht in den Zwischenräumen gefaltet erscheint. Dies gilt für den Saum und die randständigen Borsten am frisch gehäuteten Tier. Auf Schnitten durch *Cypris pubera* kurze Zeit nach der Häutung zeigten

beide Chitinschichten eine schwache Faltung. Meist einen schmalen Zwischenraum zwischen sich lassend, stehen sie doch stellenweise miteinander in Berührung. An den Insertionsstellen der Borsten hat eine regelmäßige, festere Verbindung stattgefunden. Indem nun die Kalkablagerung erfolgt, straffen sich die Chitinschichten, die innere wird nach innen zurückgedrängt, und es können an den Stellen, wo sie mit Borsten in Verbindung bleibt, lange Porenkanäle ausgebildet werden, was besonders am Rande der Schale der Fall zu sein pflegt. Bei den flächenständigen Borsten hängt die Ausbildung der Porenkanäle von der Dicke der Kalkschicht und der Größe der Borstenwurzeln ab. Bei *Cypris pubera* z. B. sind die kolbenförmigen Wurzeln der flächenständigen Borsten meist so umfangreich, daß sie auch nach der Verkalkung mehr oder weniger bis an die innere Grenze der Kalkschicht reichen, so daß die Ausbildung langer Porenkanäle unmöglich ist. Bei *Iliodromus olivaceus* dagegen, die in ihrer Schale eine sehr dicke Kalkschicht mit sehr kleinen flächenständigen Borstenwurzeln hat, sind auch auf der Schalenfläche lange Porenkanäle ausgebildet. Da vermutlich bei fortschreitender Verkalkung ein Teil der Borsten überflüssig wird und ausfällt, löst sich an ihren Ansatzstellen die innere Chitinschicht von der äußeren, rückt nach innen und bietet so die Möglichkeit zur weiteren Verdickung der Kalkschicht. Die vorher Borsten tragenden Porenkanäle erscheinen nun als blinde Kanäle in verschiedenster Größe. In diesem Sinne verstehe ich auch die zahlreichen Abbildungen von blinden, randständigen Porenkanälen in den Arbeiten von G. W. MÜLLER (vgl. z. B. „Die Ostracoden des Golfes von Neapel“, tab. 12 fig. 1—6).

Ich konnte bei *Cypris pubera* feststellen, daß die Verkalkung zuerst am freien Rande der Schalen beginnt, während die lateralen Teile und besonders die hinteren Schloßteile am längsten weich und mit der Nadel eindrückbar bleiben. Es ist für das Tier von Wichtigkeit, daß die Randzone, die den Verschuß bilden soll und am meisten auszuhalten hat, möglichst bald verkalkt, zumal auch die noch weichen Schalenteile an Festigkeit gewinnen, wenn sie in einen festen Ring eingespannt sind. Am Saume des freien Randes der Schale konnte ich bei *Cypris pubera* kurz nach der Häutung deutlich erkennen, daß die Kalkkörperchen zunächst entlang den inneren Chitinleisten gelagert sind und an der Basis in flachem Bogen miteinander in Verbindung stehen. Etwa in der Mitte des Saumes scheinen sich an den inneren Chitinleisten Verkalkungs-

zentren zu befinden, da hier eine stärkere lokale Ablagerung erfolgt und seitliche Ausläufer zu den Kalkablagerungen der Nachbarleisten führen. So schreitet die Verkalkung einerseits an den inneren Chitinleisten, andererseits von der Basis und der Mitte aus vor, bis schließlich der ganze Saum bis auf die schmale Randzone ein sprödes Gebilde geworden ist und die Chitinleisten mehr oder weniger schwer zu erkennen sind. Auch in der übrigen Schale kann man den Verlauf der Verkalkung bis zu einem gewissen Grade verfolgen. Bei einer kurze Zeit nach der Häutung getöteten *Cypris flava* konnte ich die einzelnen Kalkkrystalle mit großer Deutlichkeit wahrnehmen. In verhältnismäßig weiten Abständen waren sie in gleichmäßiger Verbreitung der Schale eingelagert. Da die Schale nicht unverletzt war, konnte ein Teil der kleinen Krystalle ihren Platz zwischen den beiden Chitinschichten verlassen und frei auf den Objektträger gelangen, so daß ihre Form leidlich erkennbar war. Bei Tieren, welche sich schon vor längerer Zeit gehäutet hatten, lagerten die Krystalle dicht beieinander. Durch fortgesetzte Anhäufung dieser kleinen Kalkmassen wird der Raum zwischen den beiden Chitinschichten ausgefüllt, bis diese straff gespannt sind und die Porenkanäle, die eine dauernde Verbindung der beiden Chitinschichten bewerkstelligen, ein weiteres Auseinanderweichen derselben nicht mehr gestatten.

Wie oben erwähnt wurde, beginnt die Verkalkung der weichhäutigen Schale bei *Cypris pubera* in der Randzone. Bei einer Larve des vorletzten Stadiums war bereits nach einigen Tagen der Rand der Schale verkalkt und zerbrach unter dem Druck der Nadel. Bei einem anderen Tiere desselben Stadiums war nach 2 Tagen fast die ganze Schale hart. Es liegt nun die Frage nahe, ob es möglich ist, daß das Tier die zum Aufbau der Kalkschicht nötige Kalkmasse erst nach Abwurf der alten Schale in so kurzer Zeit mit der Nahrung aufnahm, oder ob es dieselbe bereits vorher aufgespeichert hatte? Wenn man bedenkt, daß der Flußkrebis bereits lange vor der Häutung den zur Verfestigung des neuen Panzers nötigen Kalk ansammelt, wenn man ferner die verhältnismäßig viel größere Kalkmenge der Ostracodenschale in Rechnung zieht, so wird man nicht im Zweifel sein, daß auch bei den Ostracoden eine vorherige Kalkansammlung stattfinden muß. Ein Versuch gab mir in dieser Frage volle Sicherheit. Ich kochte Wasser längere Zeit ein, um den darin enthaltenen Kalk zur Ausscheidung zu bringen, und goß dann einen Teil vorsichtig ab. Eine Probe davon ließ bei Zusatz

von Oxalsäure keinen Niederschlag mehr erkennen, das Wasser war also kalkfrei. In dieses kalkfreie Wasser setzte ich am 26. April Larven von *Cypris pubera*, *Cypris virens* und *Cypris fuscata*, im ganzen sieben. Nach 6 Tagen hatten sich alle bis auf eine gehäutet. Die erste Häutung wurde am 27. April, die letzte am Morgen des 2. Mai festgestellt. Am Abend des letztgenannten Tages wurden die Tierchen getötet. Die Untersuchung ergab, daß alle Schalen hart waren. Da ich die abgeworfenen Schalen entfernt und die Tierchen nur mit dem so kalkfeindlichen Torfmoos gefüttert hatte, so halte ich es für erwiesen, daß die Tiere den für die neue Schale bestimmten Kalk bereits aufgenommen hatten, als ich sie in das kalkfreie Wasser setzte. Die letzte Häutung, die am 2. Mai festgestellt wurde, konnte frühestens am Vormittage des 1. Mai — gleich nach der letzten Kontrolle — erfolgt sein. Demnach mußte das Tier, da es bereits am 26. April in das kalkfreie Wasser gesetzt worden war, bereits 5 Tage vor der Häutung reichlich Kalk zur Verfestigung der neuen Schale aufgespeichert haben.

Über die Art dieser Kalkaufspeicherung belehrten mich weiterhin eingehende Untersuchungen an *pubera*-Larven. Während an der Schale einer erwachsenen *Cypris pubera* im Profil von innen gesehen auf die hellere Verschmelzungszone nach innen zu normalerweise dunklere Schalteile folgen, was darauf zurückzuführen ist, daß hier die an und für sich durchscheinende Kalkschale von einer Hypodermis unterlagert wird, ist das bei Larven vielfach nicht der Fall. Hier folgt meist auf die Verwachsungslinie, die auch hier durch den Ursprung der randständigen Porenkanäle gekennzeichnet ist, eine helle, durchscheinende Zone von wechselnder Breite und ohne scharfe innere Grenze. Die Ähnlichkeit mit der Verschmelzungszone, von der sie vielfach nur durch das Vorhandensein einer deutlichen Verwachsungslinie zu unterscheiden ist, läßt mit einiger Sicherheit erkennen, daß wir es mit einer peripheren Kalkausfüllung des Schalenraumes zu tun haben. Ich will die Zone im Gegensatz zu der primären Verschmelzungszone der beiden Schalenlamellen als sekundäre Verschmelzungszone bezeichnen. Da, wie bereits erwähnt, eine scharfe innere Grenze vermißt wird, kann von einer sekundären Verwachsungslinie nicht die Rede sein. Es zeigte sich weiter, daß kurz nach der Häutung die sekundäre Verschmelzungszone fehlt, daß vielmehr gerade dann an der Peripherie des Schalenraumes ein massenhaftes Auftreten von stark färbbaren Kernen, die offenbar der Hypodermis angehören, festzustellen ist. Es fände dem-

nach mit dem Wachsen der sekundären Verschmelzungszone ein Zurückdrängen der Hypodermis nach dem inneren Schalenraume statt. Bei eingehenden Untersuchungen an gefärbtem Material wird man jedoch auch im Bereiche der sekundären Verschmelzungszone Zellelemente entdecken. Es findet also keine vollständige Ausfüllung des peripheren Schalenraumes mit Kalk statt, wodurch auch das Fehlen einer scharfen inneren Grenze der sekundären Verschmelzungszone erklärt ist.

Am Vorderrande der Schale einer *puberal*-Larve konnte ich im Profil von innen bei starker Vergrößerung mehr oder weniger senkrecht zur Schalenperipherie verlaufende dunkle Fäden erkennen. Sie ließen sich etwa von der Innenleiste bis zur Verwachsungslinie durch die hier sehr deutliche sehr helle Randzone verfolgen. Ich zweifle nicht daran, daß es nervöse Elemente waren, die zu den randständigen Borsten führten. Obwohl ich sie nicht wieder gefunden habe, dürften sie doch stets vorhanden sein. An vielen Präparaten fand ich im Bereiche der sekundären Verschmelzungszone Borsten der neuen Schale. Bei Tieren, die kurz vor der Häutung stehen, kann man Borsten der neuen Schale in solcher Menge der alten Verwachsungslinie angelagert sehen, daß man zu der Annahme gedrängt wird, der aufgespeicherte Kalk der sekundären Verschmelzungszone sei aufgelöst worden und habe der neuen Schale Platz gemacht. Da deren Borsten, die in erster Linie hier in Betracht kommen, ebenfalls sehr lichtdurchlässig sind, kann man auch jetzt noch meistens jenen hellen Randstreifen wahrnehmen. An abgeworfenen Schalen endlich kann man im Profil von innen deutlich erkennen, daß unmittelbar auf die Verwachsungslinie der leere Schalenraum folgt, und nichts deutet auf eine randliche Verdickung seiner Seitenwände hin, die überall die gleiche innere Beschaffenheit erkennen lassen. Über die sekundäre Verschmelzungszone, die sich an Totalpräparaten recht gut am Vorderrande von *puberal*-Larven studieren läßt, wird man noch eingehender durch Schnitte aufgeklärt. Allerdings ist es nicht ganz leicht, gute Schnitte zu erhalten, da ja zuvor eine Auflösung des Kalkes erfolgen muß, aber immerhin gelang es mir, durch einige brauchbare Schnitte eine größere Klarheit zu erlangen. Fig. 55 (Taf. 32) zeigt etwas schematisiert einen solchen Schnitt durch den vorderen Ventralrand der linken Schale einer Larve des vorletzten Stadiums von *Cypris pubera*. Das Tier stand kurze Zeit vor der Häutung und hatte eine große Kalkmenge angesammelt, welche, wie sich auch hier erkennen läßt, die

Hypodermis stark zurückgedrängt hat. Nur ein schwacher Rest derselben durchsetzt die sekundäre Verschmelzungszone und stellt eine Verbindung mit der Verwachsungslinie und den randständigen Porenkanälen her, so daß deren Borsten auch jetzt noch ihre Funktion als Sinnesorgane beibehalten können. Einige meiner Schnitte sprechen dafür, daß stellenweise auch diese letzte Verbindung verschwindet. Es läßt sich weiterhin aus Fig. 55 (Tafel. 32) ersehen, daß die Kalkansammlung an dem verkalkten Teile der Innenlamelle stärker ist als an der Außenlamelle, wengleich sie sich bei dieser auf die ganze Schalenfläche erstrecken dürfte und am Dorsalrande eine ähnliche Anschwellung zeigt wie am freien Schalenrande. Am Dorsalrande tritt mit der Annäherung des Innenrandes an den Saum die Kalkansammlung an der Innenlamelle mehr und mehr zurück und verschwindet in der mittleren und hinteren Schloßregion vollständig.

Zusammenfassend möchte ich meine durch das Studium von Totalpräparaten und Schnitten gewonnenen Anschauungen dahin aussprechen: Bei den Larven von *Cypris pubera* findet nach der jeweiligen letzten Häutung nach Herstellung der normalen Kalkschale mit ihrer inneren und äußeren Chitinschicht und mittleren Kalkschicht von der Hypodermis der Kalkschale aus eine sekundäre Kalkabscheidung statt, die sich zwar auf die ganze Schalenfläche erstreckt, jedoch besonders reich in der Randzone erfolgt und hier wiederum an der verkalkten Zone der Innenlamelle. Nach Fertigstellung der neuen, noch weichhäutigen Schale findet eine Auflösung dieses sekundär ausgeschiedenen Kalkes statt, die neue Schale erhält Raum zur Ausdehnung und füllt, besonders mit ihren randständigen Borsten, den vorher vom Kalk eingenommenen Teil des Schalenraumes mehr oder weniger aus. Durch die Kalkaufspeicherung, die lange Zeit eine wesentliche Verstärkung der Schale zur Folge hat, ist es dem Tiere nach der Häutung ermöglicht, wie oben mitgeteilt, in sehr kurzer Zeit die neue Schale mit einem Kalkpanzer zu versehen.

Betrachtet man unter dem Mikroskop die Oberfläche abgeworfener Schalen von *Cypris fischeri*, *Cypris pubera* und anderer Süßwasserostracoden oder die ausgetrockneten Schalen getöteter Tiere, so wird man bei starker Vergrößerung in der Kalkschicht eigenartige Hohlräume erkennen, die sternförmig nach allen Seiten hin Ausläufer senden und durch diese mit benachbarten ähnlichen Hohlräumen in Verbindung stehen. Ihre Gestalt erinnert an die

Knochenkörperchen der Wirbeltiere. Daß wir es in der Tat mit Zellräumen zu tun haben, stellte ich bei *Cypris pubera* mit Hilfe einer Vitalfärbung mit Methylenblau fest. Es ließen sich auf diese Weise protoplasmatischer Inhalt und Zellkerne nachweisen. Fig. 59 (Taf. 32) stellt derartige sternförmige Hohlräume dar, wie ich sie auf der Schale von *Cypris fischeri* zahlreich und gleichmäßig verteilt gefunden habe. Die Verästelung der Ausläufer wird distal immer feiner, und diese umspannen, soweit sie nicht in andere sternförmige Zellen münden, die ganze Schale. Bei *Cypris virens* habe ich ebenfalls die sternförmigen Zellen gefunden. Besonders in der Mitte der einzelnen Schalen befindet sich eine große Zahl, so daß man fast von einer Anhäufung sprechen könnte. Von hier verteilen sie sich gleichmäßig auf die ganze Schale, scheinen aber in der Randzone wieder zahlreicher vorzukommen. Bei *Cypris flava* können die sternförmigen Zellen durch ihre Größe und die Länge ihrer weiten Ausläufer auffallen. Man kann sie dann schon bei schwächerer Vergrößerung erkennen. Dazu kommt, daß sie bei der großen Ausbildung gering an Zahl sind. Ich konnte auf der Oberfläche einer Schale nur 20 Zellräume zählen. *Cypris flava* fand ich in moorigen Waldgräben, die zeitweise mit Regenwasser gefüllt sind und in der wärmeren Jahreszeit austrocknen. Ihr Wasser dürfte sehr wenig Kalk enthalten. So kann sich auch *Cypris flava* nur einen dünnen Kalkpanzer zulegen, zu dessen Aufbau eine so geringe Zahl sternförmiger Zellen ausreicht, die allerdings auffallend groß sind. An anderen Schalen von *Cypris flava* konnte ich zwar eine viel größere Zahl sternförmiger Zellen feststellen, die aber von solcher Kleinheit waren, daß ihr gesamter Inhalt den der eben besprochenen größeren Zellen kaum übertreffen dürfte. Ganz anders sind diese Verhältnisse bei *Cypris incongruens*. In ihrer Schale befindet sich eine große Zahl reich verzweigter Zellen, die zwar meist kleiner sind als jene großen, bei *Cypris flava* beobachteten, aber bei ihrer ganz unverhältnismäßig größeren Anzahl wohl imstande sein können, die viel dickere Kalkschicht der *incongruens*-Schale herzustellen. Auch bei *Ilidromus olivaceus* konnte ich die sternförmigen Hohlräume feststellen. Es wurde bereits erwähnt, daß bei *Cypris pubera* der Nachweis von protoplasmatischem Inhalt in den sternförmigen Hohlräumen gelang. An abgeworfenen Schalen dieser Formen, besonders an solchen von jüngeren Larven, lassen sich die sternförmigen Hohlräume wegen der starken Ausbildung äußerer Rippen, die überwiegend aus Chitin zu bestehen scheinen, von außen meist schwer

erkennen, doch fand ich sie leicht auf der Innenseite, nachdem ich die Schalen durch Erhitzen ausgetrocknet hatte. Ich stellte dabei fest, daß junge Larven verhältnismäßig viel weniger sternförmige Zellen besitzen als ausgewachsene Tiere. An einer 0,84 mm großen Schale zählte ich etwa 12 große Zellen mit langen Ausläufern, die sich in immer feinere Kanäle verästelten, die hinsichtlich ihrer Größe und Anzahl sehr an die oben erwähnten großen Sternzellen von *Cypris flava* erinnerten. An der Schale eines erwachsenen Tieres, die nach der Verwesung des Tieres ausgebleicht und über der Flamme getrocknet worden war, fand ich sternförmige Zellen in großer Zahl. Sie hatten etwa die bei der eben besprochenen Larve beobachtete Größe, standen aber so dicht, daß ihre nur kurzen Ausläufer bald in einer benachbarten Zelle mündeten. Man konnte sie ebenso wie bei der Larve mit schwächerer Vergrößerung sehen. Auch im Saume von *Cypris pubera* fand ich in der mittleren Breite eine Sternzelle neben der anderen liegen, wohl jene Stellen des Saumes, an denen beim Verkalken die oben erwähnten Verkalkungszentren auftreten. Der verkalkte Teil der Innenlamelle ist ebenfalls reichlich mit sternförmigen Zellen versehen. Die bei *Cypris pubera* vorgefundenen Verhältnisse sprechen entschieden dafür, daß die sternförmigen Zellen die Kalkablagerung in der Schale besorgen. Bei der Larve herrschen noch primitivere Verhältnisse als beim erwachsenen Tiere. Wir finden hier eine dünne Kalkschicht, die durch starke äußere Rippen verstärkt wird. Dem entspricht die geringe Zahl der Sternzellen. Bei erwachsenen Tieren ist infolge der starken Vermehrung der Sternzellen der Aufbau einer sehr dicken Kalkschicht möglich, so daß äußere Chitinverdickungen überflüssiger werden und auch tatsächlich im Vergleich zu den ersten Larvenstadien sehr zurücktreten.

Wenn also, wie mir aus diesen Betrachtungen hervorzugehen scheint, tatsächlich die Kalkablagerung in der Schale durch Vermittlung der sternförmigen Zellen erfolgt, so ist es außer Frage, daß zwischen ihnen und den übrigen Geweben des Tieres eine Verbindung erhalten werden muß, die wenigstens so lange dauert, bis die Bildung der Kalkschale beendet ist. In der Tat findet man mit großer Regelmäßigkeit in den Sternzellen die Mündung eines von der Hypodermis ausgehenden Kanals. Die Frage, ob es sich um Porenkanäle handelt, die einmal zu Borsten in Beziehung standen, wird dadurch gegenstandslos, daß sich diese Kanäle auch bei den sternförmigen Zellen des verkalkten Teiles der Innenlamelle mit

großer Deutlichkeit zeigen, wo sich nach innen vom Saume bei Süßwassercypriden bekanntlich keine Borsten befinden. Zu Untersuchungen in dieser Hinsicht eignen sich wegen der breiten Verkalkungszone ihrer Innenlamelle besonders *Cypris pubera* und *Cypris ornata*. Die Entstehung der sternförmigen Zellen und ihre Lagerung zwischen den beiden Chitinschichten der äußeren Schalenlamelle kann ich mir nur so denken, daß bei Bildung der inneren Chitinschicht sich einzelne Zellen von der Hypodermis ablösen; sie bleiben anfangs noch durch eine breite Brücke mit der Hypodermis verbunden, die bei zunehmender Verkalkung dünner wird und schließlich die Bildung jenes engen Kanals veranlaßt. G. W. MÜLLER spricht von dem Auftreten eines chitinigen Netzwerkes in der verkalkten Schicht der Ostracodenschale (1894, p. 97) und führt als bestes Beispiel hierfür *Cythereis prava* an. Auf Schnitten waren hier die Chitinbalken als dickwandige Röhren mit geringem Lumen erkennbar. Es sind dies ohne Frage Gebilde, die den Ausläufern der von mir beschriebenen sternförmigen Hohlräume identisch sind. Jedoch scheint hier mit dem Schwinden des plasmatischen Inhaltes eine mehr oder weniger vollständige Chitinausfüllung zu erfolgen. Vielleicht ist die Deutlichkeit der sternförmigen Hohlräume bei einzelnen der von mir untersuchten Formen ebenfalls auf eine Chitinauskleidung zurückzuführen, die anderen Formen fehlen mag oder nicht so stark bei ihnen entwickelt ist. Ein weniger scharf ausgeprägtes Netzwerk findet sich nach G. W. MÜLLER bei verschiedenen Bairdien und Cypriden. So findet sich bei *Stenocypris sinuata* innerhalb der verschmolzenen Zone ein „System baumförmig verzweigter Porenkanäle, welche an ihren Rändern miteinander in Verbindung treten“. Diese Porenkanäle ließen keine Verbindung mit Borsten oder borstentragenden Porenkanälen erkennen. Von außen zeigte die Schale eine dichte Punktierung, und zwar waren größere borstentragende Punkte von kleineren borstenlosen zu unterscheiden.

An dieser Stelle möchte ich eine Beobachtung über das Auftreten von Höckern bei *Cypris pubera* erwähnen. Larven dieser Form wurden längere Zeit in einer Glasschale gehalten und mit Pflanzen, Insecten und hauptsächlich mit zerzupften Schnecken gefüttert. Letztere schienen sie besonders zu lieben und saßen meist klumpenweise daran. Nach geraumer Zeit, als die Tiere schon zum Teil erwachsen waren, sah ich, daß viele von ihnen seitliche Höcker hatten. Ich hatte diese Bildung vorher nie wahrgenommen und

konnte auch an der Fundstelle, der das betreffende Material entstammte, trotz eifrigen Suchens unter den dort zahlreichen Tieren keine Form mit Höckern entdecken. So sah ich mich zu der Annahme gezwungen, daß die Tierchen erst in der Gefangenschaft die Höcker erhalten haben. Hier fanden sich diese auf den verschiedensten Stufen der Ausbildung bei Larven und Erwachsenen. Fig. 30 (Taf. 31) zeigt die Höcker in ihrer stärksten Ausbildung. Ich habe nie mehr als 2 Paar gefunden. Öfter war nur das Vorderpaar deutlich ausgebildet, zuweilen auch eine Seite bevorzugt, meist jedoch die Symmetrie gewahrt. Schnitte belehrten mich, daß die Höcker nicht etwa durch lokale Verdickungen der Kalkschicht entstanden sind, sondern durch Ausbuchtungen der äußeren Lamelle. Bei ausgetrockneten Schalen ließen sie sich auf der Innenseite als beulenartige Vertiefungen erkennen. Die Innenlamelle hatte die normale Ausbildung. Es fand also eine Vergrößerung der äußeren Lamelle und damit eine Erweiterung des Schalenraumes statt. Es fragt sich nun, wodurch diese Bildung veranlaßt wurde. Die Annahme, daß sie die Folge einer Unterernährung bei normaler Kalkaufnahme sei, scheint mir deshalb nicht berechtigt, weil die Tiere die normale Größe erreichten. Ich möchte vielmehr annehmen, daß der Grund zu dieser plötzlichen Höckerbildung in einer verstärkten Kalkaufnahme liegt. Da das Wasser, in dem ich die Tiere züchtete, ziemlich schnell verdunstete und durch Nachfüllen ersetzt werden mußte, wurde auch sein Kalkgehalt im Laufe der Zeit gesteigert. Hierdurch und infolge der Fütterung mit Schneckenfleisch und dem darin reichlich enthaltenen Kalk wurde eine das gewöhnliche Maß übersteigende Kalkaufnahme veranlaßt, die sich wiederum in einer außergewöhnlich starken Schalenbildung äußerte. Diese Auffassung fand dadurch eine gewisse Bestätigung, daß sich unter den weniger reichlich und fast nur mit Pflanzen gefütterten Nachkommen der Höckerformen kein einziges Tier mit Höckern finden ließ. Jedenfalls läßt sich aus dieser Höckerbildung ersehen, welch geringe systematische Bedeutung den Höckern der Ostracodenschalen im allgemeinen beizumessen ist.

Übrigens steht diese Erscheinung nicht vereinzelt da. *Cytheridea torosa* wird in der Ostsee mit glatter Schale gefunden (vgl. DAHL), während sie hier z. B. im Ryck bei Greifswald sowohl im Brackwassergebiet der Mündung als auch im Süßwasser des Oberlaufes eine sehr starke Höckerbildung zeigt.<sup>1)</sup> Vermutlich sind auch bislang

---

1) Vgl. auch HIRSCHMANN 1909, p. 286.

als verschiedene Arten beschriebene Formen, die sich lediglich durch das Auftreten oder Fehlen von Höckern unterscheiden lassen, wie dies z. B. bei *Iliocypris gibba* und *Iliocypris bradyi* nach G. W. MÜLLER der Fall ist, Tiere derselben Art, die je nach den veränderten Lebensbedingungen Höcker ausbilden oder nicht.

Wohl die meisten Süßwassertrochocoden tragen an der Oberfläche ihrer Schale schon mit der Lupe deutlich sichtbare Borsten. Auch solche Formen, die auf den ersten Blick gänzlich borstenlos erscheinen, werden bei eingehender Untersuchung Borsten erkennen lassen, wenn auch nur sehr kleine und wenige. Es liegt von vornherein die Vermutung nahe, daß diese Borsten Sinnesorgane darstellen. An Schnitten von *Cypris pubera* glaube ich den Bau der flächenständigen Borsten erkannt zu haben, wie Fig. 54 (Taf. 32) schematisch wiedergibt. Danach ist die Borste eine Fortsetzung der äußeren Chitinschicht. Durch Einstülpung der letzteren wird ein Hohlraum erzeugt, den die Borste mit ihrer kolbig verdickten Wurzel ausfüllt, die ihrerseits durch eine Ausstülpung am Grunde des Hohlraumes entsteht. Wie schon bei Besprechung der randständigen Borsten ausgeführt wurde, wird der Porenkanal von der inneren Chitinschicht gebildet. Er hat ohne Frage die Aufgabe, der Hypodermis und nervösen Elementen den Zutritt zur Borste zu ermöglichen. Wie bei den randständigen Borsten ragt auch bei den flächenständigen vor der Verkalkung die hier meist stärkere kolbige Wurzel in den Schalenraum hinein und wird von der Hypodermis umhüllt, während ein eigentlicher Porenkanal noch fehlt. Letzterer entsteht erst durch die Verkalkung, indem, wie oben ausgeführt, die innere Chitinschicht von der abgelagerten Kalkmasse zurückgedrängt wird und nur an den Borstenwurzeln mit der äußeren Chitinschicht in Verbindung bleibt. CLAUS spricht in einem Aufsatz „Über das Verhalten des nervösen Endapparats an den Sinneshaaren der Crustaceen“ (1891) von einem Achsenfaden, der sich in Crustaceenborsten befinden soll und nach seiner Ansicht ein Nerv ist. Auch fand er einen streifigen Inhalt, den er als Matrixsubstanz deutet. Er glaubt ferner festgestellt zu haben, daß solche Borsten, welche nicht als Tast- oder Riechorgane dienen, den Achsenfaden vermissen lassen, während die streifige Substanz vorhanden ist. Auch ich habe an den flächenständigen Borsten von *Cypris pubera* einen deutlichen Achsenfaden erkannt, der sich von der Wurzel bis weit in die Borste hinein verfolgen ließ (Taf. 32 Fig. 54). In der Borstenwurzel glaubte ich eben-

falls eine Streifung gesehen zu haben, jedoch habe ich darüber keine volle Sicherheit erlangen können.

Über den Vorgang des Schalenabwerfens suchte ich lange Zeit vergeblich Näheres zu erfahren. Nur einmal konnte ich eine Larve von *Cypris pubera* dabei beobachten. Das Tierchen legte sich auf den Rücken und klappte die Schale abwechselnd ungewöhnlich weit auf und zu, bis sich die alte Schale löste und am Platze liegen blieb. Da ich öfter bei Tieren, welche vor der Häutung standen, dieses auffällig weite Öffnen der Schalen bemerkt habe, wobei sich die Tierchen auf den Rücken legten, scheint mir die Annahme gerechtfertigt, daß allgemein auf diesem Wege das Ablösen der alten Schale erfolgt. Die abgeworfenen Schalen zeigen nicht die geringste Verletzung vom Dorsalrande bis zum Innenrande. Am Innenrande hat die Lösung der weichhäutigen Innenlamelle vom verkalkten Teile der Schalen stattgefunden. Da nun am freien Rande der Schalen die Verkalkung sich auf eine breite Zone der Innenlamelle erstreckt, kann bei der Häutung die Lösung der alten Schale nur vom Dorsalrande aus erfolgen, weil hier in der Schloßregion die Verkalkung auf die Außenseite beschränkt ist; es steht hier die Hypodermis der rechten Schale mit derjenigen der linken in direkter Verbindung, so daß die geschlossene Anlage der neuen Schale unter der alten und auch die Bildung des neuen Schlosses möglich ist. Bei einer *Cypris pubera*, welcher das Abwerfen der alten Schale nicht ganz gelang und die infolgedessen verendete, fand ich die alte Schale am ganzen Dorsalrande gelöst und von der viel größeren neuen Schale nach den Seiten verdrängt. Von dem hinteren Dorsalwinkel an bis etwa zur Mitte des Ventralrandes steckte die neue linke Schale noch in der Kalkscheide der alten, der Vorderrand und die vordere Hälfte des Ventralrandes hatten sich schon befreit. Die rechte neue Schale dagegen war, abgesehen vom Dorsalrande, nur im oberen Teile des Vorderrandes frei, während die untere Hälfte desselben und der ganze Ventralrand bis zum hinteren Dorsalwinkel noch in der alten Schale steckten. Man konnte leicht erkennen, daß das Tier sich vergeblich bemüht hatte, den ganzen rechten Vorderrand aus der hier sehr tiefen Kalkrinne der alten Schale zu ziehen. Aus diesem Befunde ergibt sich, daß nach der Lösung am Dorsalrande zunächst der Vorderrand von der alten Schale befreit wird, was vermutlich durch das weite Aufklappen der Schale erreicht wird. Ist die neue Schale auch am

Vorderrande frei, so muß es dem Tier ein leichtes sein, die alte Schale vollends abzustreifen.

### Die weichhäutige Innenlamelle.

Die Innenlamelle der Ostracodenschale ist bekanntlich sehr weichhäutig, abgesehen von der verkalkten Randzone. Äußerlich ist sie von einer Chitinschicht begrenzt, die man als die Fortsetzung der äußeren Chitinschicht der verkalkten Schale auffassen kann. Unter dieser Chitinschicht liegt die aus niedrigen, polygonalen Zellen bestehende Hypodermis. A. BERNECKER (1909) glaubt an der Innenlamelle von *Cypris incongruens* 7 große Zellen mit deutlichen Zellgrenzen und großen Kernen erkannt zu haben, denen er eine respiratorische Bedeutung zuschreibt. Diese großen Zellen sollen nach BERNECKER von einer Epithelzone umsäumt sein, die sich aus kleinen, flachen Zellen zusammensetzt. Wenngleich nun die respiratorische Funktion der Innenlamelle kaum bezweifelt werden kann, so muß ich doch nach meinen Untersuchungen an *Cypris incongruens*, *Cypris pubera* und *Cypris ornata* die Existenz dieser großen Zellen bestreiten. Ich habe ebenfalls in dieser Richtung besonders *Cypris incongruens* untersucht und konnte feststellen, daß sich die von BERNECKER beschriebenen kleinen, flachen Epithelzellen nicht auf eine Randzone beschränken, sondern auf der ganzen weichhäutigen Innenlamelle zu finden sind. Allerdings glaubte auch ich einmal, jene großen Zellen zu sehen, doch erkannte ich bei näherer Besichtigung, daß es im Schalenraume befindliche Eier waren, die wahrscheinlich durch den Druck des Deckglases eine Form angenommen hatten, welche der Form der großen Zellen BERNECKER's glich. An einer *Cypris pubera* gelang es mir, die Innenlamelle aus der Schale zu präparieren, wobei die oben beschriebenen Verhältnisse besonders deutlich zu erkennen waren. Nach Entfernung der Hypodermis von der Innenlamelle blieb die oben erwähnte äußere Chitinlage übrig, die mit feinen Punkten besät war, vielleicht Poren, deren Zweck die Vermittlung des Gasaustausches sein könnte.

Diese Befunde fanden größtenteils ihre Bestätigung durch zahlreiche Schnittserien der verschiedensten Formen. Die Chitinschicht der weichhäutigen Innenlamelle hat auf Schnittbildern meist dasselbe Aussehen wie die beiden Chitinschichten der Außenlamelle. Unter ihr befindet sich eine Hypodermis, deren Zellen bezüglich der Größe und Form den Zellen der äußeren Hypodermis äußerst äh-

lich sind. Beide Hypodermislagen stehen, wie auch BERNECKER hervorhebt, mittels Ausläufer durch den Schalenraum hindurch miteinander in Verbindung (vgl. CLAUS, 1892, p. 17).

### Der weibliche Copulationsapparat

der Süßwassostracoden wurde zuletzt eingehend von A. BERGOLD (1909) beschrieben. BERGOLD unterscheidet 3 Hauptteile: Vagina. Spiralkanal mit Receptaculum seminis und eine in die Vagina mündende Copulationsdrüse. Eine Copulationsblase, wie sie BERGOLD für *Cypris reptans* im Anschluß an die Vagina beschreibt, habe ich nirgends gefunden, obwohl ich eine ganze Reihe von Süßwasserformen untersuchte. Stets fand ich, daß die Vagina sich nach innen zu verengert und zipfelmützig in den Spiralkanal übergeht. Die Vorstellung, die ich mir von dem Copulationsapparat der weiblichen Süßwassostracoden gebildet habe, entspricht annähernd der Darstellung, die BERGOLD von *Cypris fuscata* gibt. Wir sehen 2 Kanäle ausmünden (in die Vagina), von denen der eine sehr enge zum Receptaculum seminis führt, der andere anfangs ebenfalls sehr enge zu dem von BERGOLD als Copulationsdrüse bezeichneten Gebilde. Bezüglich dieser „Copulationsdrüse“ bin ich zu wesentlich anderen Resultaten gekommen. Auch ich habe ein derartiges drüsiges Gebilde gefunden und zwar bei *Cypris pubera*, *Cypris ornata*, *Cypris virens*, *Cypris reptans*, *Cypris clavata*, *Notodromas monacha* und *Ilidromus olivaceus* und bin von seiner allgemeinen Verbreitung überzeugt. Wie BERGOLD richtig ausführt, mündet dieses drüsiges Gebilde mittels eines engen Kanals, den man leicht mit dem Spiralkanal verwechseln kann, in die Vagina (Taf. 32 Fig. 60, 61). Während ich wiederholt festgestellt zu haben glaubte, daß dieses Gebilde nach innen zu nicht blind endet, gelang es mir nach langem Bemühen bei *Cypris pubera* den Zusammenhang mit dem Eileiter durch einwandfreie Nadelpräparate zu beweisen. Wie Fig. 58 (Taf. 32) erkennen läßt, geht der Eileiter aus einem sehr engen Abschnitt in einen viel umfangreicheren, drüsigen Teil über, welcher der von BERGOLD beschriebenen Copulationsdrüse entspricht. Weil die Verbindung des drüsigen Abschnitts mit dem Hauptabschnitt des Eileiters so außerordentlich eng und zarthäutig ist, pflegen die Präparate an dieser Stelle durchzureißen, und nur bei größter Vorsicht ist die Erhaltung des Zusammenhanges möglich. Der drüsiges Abschnitt des Eileiters zeigte bei allen untersuchten Formen mit Ausnahme von *Notodromas*

*monacha* eine langgestreckte wurstförmige Gestalt. Bei *Notodromas monacha* ist er ein mehr oder weniger kugliges Gebilde, von dem sich der enge Ausführungskanal besonders scharf abhebt (Taf. 32 Fig. 60).<sup>1)</sup>

Wegen der Frage, ob die umfangreichen Eier diesen Drüsenteil und besonders den engen Ausführungskanal zu passieren vermögen, möchte ich auf Fig. 58 (Tafel 32) hinweisen, die zeigt, durch wie enge Stellen des Eileiters sich die Eier einen Weg bahnen. Dies wird ihnen durch ihre Deformationsfähigkeit erleichtert. Man kann langgestreckte, kuglige und eckige Formen bei demselben Tier finden. Im Drüsenteil selbst habe ich niemals Eier nachweisen können. Vermutlich wird dieser Teil, wie überhaupt der ganze Eileiter, sehr schnell passiert. (Dasselbe scheint nach G. W. MÜLLER bei Halocypriden der Fall zu sein, 1894, p. 150. Wie RAMSCH von *Cypridina mediterranea* mitteilt, passieren auch bei dieser Form die Eier den Oviduct sehr schnell.)

Die Bedeutung des drüsigen Abschnitts scheint mir nicht zweifelhaft zu sein. Er dürfte dazu bestimmt sein, den Eiern eine letzte Secrethülle zu geben, die das Ankleben an Wasserpflanzen und auch eine Verkittung der einzelnen Eier untereinander ermöglicht. Es ist nicht uninteressant, zum Vergleich die von den Süßwassercypriden so sehr verschiedenen Halocypriden heranzuziehen. Von ihrem Eileiter sagt G. W. MÜLLER unter anderem: „Der scharf abgesetzte glockenförmige Endabschnitt ist von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet. Er dürfte sowohl als Befruchtungsraum dienen als auch eine Eihülle liefern“ (1894, p. 150).

An den Chitinspangen des Copulationsapparats von *Cypris pubera* fand ich ein rätselhaftes, birnenförmiges Chitingebilde, das ich zuerst für eine Copulationsblase im Sinne BERGOLD's hielt. Ich mußte mich jedoch überzeugen, daß bei *Cypris pubera* die Vagina in derselben Weise in den Spiralkanal übergeht wie bei den anderen von mir untersuchten Formen. Außerdem glaubte ich erkannt zu haben, daß jenes Gebilde keine leere Blase ist, sondern einen knäuelartig aufgewickelten Spiralkanal enthält. Ein Ausführungsgang schien zusammen mit dem Endabschnitt des Eileiters in die Vagina zu münden. Volle Klarheit konnte ich über dieses Chitingebilde nicht erlangen. Vielleicht handelt es sich um einen Rest des bei den Cypriden verloren gegangenen zweiten Kanals, der ebenfalls das

1) Vgl. BERGOLD p. 33.

Receptaculum seminis mit der Geschlechtsöffnung verband (vgl. G. W. MÜLLER, 1894, p. 156).

### Biologische Notizen.

Für eine auffallend langsame Entwicklung mariner Ostracoden sprechen folgende Beobachtungen G. W. MÜLLER's (1893, p. 12): Eine *Cypridina mediterranea* hatte sich 29 Tage nach Verlassen des Eies noch nicht gehäutet, bei *Philomedes folinii* lagen zwischen letzter und vorletzter Häutung 60 Tage, ein Weibchen von *Philomedes interpunctata*, das am 5. Januar die Jungen aus dem Brutraum entlassen hatte, hatte am 20. Januar ziemlich weit entwickelte, doch nicht zur Ablage reife Eier im Ovarium, *Cylindoleberis elliptica* hatte 43 Tage nach der vorhergegangenen Eiablage das Ovarium noch nicht auffällig gefüllt. Ein Jahr erscheint G. W. MÜLLER für die Lebensdauer einer *Cylindoleberis* als eine geringe Schätzung.

So lange Zeiträume brauchen die Süßwassostracoden wohl nie zu ihrer Entwicklung. Daß jedoch auch hier die Entwicklung verhältnismäßig langsam verläuft, zeigen folgende Beobachtungen. Von 16 Larven von *Cypris pubera* wurde die zwischen vorletzter und letzter Häutung liegende Zeit festgestellt. Sie betrug bei

3 Tieren	15 Tage
2 „	18 „
4 „	19 „
1 Tier	20 „
2 Tieren	23 „
1 Tier	24 „
1 „	25 „
2 Tieren	27 „

Hiernach betrüge die Durchschnittsdauer  $20\frac{1}{2}$  Tage.

Die Eiablage beobachtete ich bei *Cypris pubera* 20 Tage nach der letzten Häutung. Aus der geringen Zahl der abgelegten Eier konnte man sehen, daß die Eiablage erst vor kurzem begonnen hatte. Bei einem Tier derselben Art fand ich 76 Tage nach der letzten Häutung noch zahlreiche Eier in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Eiablage. Bekanntlich vermögen die abgelegten Eier vieler Süßwassostracoden lange Trockenperioden auszuhalten, eine Er-

scheinung, die durch die Untersuchungen WOLTERECK's ihre Erklärung gefunden hat. Nach WOLTERECK sind die Cyprideneier „durchweg mit einer festen Schale umgeben, welche Kalk enthält und aus zwei Schichten mit dazwischen liegenden Hohlräumen besteht. Diese Maschen oder Lamellen sind bei verschiedenen Arten verschieden entwickelt. Erst wenn das Ei abgelegt ist, treten die beiden Schichten auseinander, indem die Schale gleichsam ‚aufquillt‘, und die Hohlräume sich mit Wasser füllen.“ Die Eier werden bei Süßwassostracoden wohl meist an Wasserpflanzen abgelegt, wo sie beim Sinken des Wasserspiegels leicht eine Austrocknung erfahren. WOLTERECK beobachtete bei *Cypris reptans*, daß sie ihre Eier an die Oberseite von Lemnablättchen ablegte, die das schwerfällige Tier nur nach mühsamem Klettern erreichte. *Cypris reptans* bewohnt nach meiner Erfahrung und auch nach den mir bekannten Literaturangaben nur solche Gewässer, die während des ganzen Jahres nicht austrocknen.

Bei *Cypris incongruens* machte ich eine eigenartige Beobachtung. Ich hatte reichliches Material von dieser Form aus einem kleinen Tümpel, den sie in unglaublicher Menge bevölkerte, in einer Glasschale längere Zeit beobachtet. Plötzlich begannen die Tiere allgemein zur Eiablage zu schreiten. Der weitaus größte Teil benützte hierzu nicht die vorhandenen Wasserpflanzen, sondern die Wand des Gefäßes. Hier drängten sie sich dicht an der Oberfläche aneinander und setzten sich fest. Dann schoben sich andere über die festsetzenden Tiere, über diese wieder andere und so fort, bis schließlich eine Art Pyramide entstand und die obersten weit über den Wasserspiegel hinausragten. Allerdings standen auch diese noch mit dem Wasser in Berührung, da durch die Kohäsion der Wasserteilchen an der betreffenden Stelle der Wasserspiegel in die Höhe gezogen war. Natürlich geschah es oft, daß plötzlich die ganze Pyramide zusammenbrach, indem die untersten die Last nicht mehr zu tragen vermochten oder vielleicht selbst eine höher gelegene Stelle einnehmen wollten. Dann wiederholte sich dasselbe Spiel, und nach kurzer Zeit war der Rand des Gefäßes mit einem Kranz von rötlichen Eihaufen beklebt, die alle höher als der Wasserspiegel lagen und der Eintrocknung anheimfielen.

Ähnliches kann ich von *Cypris fuscata* var. *major* berichten. Ich beobachtete, daß sich diese Tierchen zur Eiablage meist in kleinen Haufen unter die am Rande ihres Gefäßes befindlichen mehr oder weniger steil aufgerichteten Lemnablättchen setzten.

Vielleicht wurden die Blättchen — in einem Fall glaubte ich dies gesehen zu haben — von den darunter kriechenden Tierchen am Rande in die Höhe gerichtet, jedenfalls lagen sie nach der Eiablage dachartig über den Eiern. Auffallend war, daß fast ausnahmslos die am Rande befindlichen Blättchen benützt wurden. Ich untersuchte eine ganze Reihe der im mittleren Teile des Gefäßes befindlichen Pflänzchen, konnte aber nur unter einer Lemna eine Anzahl *Cypris fuscata* sitzend finden. Beim Sinken des Wasserspiegels infolge der Verdunstung des Wassers blieben die Blättchen mit den darunter befindlichen Eiern am Rande der Glasschale haften und mußten eintrocknen; Ähnliches dürfte auch in der Natur erfolgen. Es ist erstaunlich, wie hoch diese Tierchen oft an der Wand des Gefäßes emporkrochen. Eine *Cypris fuscata* beobachtete ich über  $1\frac{1}{2}$  Stunden 5 mm über dem Wasserspiegel. Das Tier besaß immer noch Feuchtigkeit und lebte. Es hatte offenbar wie *Cypris incongruens* das Bestreben, seine Eier über dem Wasserspiegel anzuhängen.

Bei *Cypris elliptica* sah ich, daß die Tierchen sich ebenfalls klumpenweise zur Eiablage an die an der Wasseroberfläche schwimmenden Lemnablättchen festgesetzt hatten und durch ein Secret miteinander verbunden waren. Brachte man die Tierchen auf einen Objektträger, so konnte man sich durch Hin- und Herbewegen von der Festigkeit der verbindenden Secretfäden überzeugen. Aus derartigen Beobachtungen möchte man schließen, daß die Eier zu ihrer Entwicklung eine Trockenperiode nötig haben. Jedenfalls scheint bei verschiedenen Formen die Neigung zu bestehen, ihre Eier so abzulegen, daß sie der Austrocknung ausgesetzt sind. Andererseits erhielt ich aus Eiern von *Cypris pubera* junge Larven, ohne daß die Eier trocken gelegen hatten. Den Vorgang der Eiablage selbst konnte ich nur einmal an einer *Cypris pubera* beobachten. Das Tier hatte sich an der Unterseite eines Pflanzenrestes festgesetzt, an dem schon 3 Eier abgelegt waren. Beim Öffnen der Schalen konnte man jederseits in der Gegend der Geschlechtsmündung 1 Ei hellgelb schimmern sehen. Plötzlich rückte 1 Ei bis gegen die Mitte des Körpers vor, eine Bewegung von vorn, die mir in ihren Einzelheiten nicht klar wurde, erfolgte, und das Ei befand sich neben den bereits abgelegten. Das Tier verließ die Stelle nach etwa 3 Minuten, während deren es sich in fortwährender Bewegung befunden hatte. Vermutlich fand ein Festspinnen des Eies statt, wie es WOLTERECK bei *Cypris reptans* beobachtet hat.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. G. W. MÜLLER, für die vielseitige Förderung, die meine Arbeit und meine Studien überhaupt durch ihn gefunden haben, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

---

## Literaturverzeichnis.

- BERGOLD, A., 1909, Beiträge zur Kenntnis des innern Baues der Süßwasserostracoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat.
- BERNECKER, A., 1909, Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crustaceen, *ibid.*, Vol. 27, Anat.
- CLAUS, C., 1891, Ueber das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen, in: Zool. Anz., Jg. 14.
- , 1892, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 10.
- DAHL, FR., 1888, Die Cytheriden der westlichen Ostsee, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Syst.
- HIRSCHMANN, N., 1909, Beitrag zur Kenntnis der Ostracodenfauna des Finnischen Meerbusens, in: Meddel. Soc. Fauna Flora Fennica, Vol. 35, Helsingfors 1909.
- MÜLLER, G. W., 1893, Ueber Lebensweise und Entwicklungsgeschichte der Ostracoden, in: SB. Akad. Wiss. Berlin.
- , 1894, Die Ostracoden des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 2.
- , 1898, Die Ostracoden der Voeltzkow-Exped., in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 21.
- , 1900, Deutschlands Süßwasserostracoden, in: Zoologica, Heft 30.
- , 1908, Die Ostracoden der deutschen Südpolarexpedition, in: Wiss. Ergebn. Südpolarexp., Vol. 10.
- RAMSCH, A., 1906, Die weiblichen Geschlechtsorgane von Cypridina mediterranea COSTA, in: Arb. zool. Inst. Wien, 1906.
- SARS, G. O., 1889, On some freshwater Ostracoda and Copepoda raised from dried Australian mud, in: Vid. Selsk. Forh. Christiania 1889, No. 8.
- WOLTERECK, R., 1898, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64.

### Erklärung der Abbildungen.

Ein \* zeigt an, daß die betreffenden Figuren kombinierte Bilder sind (nach Profilansichten und dorsaler und ventraler Ansicht). Auf den Schnittbildern ist links die rechte Schale und rechts die linke dargestellt. Der Saum ist durch rote Farbe gekennzeichnet.

<i>a. Ch</i> äußere Chitinschicht	<i>K</i> Kalkschicht
<i>AL</i> Außenleiste	<i>S</i> Saum
<i>Dr</i> drüsiger Abschnitt des Eileiters	<i>SL</i> Saumlinie
<i>H</i> Hypodermis	<i>Sp</i> Spiralkanal
<i>i. Ch</i> innere Chitinschicht	<i>s. VZ</i> sekundäre Verschmelzungszone
<i>IL</i> Innenleiste	<i>V</i> Vagina
<i>IR</i> Innenrand	<i>VL</i> Verwachsungslinie

### Tafel 31.

Fig. 1—6. *Cypris pubera*. Schnitt durch

Fig. 1. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.

Fig. 2. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{4}$  der Länge.

Fig. 3. den Hinterrand.

Fig. 4. den Ventralrand, etwa  $\frac{3}{4}$  der Länge.

Fig. 5. den Dorsalrand, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge.

Fig. 6. den Dorsalrand, etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge.

Fig. 7—11. *Cypris ornata*. Schnitt durch

Fig. 7. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.

Fig. 8. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge.

Fig. 9. den Ventralrand, etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge.

Fig. 10. den Dorsalrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.

Fig. 11. den Dorsalrand, etwa  $\frac{1}{4}$  der Länge.

Fig. 12—13. *Notodromas monacha*. Schnitt durch

Fig. 12.\* den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.

Fig. 13. den Dorsalrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.

- Fig. 14—15. *Iliocypris gibba*. Schnitt durch  
 Fig. 14. den Dorsalrand, etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge.  
 Fig. 15. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.
- Fig. 16—19. *Candona euptectella*. Schnitt durch  
 Fig. 16. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.  
 Fig. 17. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge.  
 Fig. 18. den Ventralrand, etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge.  
 Fig. 19. den Dorsalrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.
- Fig. 20—22. *Iliodromus olivaceus*. Schnitt durch  
 Fig. 20. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge.  
 Fig. 21. den Ventralrand, etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge.  
 Fig. 22. den Dorsalrand, etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge.
- Fig. 23—26. *Cytheridea torosa*. Schnitt durch  
 Fig. 23. den Ventralrand, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge.  
 Fig. 24. den Dorsalrand, etwa  $\frac{1}{3}$  der Länge.  
 Fig. 25. den Ventralrand, etwa  $\frac{2}{3}$  der Länge.  
 Fig. 26. den Dorsalrand, etwa  $\frac{1}{2}$  der Länge.
- Fig. 27—28. *Cypris pubera*. Rechte und linke Schale im Profil von innen.
- Fig. 29. *Cypris pubera*. Saum, Innenleiste und Innenrand, in dem mittleren Teile des Ventralrandes bei dorsaler Ansicht.
- Fig. 30. *Cypris pubera*. Tier mit Höckern.
- Fig. 31. *Cypris pubera*. Ventralansicht.
- Fig. 32. *Cypris pubera*. Vorderer Teil der rechten Schale bei dorsaler Ansicht.
- Fig. 33. *Cypris pubera*. Larve des vorletzten Stadiums, vorderer Teil der Ventralansicht.

## Tafel 32.

- Fig. 34—38. *Cypris pubera*. Schnitt durch  
 Fig. 34.\* den Vorderrand einer 0,252 mm großen Larve.  
 Fig. 35.\* den Vorderrand einer 0,53 mm großen Larve.  
 Fig. 36.\* den Vorderrand einer Larve vom drittletzten Stadium.  
 Fig. 37.\* den Vorderrand einer Larve vom vorletzten Stadium.  
 Fig. 38. den Vorderrand eines erwachsenen Tieres.
- Fig. 39.\* *Iliocypris gibba*. Schnitt durch den Vorderrand.  
 Fig. 40.\* *Cytheridea torosa*. Dsgl.  
 Fig. 41.\* *Candona euptectella*. Dsgl.  
 Fig. 42.\* *Cypris incongruens*. Dsgl.  
 Fig. 43.\* *Cypris serrata*. Dsgl.

- Fig. 44.\* *Cypris clavata*. Dsgl.  
Fig. 45.\* *Acanthocypris bicuspis*. Dsgl.  
Fig. 46.\* *Cypris fuscata*. Dsgl.  
Fig. 47.\* *Cypris vavrai*. Dsgl.  
Fig. 48.\* *Iliodromus olivaceus*. Dsgl.  
Fig. 49.\* *Cypris capensis*. Dsgl.  
Fig. 50.\* *Cypris corpulenta*. Dsgl.  
Fig. 51.\* *Cypris ornata*. Dsgl.  
Fig. 52.\* *Notodromas monacha*. Dsgl.  
Fig. 53.\* *Potamocypris fulva*. Dsgl.  
Fig. 54. *Cypris pubera*. Schema einer flächenständigen Borste.  
Fig. 55. *Cypris pubera*. Schnitt durch den Ventralrand der linken Schale einer im vorletzten Stadium befindlichen Larve.  
Fig. 56. *Cypris pubera*. Schematische Darstellung der Chitinleisten am Saume.  
Fig. 57. *Notodromas monacha*. Ventralansicht der rechten Schale.  
Fig. 58. *Cypris pubera*. Übergang des Eileiters in den drüsigen Abschnitt.  
Fig. 59. *Cypris fischeri*. Sternförmige Hohlräume in der abgeworfenen Schale.  
Fig. 60. *Notodromas monacha*. Endabschnitt des Eileiters und Vagina.  
Fig. 61. *Cypris virens*. Endabschnitt des Eileiters und Vagina bei einer Larve.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über die Brustflosse der Wale.

Von

Dr. **Arnold Kunze** in Königsberg i. Pr.

(Aus dem Zoologischen Museum in Königsberg i. Pr.)

Mit Tafel 33—35 und 27 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	578
<b>A. Zahnwale.</b>	
I. <i>Phocaena communis</i> CUVIER. Braunfisch . . . . .	579
Carpus . . . . .	579
Metacarpalien und Phalangen . . . . .	588
Messungen an der Flosse und am ganzen Tier . . . . .	599
Anhang: Muskeln der Brustflosse . . . . .	602
II. <i>Tursiops tursio</i> FABRICIUS. Großer Tümmler . . . . .	602
Carpus . . . . .	602
Metacarpalien und Phalangen . . . . .	604
III. <i>Globiocephalus melas</i> TRAILL. Grindwal . . . . .	605
Carpus . . . . .	605
Metacarpalien und Phalangen . . . . .	607
IV. <i>Delphinapterus (Beluga) leucas</i> PALLAS. Weißwal . . . . .	608
Carpus . . . . .	608
Metacarpalien und Phalangen . . . . .	611
<b>B. Bartenwale.</b>	
V. <i>Megaptera nodosa</i> BONNATERRE ( <i>Meg. boops</i> Auct. et Catal. [nec L.]). Knölwal . . . . .	613
Carpus . . . . .	613
Metacarpalien und Phalangen . . . . .	616

	Seite
VI. <i>Balaenoptera acuto-rostrata</i> LACÉPÈDE. Zwergwal . . .	619
Carpus . . . . .	619
VII. <i>Balaenoptera borealis</i> LESSON. Seiwal . . . . .	620
Carpus . . . . .	620
Metacarpalien und Phalangen . . . . .	622
Muskeln der Brustflosse . . . . .	623
Bänder der Brustflosse . . . . .	627
Gefäße und Nerven der Brustflosse . . . . .	628
Venen . . . . .	629
Arterien . . . . .	630
Nerven . . . . .	632
Folgerungen . . . . .	639
VIII. <i>Balaenoptera physalus</i> LINNÉ ( <i>Bal. musculus</i> , Auct. [nec L.]).	
Finnwal . . . . .	642
Carpus . . . . .	642
Metacarpalien und Phalangen . . . . .	642
Muskeln der Brustflosse . . . . .	644
Gefäße und Nerven der Brustflosse . . . . .	644
Venen . . . . .	644
Arterien . . . . .	645
Nerven . . . . .	645

### Einleitung.

Die nachfolgenden Ausführungen beabsichtigen die Förderung einer genaueren Kenntnis über den Bau der unter dem Einfluß der Anpassung ans Wasserleben so außerordentlich modifizierten Vorderextremität der Wale, ihrer Brustflossen. Das dabei verwandte Material war von Herrn Geheimrat Prof. Dr. BRAUN auf seinen Reisen gesammelt respektive käuflich erworben worden und mir gütigst zur Bearbeitung überlassen. 4 Zahnwal- und 4 Bartenwal-species standen mir zur Verfügung. Unter ersteren nahm der Zahl der untersuchten Individuen nach der einzige ständige Walvertreter der Ostsee, *Phocaena communis* CUVIER, mit 11 Föten und 35 Erwachsenen, die im wesentlichen von Pillauer Fischern gefangen waren, die erste Stelle ein. Von *Tursiops tursio* FABRICIUS waren (1905) 2 Flossenpaare von der Zoologischen Station in Triest bezogen. Ein untersuchtes Flossenpaar eines erwachsenen *Globiocephalus melas* TRAILL. stammte von den Færöer (1906), ein solches von *Delphinapterus leucas* PALLAS von einem am 25. Februar 1908 bei Memel gestrandeten Irrgast unserer Ostsee [7]. Unter den Bartenwalen war durch das reichste Material, und zwar durch 6 embryonale Flossenpaare und die Flosse eines Erwachsenen, sämtlich aus Lopra auf den Færöer (1906), *Balaenoptera borealis* LESSON vertreten.

Die beiden fötalen Flossenpaare von *Balaenoptera physalus* L. stammten aus dem Faskruds fjord auf Island (1904), 1 Flossenpaar einer erwachsenen *Balaenoptera acuto-rostrata* LACÉPÈDE von der Naturalienhandlung BECKER in Bremen. Von den beiden jungen Föten von *Megaptera nodosa* BONNATERRE war der ältere am 3. August 1906 auf den Færøer erbeutet, der jüngere dagegen von einem Walfänger in Sandesfjord erworben (1906 in Lopra gefangen).

Die Untersuchung geschah in der Regel makroskopisch, jedoch mußte bei den Flossen der jüngsten Embryonen wie auch bei dem histologischen Studium der Blutgefäße Mikroskop und Mikrotom dem Auge zu Hilfe kommen. Dementsprechend wurden von mir die Zeichnungen teils durch direkte Zirkelabmessungen, teils unter Benützung des Zeichenapparats hergestellt.

Bezüglich der Literaturangaben im Text bemerke ich, daß sich die in eckigen Klammern eingeschlossenen Zahlen auf den am Ende der Arbeit fortlaufend nummerierten Literaturnachweis beziehen.

## A. Zahnwale.

### I. *Phocaena communis* CUVIER. Braunfisch.

Die große Anzahl der mir zu Gebote stehenden Exemplare von *Phocaena communis* ermöglichte einige Aufschlüsse respektive Bestätigungen über die Deutung der Carpalelemente, eine genaue Phalangen-zählung und das Auffinden einiger besonderer, bisher unbeobachteter Baueigentümlichkeiten des Flossenskelets. Ich wende mich zunächst einer Besprechung der Handwurzel zu.

#### Carpus.

Der Carpus des Braunfisches besteht nach fast allen Autoren aus 2 Reihen von Elementen, dem proximalen Procarpus und dem distalen Mesocarpus. Ersterer setzt sich aus 3 Teilen zusammen, die gemeinlich als Radiale, Intermedium und Ulnare bezeichnet werden, letzterer dagegen nur aus 2 Stücken, den beiden allein übriggebliebenen distalen Carpalien. Dazu kommt in den Darstellungen meist noch die Erwähnung des ulnarwärts vorspringenden Pisiforme (zuerst bei RAPP, 1837 [29], p. 75).

Im Jahre 1889 versuchten dann KÜKENTHAL [23] und LEBOUCC [25] Deutungen der gewöhnlich bei *Phocaena communis* vorkommenden Handwurzelelemente, die jedoch mehr den Wert von mehr oder

weniger wahrscheinlichen Vermutungen haben, da sie nicht oder doch nur teilweise durch tatsächliche Verhältnisse gestützt werden konnten. 1907 wies BRAUN [6], da Embryonen selbst in sehr jugendlichen Stadien durchaus nicht etwa primitivere Carpusverhältnisse besitzen, darauf hin, daß es weniger auf die Untersuchung möglichst junger Föten als vielmehr zahlreicher Individuen ankomme, „besonders in der Hoffnung, dass sich damit die Chancen erhöhen, gelegentlich einmal Verhältnisse zu treffen, die einen Einblick ermöglichen“.

Bei den zahlreichen von mir nur an gut konserviertem Material angestellten Untersuchungen war es meine Absicht, die für die pentadactyle Wirbeltierextremität charakteristischen Handwurzel-elemente: Intermedium, Radiale, Ulnare, Carpale I—V und Centralien, dazu das Pisiforme und etwa einen Praepollex, aufzufinden und den Verbleib der einzelnen, für gewöhnlich nicht erkennbaren Teile festzulegen.

Zunächst sei bemerkt, daß ich bei keiner *Phocaena communis* auch nur den Rest oder die Andeutung eines oder mehrerer Centralien (von KÜKENTHAL [22] wurden bei *Behuga leucas* 3 Centralien nachgewiesen) habe finden können, worin ich vollkommen mit LÉBOUCQ [25] übereinstimme: „Je n'ai pas trouvé de trace du central chez *Phocaena*“.

Von allen Autoren ist das zwischen Radius ( $R$ ) und Ulna ( $U$ ) eingekeilte Carpalelement (Fig. A) als Intermedium ( $i$ ) und das große, vom Radius getragene Element als Radiale ( $r$ ) gedeutet worden: meinerseits liegt kein Befund vor, der in diese Auffassung Zweifel bringen könnte.

Das der Ulna aufsitzende Carpalelement (sein gewöhnliches Verhalten stellt  $c_5$  in Fig. E dar) wurde bis auf KÜKENTHAL für das Ulnare gehalten. Dieser Forscher sprach [23] die Vermutung aus, daß hier vielleicht eine Verschmelzung von Ulnare und Carpale V vorliege, ja daß vielleicht das Ulnare geschwunden und demnach dieses „Ulnare“ das Carpale V sei. Durch tatsächliche Beobachtungen wurde diese Mutmaßung zuerst durch BRAUN [6] bestätigt, der durch Röntgenaufnahmen bei zwei Individuen die Anwesenheit resp. den Rest eines zwischen Intermedium und „Ulnare“ gelegenen Knochenkernes nachwies. Bei einem der beiden Tiere zeigt der Knochenkern des „Ulnare“ an der rechten Flosse einen gegen das Intermedium gerichteten Höcker, die linke Flosse ist normal; bei dem anderen weist die linke Flosse am „Ulnare“ den eben be-

schriebenen Höcker, die rechte dagegen ein freies, gesondertes Knochenelement zwischen „Ulnare“ und Intermedium auf. Die Präparation dieser rechten Flosse (Fig. A) ließ jedoch keine Spur mehr

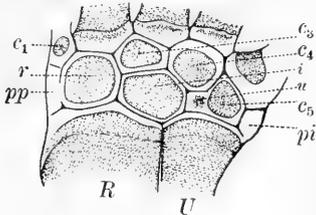


Fig. A.

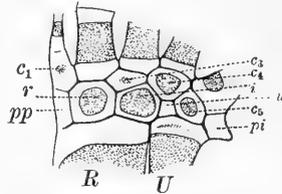


Fig. B.

Fig. A. Rechter Carpus einer *Phocaena communis* von 1,59 m Länge.  $c_1$  Carpale I.  $c_3$  Carpale III.  $c_4$  Carpale IV.  $c_5$  Carpale V.  $i$  Intermedium.  $pi$  Pisi-forme.  $pp$  Praepollex.  $R$  Radius.  $r$  Radiale.  $U$  Ulna.  $u$  Ulnare (Knochen punktiert, das übrige Knorpel; ist ein Knochen nicht umrändert, so bedeutet dies, daß er durch den Knorpel durchschimmert, die Oberfläche also nicht erreicht). 1:2.

Fig. B. Linker Carpus einer *Phocaena communis* von 1,16 m Länge. Zeichen-erklärung wie in Fig. A. 1:2.

einer bindegewebigen Trennungsebene zwischen dem überzähligen Knochen ( $u$ ) und dem „Ulnare“ ( $c_5$ ) erkennen. In einem dritten Falle fand ich an beiden Flossen ein allseitig gesondertes, noch völlig unverknöchertes Carpalelement vor ( $u$ , Fig. B), das genau die Lage hat wie der Knochenkern in Fig. A. Bezüglich der Deutung dieser Gebilde schließe ich mich BRAUN an; in den drei mitgeteilten Fällen handelt es sich danach um den Nachweis des sonst entweder gar nicht mehr angelegten oder frühzeitig mit dem Carpale V ( $c_5$ ) verschmolzenen Ulnare ( $u$ ), jedoch mit dem Unterschiede, daß im ersten Falle nur noch die letzten Spuren der Verschmelzung erkennbar, im zweiten die Verschmelzung eingeleitet, im dritten die beiden Elemente völlig getrennt sind. Da aber diese drei Fälle unter den sehr zahlreich untersuchten Flossen aller Altersstadien als Ausnahmen anzusehen sind und da speziell bei Embryonen, selbst bei den jüngsten bis herab zu solchen von 3,8 cm direkter Körperlänge, kein derartiger Befund vorliegt, so wird offenbar in den meisten Fällen das Ulnare gar nicht mehr angelegt, und das große der Ulna anliegende, bisher als Ulnare bezeichnete Element ist ein Carpale V ( $c_5$ ). Der Mesocarpus tritt also mit  $c_5$  an den Unterarm heran, und es handelt sich nun um die Auffindung der übrigen distalen Carpalien ( $c_1$ — $c_4$ ).

Läßt sich zunächst  $c_1$  nachweisen? WEBER [44] gibt für *Phocaena*

an, daß das Metacarpale I ( $m_1$ ) dem Radiale direkt aufsitze. LEBOUCC [25] dagegen sagt von dem dem Radiale aufsitzenden, gewöhnlich als  $m_1$  angesprochenen Element: „je l'interprète comme un carpo-métacarpien, dans lequel les parties constituantes sont déjà intimement fusionnées dès le principe“. TURNER [42] äußert sich hierüber folgendermaßen. Der 1. Finger „was connected with a band of cartilage on the radial border of the carpus extending to the radiale, which, though no ossific nodule was found in it, might perhaps represent carpale I“. KÜKENTHAL [23] fand bei einem jungen Brautfisch von 128 cm Länge zwischen Radiale und Metacarpale I einen kleinen, rundlichen Knochen, ein Carpale I. Da es aber von  $m_1$  nicht deutlich getrennt war und da es KÜKENTHAL wohl als ein seltnes Vorkommnis erschien, so glaubte er als gewiß annehmen zu können, daß in den gewöhnlichen Fällen das Metacarpale I auch das Carpale I enthält.

Nach den zahlreichen Präparationen von Brautfisshänden glaube ich mich nun zu dem Schlusse berechtigt, daß in allen Fällen bei *Phocaena communis* ein gesondertes Carpale I ( $c_1$ ) angelegt wird und erhalten bleibt. Ich möchte 3 Haupttypen unterscheiden. Entweder findet sich, wenn man vom Radiale aus distalwärts gegen den 1. Finger fortschreitet, zunächst ein rein knorpeliges Stück ( $c_1$ , Fig. J) oder ein mit rundem Knochenkern versehenes Stück ( $c_1$ , Fig. A u. B) oder endlich ein solches, bei dem der Knochenkern eine mehr oder weniger zylindrische Gestalt aufweist ( $c_1$ , Fig. G), und dann folgen in allen drei Fällen 1—2 den 1. Finger im besonderen bildende Skeletteile, deren Knochenkerne zylindrisch geformt sind. Nun aber stellte sich heraus, daß diese 3 Typen in Beziehung zum Alter der Individuen stehen: der erste Fall wurde nur beobachtet bei Exemplaren, deren Flossenlänge (L, geradlinig gemessen von der Mitte der Schultergelenkfläche des Humerus bis zur Flossenspitze) zwischen 8,1 und 19,9 cm, der zweite nur bei solchen, bei denen L zwischen 11,3 und 22,6 cm, und der dritte nur bei solchen, bei denen L zwischen 23,7 und 25,8 cm schwankt. Hieraus folgt, daß die bei älteren Tieren (Fall 3) dem Radiale aufsitzenden, zylindrisch geformten und von den darauffolgenden Fingergliedern wenig verschiedenen Knochen-elemente durchaus den im Fall 1 und 2 dem Radiale aufsitzenden, von den folgenden Skeletabschnitten so wesentlich abweichenden Basalgliedern entsprechen. Daß aber diese letzteren nur als Teile des Carpus und nicht etwa als Metacarpen oder Phalangen angesprochen werden können, dafür lassen sich folgende Gründe angeben.

1. Die in Frage stehenden Teile verknöchern später als die distalwärts sich anschließenden Glieder des ersten Fingers; sonst aber ist kein Fall bekannt, in dem ein Fingerglied früher oder auch nur stärker verknöchert als das proximal von ihm stehende.

2. In fast allen Fällen bleibt die Länge des Basalgliedes hinter der des distal darauf folgenden zurück und zwar oft bedeutend, ebenfalls ein Verhältnis, das nirgends zwischen den Gliedern der Finger bei Walen vorkommt.

3. Bisweilen ist das Basalglied auch seiner Lage nach als Carpus-teil erkennbar, indem seine distale Begrenzung in Höhe des proximalen Endes des 1. Interstitiums liegt (Fig. J).

Das Basalglied gehört demnach dem Carpus an und kann natürlich nur als Carpale I angesprochen werden, da es den 1. Finger trägt. Hervorgehoben sei hier, daß  $c_1$  in fast allen Fällen das 1. Interstitium begrenzen hilft, was vornehmlich für die älteren Exemplare zutrifft (Fig. G), und daß es also seine typische Lage im Carpus teilweise aufgegeben hat und anscheinend ein Teil des 1. Fingers geworden ist.

Es bleibt der Nachweis von  $c_2-c_4$ . Die von KÜKENTHAL [23] gegebene, sich auf die Lagebeziehung zwischen  $c_{(1)}$  und  $c_{(2)}$  (so werden die beiden bisher nicht besprochenen distalen Carpalien bezeichnet) einerseits und den Metacarpen des 2.—4. Fingers andererseits stützende Ansicht, daß  $c_{(1)} = c_2 + c_3$ ,  $c_{(2)} = c_4$  sei, war bisher die wahrscheinlichste. Ein Brautfisch von 115 cm Gesamtlänge lieferte mir nun als einzigen Fall eine Anordnung der Carpalelemente, die die in Rede stehende Frage zu beantworten geeignet ist. Radial von dem als  $c_2 + c_3$  aufgefaßten Carpale fand sich, eingekeilt zwischen Radiale ( $r$ ) und Metacarpale II, ein bisher unbeobachtetes, kleines, knorpeliges Skeletstück ( $c_2$ , Fig. K). Es hat die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen längere, gleiche Seiten einerseits dem Radiale, andererseits dem Metacarpale II zugekehrt sind, während die kürzere Basis an  $c_{(1)}$  grenzt. So zeigt es sich rechts dorsal; links dorsal fehlt die Grenze gegen  $c_{(1)}$  und  $c_{(1)}$  trägt eine spitze Verlängerung ( $c_2$ , Fig. J), genau so zwischen Radiale und Metacarpale II eingekeilt wie rechts das gesonderte Element. Auf den ventralen Flächen beider Flossen zeigten sich normale Verhältnisse.

Dieses an der Basis des Metacarpale II gelegene Carpale erfährt seine natürliche Deutung, indem man es als den hier gelegentlich noch auftretenden Rest des sonst nicht mehr zur Anlage kommenden Carpale II ( $c_2$ ) auffaßt; denn es ist nicht anzunehmen, daß etwa bei

noch jüngeren Embryonen als den bisher untersuchten an Stelle des  $c_{(1)}$  öfter als in seltenen Ausnahmefällen 2 Carpalien angelegt würden; es wird eben ohne Zweifel für gewöhnlich nur  $c_3$  gebildet, während  $c_2$  unterdrückt bleibt.  $c_{(1)}$  entspricht also allein  $c_3$ .

Das noch unbesprochene  $c_{(2)}$  findet nun naturgemäß seine Er-

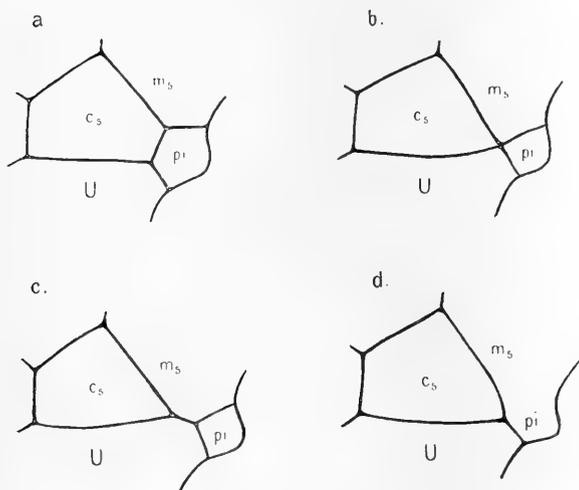


Fig. C.

Haupterscheinungsformen des Pisiforme bei *Phocaena communis*. a 23mal, b 3mal, c 1mal, d 6mal beobachtet.  $c_5$  Carpale V,  $m_5$  Metacarpale V,  $pi$  Pisiforme, U Ulna.

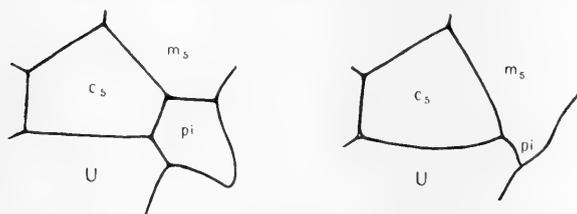


Fig. D.

Extreme in der Ausbildung des Pisiforme bei *Phocaena communis*. Zeichenerklärung wie in Fig. C.

Fall d festzustellen sind, der die völlige Verschmelzung von  $pi$  und  $m_5$  darstellt. Hier ist das Pisiforme nur noch als den Flossenrand überragender Fortsatz zu erkennen. Bemerken möchte ich noch, daß im Falle a  $m_5$  und U voneinander völlig getrennt sind, im Falle b sich berühren und in dem nur einmal beobachteten Falle c einander auf-

klärung als  $c_4$ , als welches es ja auch schon von KÜKEN-THAL angesprochen wurde.

An dem ulnaren Rande der Handwurzel findet sich regelmäßig, allerdings in recht verschiedener Ausbildung, das Pisiforme ( $pi$  aller Figuren).

Seine Haupterscheinungsformen sind in Fig. C zusammengestellt. In den meisten Fällen (an 27 von 33 Individuen) ist es von dem übrigen Carpus völlig gesondert (a, b, c); allerdings ist seine Begrenzung gegen das Metacarpale V ( $m_5$ ) oft schwächer entwickelt als gegen  $c_5$  und U, so daß teilweise Übergänge zu

sitzen; ferner daß in allen Fällen der über den Flossenrand ragende Teil von  $pi$  bald eine länglich vorragende, fast dornförmige, bald mehr halbkreisartige, bald nur seicht wellenförmige Gestalt aufweist. Die beiden jüngsten von mir untersuchten Föten (3,8 und 8,1 cm direkte Körperlänge) zeigen die für jüngere Embryonen wohl charakteristische Form einer lappenartig sich verbreiternden, elliptischen Hervorragung. Das ausgeprägteste und unscheinbarste Auftreten des Pisiforme innerhalb erwachsener Braunfische zeigt obigem entsprechend Fig. D. Nirgends wurde das Pisiforme auch nur in Spuren verknöchert gefunden.

Ich komme zu der Besprechung eines letzten bei *Phocaena* von mir beobachteten Handwurzelements. KÜKENTHAL [23] sagt von der Flosse eines Braunfischembryos von 4,7 cm Körperlänge p. 296: „Auf meinen Flächenschnitten kann ich mit vollster Sicherheit die Existenz eines Praepollex nachweisen, welcher bis jetzt noch niemals bei *Phocaena* beschrieben worden ist“ (siehe  $pp$  in der dort gegebenen Abbildung). Das Vorkommen eines Praepollex konnte ich nun auch für den erwachsenen Braunfisch feststellen. Genau entsprechend der von KÜKENTHAL beschriebenen und abgebildeten Lage, radial vom Radiale, distal vom Radius, den Flossenrand bildend, fand ich in 3 Fällen, jedoch mit verschiedener Deutlichkeit, jenen Skeletteil, den ich im Zusammenhange mit Befunden bei *Globiocephalus melas* und im Anschluß an KÜKENTHAL als Praepollex ( $pp$ , Fig. A, B u. E) auffassen möchte. Die Tiere hatten eine Länge von 1,16 m (Fig. B), 1,40 m (Fig. E), 1,59 m (Fig. A). Das jüngste Exemplar zeigt, was kaum überrascht, die Verhältnisse am deutlichsten und zwar an der dorsalen wie ventralen Seite beider Flossen in gleicher Weise. Die Flossen der beiden älteren Tiere weisen, dorsal und ventral in etwas

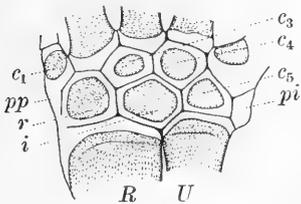


Fig. E.

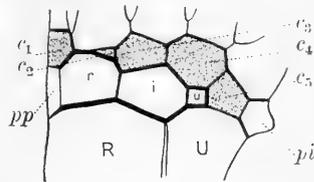


Fig. F.

Fig. E. Linker Carpus einer *Phocaena communis* von 1,40 m Länge. Zeichenerklärung wie in Fig. A. 1:2.

Fig. F. Schema der bei *Phocaena communis* beobachteten und auf eine Zeichnung übertragenen Handwurzelemente. Der Mesocarpus ist punktiert.  $c_2$  Carpale II. Die übrige Zeichenerklärung wie in Fig. A.

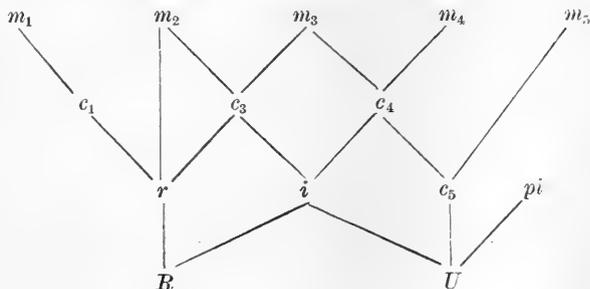
verschiedener Ausbildung, nur noch die Reste der Bindegewebsgrenzen gegen den übrigen Carpus auf. Eine Verknöcherung des Praepollex wurde in keinem Falle angetroffen.

Es scheint also auch bei gut gesonderter Anlage des Praepollex mit zunehmendem Alter die Neigung zum Schwund seiner Begrenzung zu bestehen, woraus schließlich am radialen Skeletrand eine knorpelige Brücke, ununterbrochen von  $c_1$  über  $r$  zur Epiphyse des Radius fortschreitend, resultiert. Diese Knorpelbrücke wird stets beobachtet und zeigt in Höhe des Radiale bei 23 daraufhin betrachteten Exemplaren alle möglichen Breiten, worunter ich den kleinsten Abstand der Verknöcherung des Radiale vom Skeletrand verstehe. 2 Tiere von nahezu gleicher Länge mögen ein Beispiel abgeben.

Flossenlänge L (s. S. 582)	Breite der Brücke
20,1 cm	7,6 mm
21,5 cm	1 mm

Diese Unterschiede lassen sich so erklären, daß bei Flossen mit breiter Brücke ein gesonderter Praepollex angelegt und ausgebildet wird, später aber durch Rückbildung der Grenzen wieder verschwindet, während er bei Flossen mit schmaler Brücke gar nicht zur Anlage kommt oder doch sehr frühzeitig seine Selbständigkeit aufgibt.

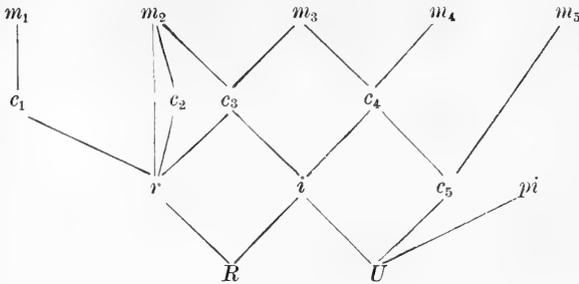
Als Ergebnis des bisher Ausgeführten setzt sich also der Carpus von *Phocaena communis* in den weitaus meisten Fällen nur aus 7 Stücken ( $i, r, c_1, c_3, c_4, c_5, pi$ ) zusammen, so daß sich folgendes Schema ergibt ( $m_1 - m_5$  die Metacarpalien):



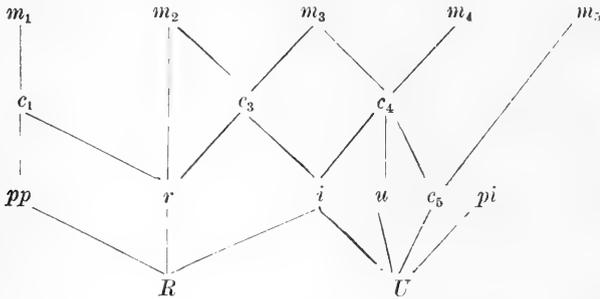
Dazu aber können 3 weitere Handwurzelelemente treten ( $u, c_2, pp$ ), jedoch ist mir kein Fall bekannt geworden, in dem sie alle 3 an einer Flosse oder auch nur einem Individuum gleichzeitig gefunden wären; bei beiden Flossen zweier Tiere aber wurden wenigstens 2 überzählige Elemente, nämlich  $u$  und  $pp$ , gleichzeitig

ermittelt. Sonst traten sie einzeln auf. Ihrem Erscheinen entsprechen hauptsächlich noch die beiden folgenden Schemata:

$c_2$  überzählig (8 Handwurzelelemente):



$u$  und  $pp$  überzählig (9 Handwurzelelemente):



Die schon aus Obigem hervorgehende asymmetrische Ausbildung des Carpus erfordert noch eine genauere Besprechung. KÜKENTHAL [20] wies darauf hin, daß die für Zahnwale charakteristische Krümmung der Flosse die Zusammenpressung der ulnaren Seite des Carpus unter Verschmelzen von  $u$  und  $c_5$  bewirke, dagegen auf der radialen Seite den Carpus zur vollen Entwicklung kommen lasse. Die sich hierin ausdrückende Asymmetrie des Carpus, die KÜKENTHAL vor allem durch 2 Abbildungen des Weißwales ([18] p. 638 bis 639) belegte, tritt nun auch bei *Phocaena communis* deutlich hervor, besonders, wenn wir in einer auf eine Zeichnung übertragenen Darstellung aller 10 Carpalelemente (Fig. F) den Procarpus  $r i u$  vom Mesocarpus  $c_1 - c_5$  trennen.  $u$  ist durch  $c_5$  aus seiner Stellung verdrängt und zu einem unbedeutenden, ja meist nicht mehr zur Anlage kommenden Elemente herabgesunken. Der Procarpus findet demnach sein ulnares Ende schon auf der halben Breite der Ulna

der Mesocarpus sitzt mit  $c_5$  breit der Ulna auf. Als weiteres Anzeichen der Reduktion der ulnaren Seite des Carpus in Richtung der Flossenachse ist hier die schon oben erwähnte Tatsache anzuführen, daß 10 mal in 33 Fällen  $m_5$  mit einer Facette der Ulna aufsitzen, respektive sie berühren kann (Fig. C b, c, d).

In etwa ein Drittel aller Fälle ist also die in Richtung der Flossenachse gelegene Begrenzung zwischen  $c_5$  und  $pi$  nicht ausgebildet, so daß  $c_5$  nur noch vierseitig ist. Eine in diesen Zusammenhang gehörende und in ihm ebenfalls verständliche Erscheinung ist darin zu erblicken, daß 8 mal unter 31 Fällen auch  $c_4$  um eine Seite ärmer gefunden wurde, indem hier die wiederum in Richtung der Flossenachse gelegene Carpalgrenze zwischen  $c_4$  und  $m_5$  auf Null reduziert war. Das gleichzeitige Schwinden beider eben besprochenen Grenzen wurde an 3 Individuen festgestellt. Eine Beziehung dieser Verhältnisse zum Alter der untersuchten Tiere war nicht zu ermitteln. Bemerkt sei noch, daß in einem Falle  $c_4$  zwischen  $i$  und  $c_5$  die Ulna berührte, was wiederum auf die Reduktion einer in Richtung der Flossenachse gelegenen Carpalgrenze, nämlich der zwischen  $i$  und  $c_5$ , zurückzuführen ist;  $c_5$  war in diesem Falle dreieckig.

Auf der radialen Seite des Carpus sind derartige Reduktionen von Carpalgrenzen nirgends zur Beobachtung gekommen.

Alle mitgeteilten Tatsachen beweisen die dem radialen Teil des Carpus gegenüber zurückgesetzte Entwicklung des ulnaren. Nur das Schwinden von  $c_2$  ordnet sich hier nicht ein und kann daher aus der Krümmung der Flosse nicht erklärt werden. Da aber in dem Carpus von *Phocaena com.* die Teile des Procarpus, Mesocarpus und der Reihe der Metacarpalien augenscheinlich die Neigung haben, von Reihe zu Reihe alternierend zu stehen, so könnte der Verlust eines der Carpalien ( $c_2$ ) vielleicht dadurch verständlich werden, daß sich 4 Carpalien leichter zwischen die 3 Stücke des Procarpus und die 5 Metacarpalien einkeilen lassen.

### Metacarpalien und Phalangen.

Zunächst ist auf die Phalangenzählung einzugehen. Um die hier zu behandelnde Frage zu diskutieren, sei auf das Ergebnis der KÜKENTHAL'schen Untersuchungen mit seinen eigenen Worten hingewiesen [23] p. 298: „Aus vorliegendem Materiale erhellt ohne weiteres, daß LEBOUCCQ und ich auch für *Phocaena* im Rechte sind, von einer größeren Phalangenzahl im Embryonalleben zu sprechen.“

Und bald darauf: „Schon bei 12 cm Länge ist das Maximum der Phalangenanlagen erreicht, und nun tritt ein zweiter Prozeß auf, der zur Verminderung der Phalangenzahl führt. Meine Untersuchungen, in welcher Weise die Reduktion vor sich geht, liefern einen neuen Beweis für die schon vordem festgestellte Tatsache, daß die Verminderung der Phalangenzahl durch Verschmelzung der Endphalangen und Rudimentärwerden derselben erfolgt.“

Dieser Auffassung kann ich nicht in allen Punkten zustimmen. Nach meinen Feststellungen ergibt sich durchaus nicht jene deutliche Zu- und Abnahme in der Phalangenzahl des 2. und 3. Fingers, wie sie aus KÜKENTHAL'S Tabelle [23] p. 298 in der Tat klar hervorzugehen scheint. Meine eigenen genau vorgenommenen Zählungen an 31 Tieren, darunter 11 Embryonen, sind in der Tabelle auf S. 590 zusammengestellt. Ich ordnete hierin nach der Länge der Flossen, nicht der der ganzen Tiere, da letztere Messungen nicht von einer Person und daher nicht in dem Maße gleichsinnig ausgeführt waren. Die Metacarpalien wurden mitgezählt; das als  $c_1$  bestimmte Basalglied des 1. Fingers wurde naturgemäß nicht unter den Phalangen, sondern im Carpus berücksichtigt, worauf ich für den Fall eines Vergleiches meiner mit anderen Angaben ausdrücklich hinweise. Als Phalangen wurden alle Teile der Finger gezählt, die durch wenn auch nur schwach entwickelte Nähte voneinander getrennt sind, mit Ausnahme solcher Fälle (in der Tabelle durch \* bezeichnet), in denen sich zwischen verknöcherten Phalangen keine Naht vorfindet, was häufig am 1., seltener am 4. und 5. Finger beobachtet wurde; hier war dann natürlich die Anzahl der Verknöcherungen maßgebend. Die an 2 Tieren (L = 168 und 240 mm) gefundenen, später genau zu besprechenden, zwischen die normalen Phalangen des 2. Fingers seitlich eingekeilten Phalangen wurden weder unter der Anzahl der Phalangen noch der der Knochenkerne mitgerechnet. Zur exakteren Bewertung der Endphalangen wurden noch folgende Zeichen in die Tabelle eingeführt:

1. Zeigte der Kontur der Endphalange die für Nahtstellen charakteristische Wellenform, so wurden nach der Anzahl solcher, geschwundene Nähte anzeigenden Wellen 1 oder 2 Striche über die betreffende Phalangenanzahl gesetzt.

2. War die Endphalange länger als die vorletzte Phalange, ein Punkt, der bei dem gesetzmäßigen Kleinerwerden der Phalangen in distaler Richtung für das Entstehen jener Endphalange aus 2 Phalangen spricht, so wurde vor die Phalangenanzahl ein : gesetzt.

*Phocaena communis.*

		Phalangenanzahl der Finger					Länge		Zahl der Knochenkerne					
		I	II	III	IV	V	der Flosse L <sup>1)</sup> (in mm)	des Tieres (in cm)	in den Fingern					im Carpus
		I	II	III	IV	V			I	II	III	IV	V	
Fötten	2	8	8	5	4		7 (L')	3,8 <sup>2)</sup>	0	0	0	0	0	0
	1	10	9	5	3		13,8 (L')	8,1 <sup>2)</sup>	0	2	2	1	0	0
	1	10	10	5	4		18 (L')	10,7 <sup>2)</sup>	0	3	3	1	0	0
	1	$\overline{9}$	9	5	:3		76,5	44,5	0	7	7	3	0	0
	$\overline{2^*}$	10	9	$\overline{4}$	3		81	46	2	7	7	4	1	0
	$\overline{1}$	$\overline{9}$	8	:4	:3		89,5	49	0	7	7	4	1	0
	$\overline{1}$	9	8	$\overline{4^*}$	4		99	51	1	7	7	4	3	0
	$\overline{1}$	8	8	5	3		113	61	1	8	7	4	0	3
	$\overline{1}$	$\overline{8}$	8	$\overline{4}$	3		114,5	59	1	8	7	4	1	1
	$\overline{1}$	10	9	5	3		126	64	1	7	6	4	1	0
	$\overline{2^*}$	:8	$\overline{7}$	5	:3		138	76	2	7	7	4	3	5
	1	9	9	5	3		161	99	1	7	7	4	1	5
	$\overline{2^*}$	$\overline{8}$	:7	$\overline{4}$	3		168	115	2	7	7	4	1	5
	$\overline{1}$	10	9	5	4		173	115	1	7	7	4	2	5
	$\overline{1}$	$\overline{9}$	9	5	3		174	107	1	7	8	5	1	6
$\overline{2^*}$	9	8	5	3		179	111	2	8	7	4	2	6	
$\overline{1^*}$	10	9	5	4		183	122	1	8	8	4	1	6	
$\overline{1}$	9	$\overline{8}$	$\overline{4}$	3		185	116	1	7	7	4	3	6	
2	9	9	5	3		187		1	8	8	4	3	5	
2	9	9	5	3		191	120	1	7	6	4	2	6	
$\overline{2^*}$	9	9	5	4*		199	122	2	9	9	4	3	6	
						199	122	2	7	7	4	3	6	
$\overline{2}$	9	9	5	$\overline{3}$		199	134	2	8	7	5	2	5	
$\overline{2^*}$	10	8	5	4		199	124	2	8	7	4	3	6	
$\overline{2^*}$	9	9	$\overline{4^*}$	3		221	133	2	8	8	4	2	6	
$\overline{2^*}$	9	9	5	:3		226	147	2	8	7	5	1	6	
$\overline{1^*}$	9	9	$\overline{4^*}$	4		237	143	1	8	8	4	3	6	
$\overline{1}$	10	9	5	:3		240	161	1	9	9	5	3	6	
1	$\overline{8}$	8	5	$\overline{3}$		241	163	1	8	8	5	3	6	
1	10	9	5	4		243	159	1	8	8	4	3	6	
$\overline{2^*}$	10	9	5	:3		258	182	2	9	8	5	3	6	

1) Was unter L zu verstehen s. S. 582; L' bedeutet die Entfernung vom distalen Ende des Humerus bis zur Flossenspitze.

2) Dies die direkten Längen; Länge über den Rücken: 6,3 13,8 16,7.

Als Verknöcherungen wurden auch alle in den distalen Phalangen häufiger gefundenen Verknöcherungsanlagen, in denen Knochen- substanz noch nicht abgeschieden, das Knorpelgewebe aber schon differenziert war, gezählt, da keine scharfe Grenze zwischen Knochen und Anlage bestand.

Aus meiner Tabelle geht nun ohne Zweifel hervor, daß jedenfalls nicht immer, wie KÜKENTHAL meint, beim Braunfisch von einem gewissen embryonalen Alter an eine Reduktion der Phalangenzahl eintritt; denn das von ihm für einen Fötus von 12,7 cm Länge angegebene Maximum der Phalangenzahlen: 2<sup>1)</sup> 10 9 5 4 wird auch in anderen Altersstufen des fötalen und postembryonalen Lebens erreicht. Allein unter den Nichtföten finden sich im 2. Finger 10 Phalangen in 6 von 19 Fällen, d. h. fast einem Drittel der Fälle, im 3. Finger 9 Phalangen in 14 von 19 Fällen, im 4. Finger 5 Phalangen in 15 von 19 Fällen; nur 4mal hat der 4. Finger 4 Phalangen, jedoch sprechen dabei allemal die in 1 und 2 angegebenen Gründe für die Existenz einer 5. Phalange, deren Begrenzung gegen die Nachbarphalange geschwunden ist. Der 5. Finger zeigt nach der Tabelle für alle Lebensalter in buntem Durcheinander 3 und 4 Phalangen, so daß hier kein Schluß auf Abnahme der Phalangen gezogen werden kann. Ein noch größerer Wechsel, dem keine Gesetzmäßigkeit abzugewinnen ist, herrscht in der Phalangen- zahl des 1. Fingers.

Am häufigsten dürften beim erwachsenen Braunfisch die Phalangen- zahlen: 2 9 9 5 3 sein, die höher sind als die zahlreichen Angaben in der Literatur, von denen ich für den Erwachsenen folgende<sup>1)</sup> hervorhebe:

		I	II	III	IV	V
WEBER [44]	}	2	8	8	5	3
		2	8	8	5	2
LEBOUCQ {	[24]	2	9	8	4	3
	[25]	}	2	8	8	4
	2		8	7	4	2
KÜKENTHAL [23]		1	8	6	4	2

Zur genaueren Orientierung über die Längen der einzelnen Phalangen, besonders da, wo jenes Maximum erreicht wird, seien

1) Die Angaben sind meiner Zählungsweise entsprechend gemacht.

4 Beispiele von Tieren verschiedenen Alters angeführt (Längen der Phalangen in mm):

Finger	Embryo von 8,1 cm direkter Länge.									
I	1,13									
II	1,8	1,33	1,27	1,13	1	0,9	0,7	0,57	0,4	0,2
III	1,63	1,33	1,2	1,03	0,93	0,83	0,67	0,5	0,4	
IV	1,27	1,1	0,87	0,77	0,5					
V	1,23	0,97	0,87							
Finger	Embryo von 10,7 cm direkter Länge.									
I	1,93									
II	2,03	1,73	1,57	1,47	1,3	1,17	0,97	0,8	0,63	0,47
III	1,8	1,67	1,47	1,3	1,17	1,03	0,87	0,73	0,6	0,37
IV	1,47	1,33	1,17	0,93	0,77					
V	1,43	1,13	0,93	0,6						
Finger	Erwachsener von 161 cm Länge.									
I	22									
II	29	19,5	18	12	12	13,5	11	9	6,6	4,5
III	24	20	16	13,5	12,5	10,5	9	6	5	
IV	18	13,5	11,5	9,5	7,5					
V	16	12	16							
Finger	Erwachsener von 182 cm Länge.									
I	24	14								
II	35	25	20,5	18	15,5	14	11,5	8,9	5	2,5
III	30	24	20	17,5	15	13	10	6,5	1,5	
IV	24	16,5	13,5	12,5	8					
V	21	13,5	14							

Hierzu bemerke ich, daß das Verhältnis der Länge der 10. Phalange des 2. Fingers zu der dieses ganzen Fingers im 3. Beispiel (beim Erwachsenen) mit  $\frac{1}{30}$  fast so groß ist wie im 2. Beispiel (beim Fötus) mit  $\frac{1}{26}$ , dagegen sogar bedeutend größer als im 1. Beispiel (Fötus) mit  $\frac{1}{46}$ ; das 4. Beispiel weist allerdings wieder nur das Verhältnis  $\frac{1}{62}$  auf. Immerhin erhellt, daß bisweilen die 10. Phalange während des postembryonalen Lebens in ihrem Wachstum mit dem ganzen Finger Schritt hält. Auf die Tabelle ist später noch in anderer Richtung einzugehen.

Betrachten wir das Ganze, so folgt, daß beim Brautfisch nur in ca.  $\frac{2}{3}$  der Fälle eine auch dann nur geringe Abnahme der Phalangenzahl stattfindet, die sich darin äußert, daß am 2. Finger und bisweilen auch am 3. eine Phalange zurückgebildet wird, während am 4. Finger höchstens ein Schwinden der letzten Naht eintreten kann. Ganz sichergestellt wäre diese Ansicht jedoch erst dann, wenn nachgewiesen wäre, daß alle Embryonen eines gewissen und

in engen Grenzen konstanten Alters jene Maximalzahlen aufweisen. Jedenfalls erhalten sich in etwa  $\frac{1}{3}$  der Fälle die maximalen Phalangenzahlen bis in den ausgewachsenen Zustand.

Die in nur einem Falle (Embryo von 10,7 cm direkter Länge) von mir gefundene Zehnzahl der Phalangen des 3. Fingers ist wegen der Vereinzeltigkeit des Fundes zunächst von ebenso geringer Bedeutung wie die nur einmal (von KÜKENTHAL) ermittelte Sechszahl der Phalangen beim 4. Finger (Embryo von 10,7 cm Länge).

Ein Blick auf die rechte Hälfte der Tabelle S. 588 lehrt im ganzen die allmähliche Zunahme der Zahl der Knochenkerne noch weit in das postembryonale Leben hinein. Die Verknöcherungen des Carpus scheinen besonders in der Zeit kurz vor der Geburt zu entstehen und lebhaft zu wachsen, wie es aus der letzten Spalte der Tabelle hervorgeht.

Auf einen Punkt, die Lage der Verknöcherungen in den Phalangen, möchte ich noch im folgenden aufmerksam machen, da sich in dieser Richtung eine Gesetzmäßigkeit ergeben hat, die der Beachtung wert erscheint. Die Verknöcherungen liegen nämlich nicht in der Achse der Phalangen und sind auch radial und ulnar nicht symmetrisch entwickelt, wie wohl zunächst zu erwarten wäre. In welcher Weise diese Abweichungen auftreten, soll die Tabelle auf S. 594, 595 zeigen, zu der folgende Erklärungen nötig sind; es bedeutet:

symmetrisch zur Achse	}	=	die Verknöcherung erreicht den radialen und ulnaren Rand der Phalange mit gleicher Breite.
		o	die Verknöcherung erreicht keinen Rand der Phalange und liegt axial.
asymmetrisch zur Achse	}	$r_u(u_r)$	die Verknöcherung erreicht den radialen (ulnaren) Rand mit größerer Breite als den ulnaren (radialen).
		$r_o(u_o)$	die Verknöcherung erreicht keinen Rand der Phalange und liegt radial (ulnar) von der Achse.
		$r(u)$	die Verknöcherung erreicht nur den radialen (ulnaren) Rand der Phalange.

Im großen und ganzen geht aus der Tabelle hervor, daß die Knochenkerne in Finger III, IV und V mehr radial, in Finger II mehr ulnar von der Phalangenachse liegen, resp. dort radial, hier ulnar stärker ausgebildet sind. Der Knochenkern des Basalgliedes von Finger II zeigt jedoch fast immer eine stärkere Ausbildung der

*Phocaena communis.*

Länge L der Flosse in mm	Nummer des Fingers	Phalangen in proximal-distaler Reihenfolge									Länge L der Flosse in mm	Nummer des Fingers	Phalangen in proximal-distaler Reihenfolge								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9			1	2	3	4	5	6	7	8	9
76,5	I										164	I	r <sub>o</sub>								
	II	=	u	u	o	o	o	o		II		r <sub>u</sub>	=	u	u	u	u	u <sub>o</sub>			
	III	r <sub>u</sub>	u <sub>o</sub>	o	o	o	o	o		III		r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>	r	r <sub>o</sub>			
	IV	r	r <sub>o</sub>	o						IV		r <sub>u</sub>	r	r	r <sub>o</sub>						
	V									V		r									
81	I	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>							168	I	=	=								
	II	r <sub>u</sub>	=	u <sub>r</sub>	u	u	u	u <sub>o</sub>			II	r <sub>u</sub>	=	r	r	u	u <sub>o</sub>	o			
	III	=	=	r <sub>u</sub>	o	r	r	o			III	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	o	o	o			
	IV	r <sub>u</sub>	r	r	r <sub>o</sub>						IV	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>						
	V	r									V	r									
89,5	I									173	I	=									
	II	r <sub>u</sub>	u	u	u <sub>o</sub>	o	o	o			II	r <sub>u</sub>	u <sub>r</sub>	u <sub>r</sub>	u	u	u	u			
	III	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	o	o	o	o			III	=	=	=	r <sub>u</sub>	=	r	r			
	IV	r	r <sub>o</sub>	o	o						IV	=	r	r	r						
	V										V	r		o							
99	I	=								174	I	=									
	II	r <sub>u</sub>	o	u	u	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	o			II	r <sub>u</sub>	u <sub>r</sub>	u <sub>r</sub>	u	u	u	u <sub>o</sub>			
	III	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	o	o	o	o			III	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	=	o	r	r	r <sub>o</sub>	o		
	IV	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>						IV	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>					
	V	o	o	o							V	r									
113	I	r <sub>u</sub>								179	I	=	r								
	II	r	r <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	o	o		II	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	u <sub>r</sub>	u	u	u	u	=		
	III	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	o	o	o	o			III	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r	r <sub>u</sub>	=	=			
	IV	u	r <sub>o</sub>	o	r <sub>o</sub>						IV	=	r	r	r						
	V										V	r	o								
114,5	I	r								183	I	=									
	II	r <sub>u</sub>	r	u	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	o		II	r <sub>u</sub>	u <sub>r</sub>	u	u	u	u	u	u <sub>o</sub>		
	III	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>	r	r	o			III	r <sub>u</sub>	u <sub>r</sub>	r <sub>u</sub>	u <sub>o</sub>	o	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>		
	IV	u <sub>r</sub>	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>	r						IV	=	r	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>						
	V	r <sub>o</sub>									V	r <sub>o</sub>									
126	I	r								185	I	=									
	II	r <sub>u</sub>	=	u	u	u	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>			II	=	u <sub>r</sub>	u	u	u	u	u			
	III	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	o	o				III	=	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	o	u <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>			
	IV	=	r	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>						IV	=	r <sub>u</sub>	r	r						
	V	r <sub>o</sub>									V	r	o	o							
138	I	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>							187	I	=									
	II	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	u <sub>r</sub>	u	u	u	u			II	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	u	u <sub>o</sub>	u	u <sub>o</sub>	u <sub>o</sub>	o		
	III	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	=	r <sub>u</sub>	r <sub>u</sub>	r			III	=	r <sub>u</sub>	r	r <sub>o</sub>	r	r <sub>o</sub>	o	o		
	IV	r <sub>u</sub>	r	r	r <sub>u</sub>						IV	r <sub>u</sub>	r	r	r						
	V	r	o	o							V	r <sub>o</sub>	r <sub>o</sub>	o							



Der beim Steuern auf die Brustflosse ausgeübte Wasserdruck äußert sich senkrecht zur Flossenoberfläche. Jeder Finger zeigt nun an der Seite eine größere Starrheit, an der die Verknöcherungen zum größeren Teil liegen und wird daher durch den Wasserdruck neben einer Biegung eine natürlich nur sehr sanfte Drehung um die eigene Achse erfahren. Diese Drehung erfolgt, obigem entsprechend, bei Finger III—V im gleichen Sinne und dürfte, da sich der einzelne Finger im Gewebe natürlich nicht drehen kann, eine Schrägstellung der ulnaren Handflächenhälfte zur Folge haben, derart, daß der radiale Rand des 3. Fingers am meisten, der ulnare Flossenrand am wenigsten dem Wasserdruck widersteht. Dem 1. Finger dürfte, gemäß seinem rudimentären Charakter, keine besondere Wirkung zuzuerkennen sein. Finger II aber wirkt entgegengesetzt wie Finger III—V; sein ulnarer Rand bleibt vorn. Besonders verstärkt erscheint demnach der zwischen den sehr genäherten Fingern II und III gelegene schmale Streifen der Flosse, der durchaus der durch die Flossenspitze gehenden, leichtgebogenen Flossenachse entspricht. Die Flossenachse wird also dem Druck des Wassers besonders gut widerstehen; der Hauptteil der Handfläche liegt ulnar von ihr und wird wegen der oben geschilderten Schrägstellung, verbunden mit der durch die Widerstandsfähigkeit des Carpus bedingten Starrheit des proximalen Teiles der Handfläche, eine schraubige Stellung annehmen, die möglicherweise die für die Steuerfunktion, d. h. für das Aushalten des Wasserdrucks sowie den Erfolg beim Steuern, zweckmäßigste Form ist.

Andrerseits könnte in der dargestellten Verschiebung der Phalangenverknöcherungen nach einer Fingerseite die Vorbereitung eines Prozesses gesehen werden, der zur Längsspaltung der Finger führen soll. Dieser Zusammenhang mag übrigens am 5. Finger, an dem Längsspaltungen bei *Delphinapterus* und *Tursiops* beobachtet sind, tatsächlich mit bestehen (vgl. KÜKENTHAL [23], p. 305); daß er aber im übrigen für alle Finger des Braunfisches jedenfalls nicht gilt, geht aus 2 von mir beobachteten Abspaltungen am 2. Finger dieser Species hervor. An der Stelle, wo diese Spaltungen aufgetreten sind, liegen die Knochenkerne für gewöhnlich auf der ulnaren Fingerseite (vgl. Tabelle, S. 594, 595); man müßte also die Abspaltung in radialer Richtung erwarten. In der Tat aber findet sie sich auf der Seite des Fingers, auf der im Normalfall die Verknöcherungen liegen.

Der Grad der also ulnar gerichteten Abspaltung am Finger II ist in den beiden beobachteten Fällen recht verschieden. Fig. G u. H

geben den weniger entwickelten Fall wieder; hier findet sich das abgespaltene Element an beiden Flossen zwischen 4. und 5. Fingerglied. An der rechten Flosse ist es entwickelter als an der linken. Der Vergleich beider Seiten läßt deutlich erkennen, daß es aus dem 5. Fingerglied hervorgeht. Denn an der linken Flosse stellen augenscheinlich die queren Nähte 1 und 2 die ursprünglichen Begrenzungen des 5. Gliedes dar, und die Naht 3, die weder den ulnaren Rand

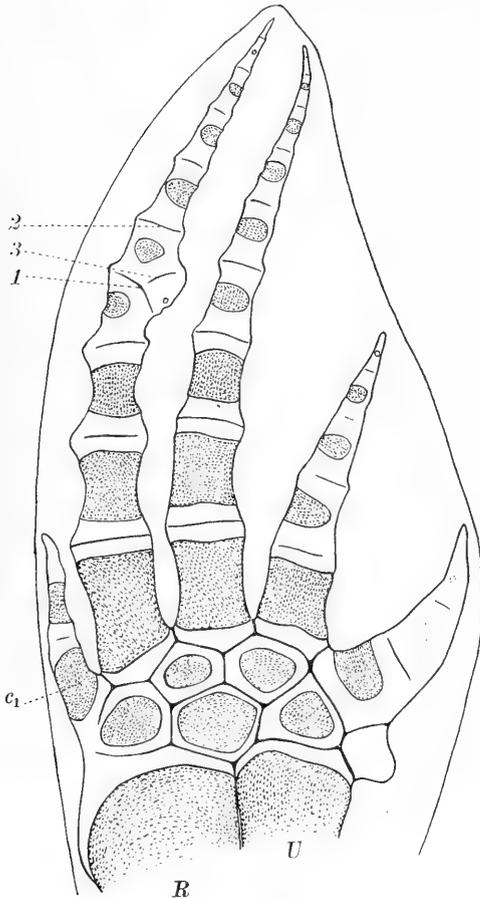


Fig. G.

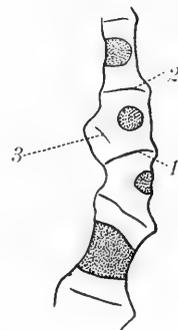


Fig. H.

Fig. G. Rechte Brustflosse einer *Phocaena communis* von 1,61 m Länge.  $c_1$ , R, U wie in Fig. A. 2:3.

Fig. H. 3.—6. Phalange des 2. Fingers der linken Brustflosse der *Phocaena communis* Fig. G. 2:3.

des Fingers noch die Naht 1 erreicht, beginnt eine ulnar gerichtete Auswachsung des 5. Gliedes abzusondern. Rechts ist Naht 1 geknickt und die Angehörigkeit des abgespaltenen Elements zu Glied 5 des Fingers weniger deutlich. Die Verknöcherungen des 4. und

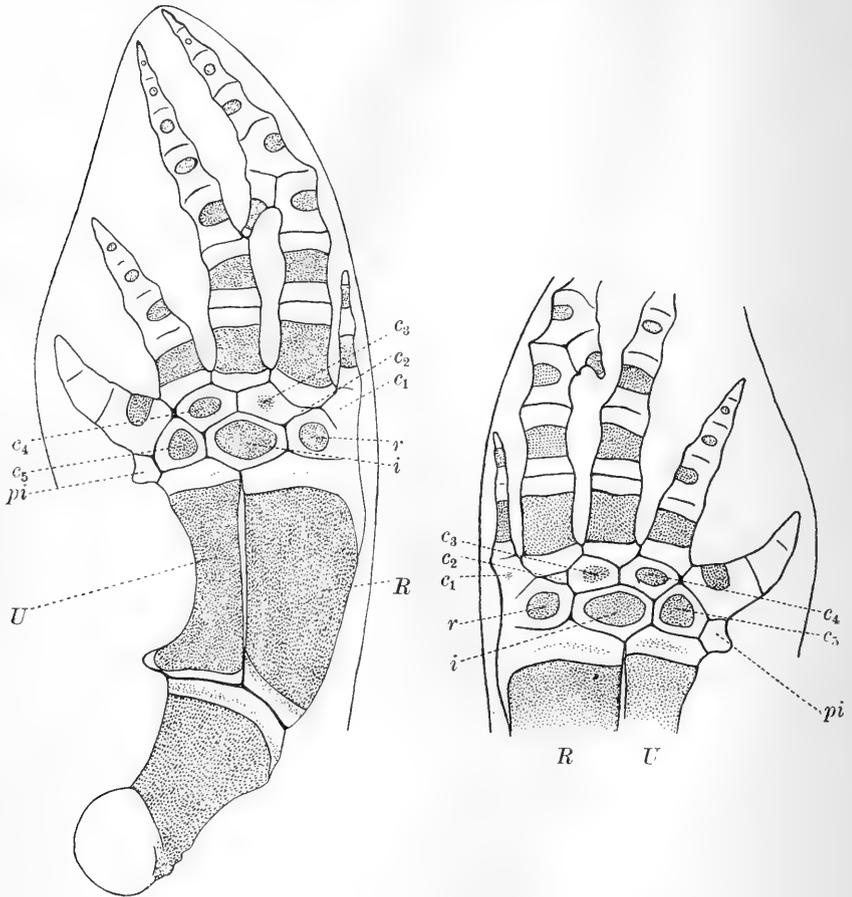


Fig. J.

Fig. K.

Fig. J linke, Fig. K rechte Brustflosse einer *Phocaena communis* von 1,15 m Länge (L = 168 mm). Zeichenerklärung wie in Fig. A u. F. 2:3.

5. Fingergliedes, normalerweise am Ulnarrande des 2. Fingers liegend, finden sich hier rechts wie links gänzlich nach der anderen Seite verschoben, was sich in der Tabelle S. 594, 595 im Fall L = 240 mm durch  $r$  und  $r_0$  als erhebliche Abweichung gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten ausdrückt. Wie eine Röntgenaufnahme zeigt, ist das ab-

gespaltene Glied völlig knorpelig, jedoch weist die rechte Flosse in Gestalt eines blutreichen kleinen Ringes die Verknöcherungsanlage auf.

Bemerkenswert ist noch, daß unter dem Einfluß der Neubildung die beiden sie einschließenden Phalangen an Länge verloren haben, so daß hier nicht die sonst allgemein geltende stetige Abnahme der Phalangenlänge in proximal-distaler Richtung zu beobachten ist; s. Tabelle S. 592, 3. Beispiel (18 12 12 13,5).

Wesentlich weiter entwickelt ist die Abspaltung am 2. Finger einer anderen *Phocaena communis* Fig. J und K.<sup>1)</sup> Sie springt weit aus dem Fingerrand hervor und ist nicht nur ulnarwärts, sondern auch proximalwärts gerichtet. Mit einem Winkel von etwas über 90° zwischen das 3. und 4. Fingerglied eingekeilt, ist sie nur von letzterem durch die Naht nicht völlig getrennt, so daß auf ihre Herkunft aus der 4. Phalange als Mutterphalange geschlossen werden kann. Die eigentümlich S-förmig geschwungene Naht zwischen 4. und 5. Phalange dürfte möglicherweise als die Andeutung einer auch hier erfolgenden ulnaren Abtrennung von Knorpelmasse aufgefaßt werden. Die Verknöcherungen der 3. und 4. Phalange zeigen die schon im 1. Fall beschriebene Verschiebung aus ihrer gesetzmäßigen Lage nach der radialen Fingerseite (s. Tabelle S. 594, Fall: L = 168 mm, r r).

Während das bisher Gesagte für die rechte wie linke Flosse gilt, findet sich ein Unterschied in der Länge des eingekeilten Gliedes derart, daß es links den 3. Finger zwischen 2. und 3. Phalange erreicht, rechts dagegen in dem Interstitium frei endet; dementsprechend hat die Verknöcherung links eine Länge von 5,4 mm, rechts von nur 3,8 mm.

Zur leichteren Auffindung solcher, in bezug auf das Studium von Neubildungen interessanter Abspaltungen von Fingergliedern sei darauf hingewiesen, daß sie durch Röntgenaufnahmen auch dann nachweisbar sind, wenn sie, wie in Fall 1, keine Verknöcherungen enthalten; denn dann deutet eben schon jene deutlich zu beobachtende Abweichung von der Gesetzmäßigkeit der Lage der Phalangenverknöcherungen klar darauf hin. Genauere Feststellungen sind dann natürlich nur an der präparierten Flosse zu machen.

#### Messungen an der Flosse und am ganzen Tier.

Die an dem zahlreichen Material von *Phocaena communis* angestellten Messungen zunächst der einzelnen Flossenteile in ihrem

1) Dieser Fall wurde bereits von BRAUN [6] kurz veröffentlicht.

Verhältnis zueinander veranlassen mich zu einigen Mitteilungen hierüber.

Im großen und ganzen vollzieht sich das Wachstum der Flosse durch proportionale Zunahme der einzelnen Teile. Jedoch machen von dieser Regel nicht nur einzelne Tiere Ausnahmen, sondern es treten auch gewisse Wachstumsunregelmäßigkeiten auf, die die ganze Species betreffen. So beträgt embryonal die Länge des Humerus ( $H$ ), gemessen von dem Mittelpunkt der Schultergelenkfläche bis zu der Stelle, an der sich Humerus, Radius und Ulna treffen, ca.  $\frac{1}{5}$  ( $\frac{19}{100}$ — $\frac{21}{100}$ ) der Flossenlänge ( $S$ ), gemessen längs Humerus, Unterarminterstitium, Basis des 3. Fingers, Flossenspitze. Nach der Geburt bis zu einer Länge des Tieres von ca. 130 cm ist die Länge des Humerus durchgehend prozentual etwas größer, nämlich  $\frac{22}{100}$ — $\frac{25}{100}$  von  $S$ , so daß in diesem Alter der Humerus  $\frac{1}{4}$  der Flossenlänge betragen kann. Nach dem eben bezeichneten Alter schwankt dann  $\frac{H}{S}$  zwischen  $\frac{19}{100}$  und  $\frac{22}{100}$ , so daß wieder das embryonale Verhältnis von ca.  $\frac{1}{5}$  erreicht wird.

Etwa umgekehrt verhält sich das Wachstum der Handflächenlänge ( $F$ ), geradlinig gemessen von der Basis des 3. Fingers bis zur Spitze der Flosse. Embryonal beträgt  $\frac{F}{S}$   $\frac{46}{100}$ — $\frac{49}{100}$ , in dem oben bezeichneten mittleren Alter nur  $\frac{41}{100}$ — $\frac{46}{100}$ , in höherem Alter wieder  $\frac{46}{100}$ — $\frac{51}{100}$ . Von der Geburt an macht sich zunächst also eine Schwächung des Wachstums von  $F$  geltend, das später jedoch wieder zunimmt.

Die Länge des Unterarmes ( $RU$ ), gemessen von dem Punkt, in dem Radius und Ulna mit dem Humerus, bis zu dem Punkt, in dem sie mit dem Intermedium zusammenstoßen, nimmt im Verhältnis zu  $S$  bei zunehmendem Alter etwas ab.  $\frac{RU}{S}$  bewegt sich dabei zwischen  $\frac{25}{100}$  und  $\frac{20}{100}$ , also zwischen  $\frac{1}{4}$  und  $\frac{1}{5}$ .

Die Länge des Carpus ( $C$ ), gemessen in Richtung der Verlängerung des Unterarminterstitiums, erfährt im Laufe des Lebens eine allmähliche, geringe prozentuale Zunahme, indem  $\frac{C}{S}$  bei Föten im allgemeinen zwischen  $\frac{8}{100}$  und  $\frac{9}{100}$  schwankt, während für Tiere nach der Geburt zunächst  $\frac{C}{S} = \frac{9}{100}$  und in höherem Alter  $= \frac{10}{100}$  die Regel bildet.

Bezüglich der größten Breite der Flossen ( $B$ ) konnte festgestellt werden, daß die Flossen mit zunehmendem Alter die Neigung zeigen, etwas schlanker zu werden.  $\frac{S}{B}$  bewegt sich dabei zwischen 2,65 und 3,14. Daß ganz junge Föten eine auffallend breite Flosse besitzen, ist bekannt und ordnet sich hier unter.

Im Einklang mit der Tatsache, daß der 1. Finger des Braunschweiger rudimentär erscheint, steht seine von Fall zu Fall wechselnde Länge ( $I$ ). Der verhältnismäßig größte 1. Finger wurde an einem Fötus von 76 cm Länge gefunden; hier war  $\frac{S}{I} = 4,47$ . Den verhältnismäßig kleinsten 1. Finger wies ein junges Tier von 99 cm Länge auf;  $\frac{S}{I}$  betrug 8,83. Verhältnismäßig ist also im 1. Fall der 1. Finger etwa doppelt so lang wie im zweiten und das bei Tieren, deren Größe sich nur wenig unterscheidet.

Auf Grund von Messungen am ganzen Tier, die im hiesigen Zoologischen Museum ausgeführt wurden, konnte ich eine Vermutung KÜKENTHAL'S ([23] p. 232, 233) nachprüfen, die besagt, daß bei den Männchen von *Phocaena communis* die Schwanzflosse (das Lokomotionsorgan) größer sei als bei den Weibchen, bei diesen aber dafür die Brustflosse (das Steuerorgan) entwickelter als bei jenen. Jedoch spricht KÜKENTHAL selbst schon die Ansicht aus, daß diese Mutmaßung, die nur auf wenig Material gestützt war, weiterer Messungen bedürfe.

Mir standen nun Messungen von 35 Exemplaren (16 ♂♂ und 19 ♀♀) zu Gebote; unter den männlichen Tieren waren 4 Föten mit Längen von 59 bis 74 cm; die Länge des größten erwachsenen Männchens betrug 149 cm. Die Längen der 19 Weibchen lagen zwischen 107 und 182 cm.

Nun sei das Verhältnis der Länge des Tieres zur Größe der Schwanzflosse (Distanz der Schwanzflossenspitzen)  $V_1$ , zur Größe der Brustflossen (Vorderrand der Brustflossen)  $V_2$ . Es ergab sich im Durchschnitt:

♂ Föten	$V_1 = 4,045$
♂ Erwachsene	$V_1 = 4,081$
♀ „	$V_1 = 4,154$

Diese Zahlen unterscheiden sich voneinander (im Gegensatz zu den KÜKENTHAL'schen) so wenig, daß von einer verschiedenen Aus-

bildung in den beiden Geschlechtern nicht gesprochen werden kann. Andererseits ergab sich im Durchschnitt:

♂ Föten	$V_2 = 4,285$
♂ Erwachsene	$V_2 = 5,919$
♀ „	$V_2 = 5,940$

Die recht bedeutende Verschiedenheit der beiden ersten Verhältnisse sagt aus, daß bei Föten des oben angegebenen Alters die Brustflosse verhältnismäßig länger ist als bei Erwachsenen, daß also postembryonal der Leib des Tieres schneller wächst als die Brustflosse. Für erwachsene Männchen und Weibchen aber ist, anders als bei KÜKENTHAL,  $V_2$  fast gleich, so daß wiederum der Schluß auf eine völlig gleichartige Ausbildung hier des Steuerorgans beider Geschlechter erlaubt ist.

### Muskeln der Brustflosse.

Anhangsweise möchte ich anführen, daß ich, die Schultermuskulatur abgerechnet, nur einmal einen Muskel und zwar am Unterarm auf der ventralen Seite der Flosse angetroffen habe. Er war äußerst rudimentär, jedoch wurden quergestreifte Muskelfasern nachgewiesen. Er entsprang mit einem sehr schwächtigen Muskelbauch von der Ventralseite des Olecranon ulnae, zog unter dem das Interstitium zwischen Radius und Ulna aufsuchenden Nerv in Richtung auf das distale Ende dieses Interstitiums, mehr und mehr sehnig werdend, hindurch und endete in den die Ulna bedeckenden Bandmassen in einiger Entfernung vom Carpus. Vergleiche dazu STERLING [32].

Für die drei noch zu besprechenden Zahnwalarten, *Tursiops tursio*, *Globiocephalus melas* und *Delphinapterus leucas* stand mir nur wenig, aber durchweg gut konserviertes Material zur Verfügung.

## II. *Tursiops tursio* FABRICIUS. Großer Tümmler.

Untersucht wurden die Flossenpaare zweier verschieden großer Tiere. Die Längen der Flossen (L, s. S. 582) betragen 22,5 und 40 cm.

### Carpus.

Die Handwurzel dieser Species besteht nach VAN BENEDEN u. GERVAIS [5] aus 5 Elementen; SYMINGTON [38] beschreibt deren 6, die mit Ausnahme des knorpligen Pisiforme verknöchert sind (Flosse

45 cm lang). Jedoch haben andere Autoren auch noch andere Handwurzelteile beobachtet, die auch meine beiden Exemplare aufweisen (Fig. L).

Die Anordnung der Carpalelemente hat große Ähnlichkeit mit der bei *Phocaena communis*.  $r$  und  $i$  können nur als Radiale und Intermedium gedeutet werden. Das in Fig. L mit  $u$  bezeichnete Element wird zuerst von VAN BAMBEKE [3] als 2. Ulnare angegeben und abgebildet. WEBER [44] und LÉBOUCQ [25] sprechen es als das Ulnare an. Dieser Auffassung schließe ich mich an, gerade auch im Hinblick auf das ganz ähnlich liegende Ulnare von *Phocaena communis*. Während  $u$  auf den dorsalen Flächen der 4 von mir untersuchten Flossen von seiner Umgebung deutlich gesondert ist, ist auf den ventralen Seiten keine Spur mehr von ihm zu entdecken; jedoch zeigt das Intermedium eine  $u$  entsprechende, ulnar gerichtete, knorpelige Verlängerung. Das Ulnare ist also scheinbar in Verschmelzung mit dem Intermedium begriffen.

Über die Deutung des Mesocarpus äußert sich nur WEBER [44]; er glaubt, daß am ehesten (s. Fig. L) 1 ein  $c_2 + c_3$ , 2 ein  $c_4$  und 3 ein  $c_5$  sei. Gegen diese Ansicht vermag ich nichts auszusagen; jedoch ist es auch denkbar, daß eins der Carpalien II—V überhaupt unterdrückt ist, wie im allgemeinen bei *Phocaena*. Jedenfalls haben wir hier 3 gut entwickelte Carpalien vor uns, deren sichere Deutung aber noch der gelegentlichen Auffindung von 4 an Stelle der 3 Carpalien bedarf.

Sodann wird von VAN BAMBEKE, ALBRECHT, WEBER und LÉBOUCQ jener Carpalabschnitt besprochen, der in Fig. L mit  $pp$  bezeichnet ist. VAN BAMBEKE [3] fand dieses  $pp$  in einem Falle von  $r$  völlig getrennt; hier spricht er von 2 Radialien; ein anderer Fall bot ihm etwa die Ansicht wie Fig. L. ALBRECHT [1] deutet  $pp$  als „Rest des digitus scaphularis“. WEBER [44] fand in 2 Fällen das knöcherne  $pp$  mit dem knöchernen  $r$  verwachsen, jedoch so, daß daraus ihre frühere Selbständigkeit hervorging. Dieses  $pp$  kann nach WEBER entweder als „starkentwickelte tuberositas navicularis carpi“ oder als „grosses Carpale proximale des Praepollex (BARDELEBEN)“ aufgefaßt werden. LÉBOUCQ ([25], p. 593) äußert sich bei Besprechung des Elementes  $pp$ : „Je me rallie à l'interprétation de cette pièce osseuse comme carpien proximal d'un rayon en avant du pouce (Praepollex de BARDELEBEN)“.

Bei den 4 mir zur Verfügung stehenden Flossen ist  $pp$  völlig knorpelig und mit  $r$  verschmolzen (Fig. L). Über den Verbleib des

Carpale I vermag ich nichts zu sagen; vielleicht ließe es sich bei so ausreichendem Material, wie es mir bei *Phocaena* vorlag, mit der gleichen Sicherheit wie dort nachweisen. Mit dem Auffinden von  $c_1$  würde dann auch ein Licht auf  $pp$  fallen; denn es ist ja vorläufig nicht ausgeschlossen, daß  $pp$  ein  $c_1$  ist. Allerdings ist die Wahrscheinlichkeit hierfür sehr gering, da  $pp$  in seinen Lagebeziehungen zum übrigen Skelet eine sehr auffallende Ähnlichkeit mit dem  $pp$  von *Phocaena* aufweist; dieses aber wurde als von  $c_1$  verschieden erwiesen und als Praepollex bestimmt.

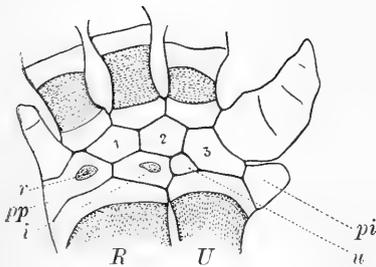


Fig. L.

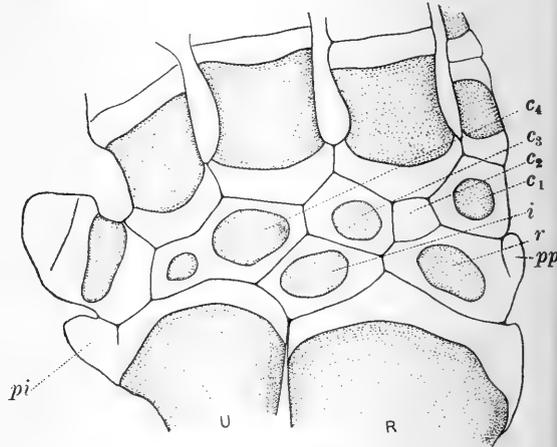


Fig. M.

Fig. L. Rechter Carpus von *Tursiops tursio* (L = 22,5 cm) 1—3 s. Text; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. A. 1:2.

Fig. M. Linker Carpus von *Globiocephalus melas* (L = 83,5 cm). Zeichenklärung wie in Fig. A u. F. 1:3.

Carpalverknöcherungen finden sich bei dem jüngeren *Tursiops* nur im Intermedium und Radiale (Fig. L), beim älteren außerdem in den 3 Carpalien (1, 2, 3). Das in den 4 Flossen gut entwickelte Pisiforme  $pi$ ,  $u$  und  $pp$  sind bei beiden Exemplaren völlig unverknöchert. WEBER [44] bespricht ein knöchernes Pisiforme und bildet es ab.

### Metacarpalien und Phalangen.

In der Literatur fand ich folgende Phalangenanzahlangaben über *Tursiops tursio*, wenn ich überall, wo die Metacarpalien nicht mitgezählt waren, die Zahl um 1 erhöhe:

	I	II	III	IV	V
VAN BAMBEKE [3]	1	8	6	3	1
OWEN (aus WEBER [43])	2	8	6	3	2
VAN BENEDEEN, GERVAIS [5]	1	8	7	3	2
FISCHER [15]	2	8	6	3	1
SYMINGTON [38]	1	10	7	4	4

Als Anzahl der Verknöcherungen der einzelnen Finger gibt

SYMINGTON an:	1	8	6	3	1
---------------	---	---	---	---	---

Meine Zählungen, bei denen die Metacarpalien mitgerechnet sind, sind in der folgenden kleinen Tabelle zusammengestellt (Zeichen-erklärung s. S. 589):

Phalangenanzahl der Finger					Länge der Flosse L (in cm)	Zahl der Knochenkerne in den Fingern					im Carpus
I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V	
2	:10	:8	:4	4	22,5	0	7	5	3	0	2
1	:10	8	4	4	40	1	8	7	3	2	5

Aus dem Vergleich der mitgeteilten Zahlen ergibt sich, daß die 4 zuerst genannten Autoren augenscheinlich nur die Anzahl der Verknöcherungen berücksichtigt haben. SYMINGTON'S Angaben dagegen, die sich auf eine Flosse von 45 cm Länge beziehen, stimmen mit meinen Zahlen im wesentlichen überein. Jedenfalls kann, solange nicht mehr genaue Beobachtungen vorliegen, aus den Unterschieden nicht mit Sicherheit auf eine Abnahme der Phalangenanzahl im Laufe des Lebens geschlossen werden, obwohl sie wahrscheinlich auch bei dieser Species stattfindet.

### III. *Globiocephalus melas* TRAILL. Grindwal.

Nur 1 Flossenpaar dieser Species lag vor. Die Flossenlänge L (s. S. 582) betrug 83,5 cm.

#### Carpus.

Angaben und Abbildungen der Handwurzel finden sich bei WEBER, KÜKENTHAL, LÉBOUCQ und TURNER. Die in Fig. M mit  $i$ ,  $r$ ,  $c_1$  bezeichneten Elemente sind von allen Autoren als Intermedium, Radiale und Carpale I angesprochen worden, welcher Ansicht ich mich anschließe.  $c_2$  Fig. M deute ich als Carpale II; WEBER [44]

und KÜKENTHAL [18] glaubten allerdings in einem genau entsprechend gelegenen Element ein Centrale zu erblicken. Diese Ansicht aber wurde meines Erachtens durch LÉBOUCQ [25] widerlegt, der außer diesem dem Metacarpale II anliegenden Element ( $c_2$ ) noch ein mit dem Radiale in Verschmelzung begriffenes, an Intermedium und Radius grenzendes Centrale nachwies. TURNER [42] bespricht ebenfalls ein Centrale; jedoch scheint es nach der von ihm gegebenen Abbildung, die augenscheinlich nach schlecht konserviertem Material angefertigt wurde, die Lage des von LÉBOUCQ beschriebenen und abgebildeten Carpale II zu haben und also meiner Meinung nach ein solches zu sein.

In der Erklärung von  $c_3$  Fig. M als Carpale III stimme ich LÉBOUCQ bei. Ulnarwärts von  $c_3$  und  $i$  liegt nun ein großes, die Metacarpalien III—V tragendes Element, das durch seine beiden Knochenkerne und durch die Knickung des Umrisses bekundet, daß jedenfalls 2 Handwurzelstücke darin zu suchen sind. KÜKENTHAL und LÉBOUCQ fanden sie bei Föten noch völlig getrennt. Letzterer deutete das radiale Stück als Carpale IV, das ulnare als Ulnare; danach müßte  $c_3$  unterdrückt sein. Ebensogut aber könnte, wie bei *Phocaena comm.* und *Tursiops tursio*, das Ulnare geschwunden sein, so daß dann das Doppelement dem Carpale IV u. V entspräche; jedenfalls wird man den radialen Abschnitt als Carpale IV anzusehen haben, obwohl zuzugeben ist, daß darin immer noch außer  $c_4$  auch ein  $u$  enthalten sein kann. Daß aber nicht nur die Knorpel-massen der Teile des Doppelements, sondern auch die Knochenkerne verschmelzen können, beweist die von TURNER [42] p. 708 gegebene Abbildung.

Das Pisiforme ( $pi$ , Fig. M) ist in breiter Ausdehnung mit der Ulnaepiphyse verwachsen, ähnlich wie das LÉBOUCQ für den Fötus abbildet. Eine der von KÜKENTHAL für Föten gegebenen Abbildungen zeigt  $pi$  von den übrigen Skeletteilen völlig getrennt.

Am radialen Rande des Carpus findet sich, dem Radiale auf-sitzend und teilweise mit ihm verwachsen, eine knorpelige Hervor-ragung ( $pp$ , Fig. M). Ein ebenso liegendes, vom Radiale allerdings vollkommen gesondertes Element zeigen die beiden KÜKENTHAL'schen Abbildungen von Föten. KÜKENTHAL sagt [18] p. 646: „Bei sämtlichen *Globiocephalus*-Embryonen zeigt sich ferner, dem Radiale auf-sitzend, ein rundliches, kleines Knorpelstück, der Praepollex (BARDELEBEN). Auch bei den grössten Händen von 58 und 64 mm Länge ist er noch deutlich ausgeprägt.“ Es ergibt sich also, daß der Prae-

pollex, denn als solchen fasse ich *pp* mit KÜKENTHAL auf, auch noch beim erwachsenen Grindwal gut nachweisbar ist. — An dieser Stelle ist die von LEBOUCC abgebildete, als „nodule préradial“ bezeichnete und dem hier besprochenen Praepollex entsprechende Bildung zu vergleichen.

In beiden Handwurzeln von *Globiocephalus melas* sind, wie es Fig. M darstellt, 6 Verknöcherungen vorhanden. Die gleiche Anzahl wird schon von VAN BENEDEN und GERVAIS [5] angegeben.

### Metacarpalien und Phalangen.

Die Phalangen-zählung ergab unter Mitrechnung der Metacarpalien folgende Werte (Zeichenerklärung s. S. 589):

Phalangenanzahl der Finger					Zahl der Knochenkerne in den Fingern				
I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
1	15	10	4	2	3	13	9	3	1

Zum Vergleich seien aus der Literatur Phalangenangaben herangezogen; überall wo die Metacarpalien nicht mitgezählt waren, erhöhte ich die Ziffer um eins.

	I	II	III	IV	V	
CUVIER, G. [12]	4	12	9	2	1	
RAPP [29]	5	13	10	3	2	
VAN BENEDEN } [5]	4	14	9	3	2	
GERVAIS						
FISCHER [15]	5	11	9	3	2	
	4	12	9	2	1	
	4	12	9	4	1	
RYDER [31]	2	10	9	5	4	Fötus von ca. 4,5 cm direkter Länge
WEBER (aus KÜK.)	4	14	11	3	1	
KÜKENTHAL [18]	5	13	10	4	3	Föten von 7,6—37 cm Länge
	4	13	10	4	3	
	3	16	10	4	3	
	4	16	10	4	3	
	3	17	11	4	3	
	4	16 (17)	12	4 (5)	3	
	4	16 (17)	11	3	2	
	4	16 (17)	10 (11)	3	2	

LEBOUCQ [25]	2 (3)	14	9	3	2	Fötus
TURNER [42]	3	13	9	3	2	

Die bei RAPP und FISCHER hohen Phalangenzahlen des 1. Fingers (5) bei Erwachsenen erklären sich wahrscheinlich daraus, daß in ihnen  $c_1$  mitgezählt ist. Sehr auffallend ist, daß für Embryonen KÜKENTHAL durchweg größere Zahlen für Finger I—III, kleinere dagegen für Finger IV und V angibt als RYDER, dessen Fötus der kleinste der Tabelle ist. Es scheint, als ob es sich bei dem RYDER'schen Embryo nicht um einen Grindwal gehandelt hat. Zeichnung und Phalangenzahlen deuten vielmehr auf *Tursiops* hin. In betreff des Fingers II ist meine Angabe um mindestens 1 höher, als sie es sonst für erwachsene Tiere ist, jedoch bleibt sie ja noch um 1—2 Phalangen hinter den von KÜKENTHAL für Föten gegebenen Zahlen zurück, so daß das Gesetz der postembryonalen Phalangenreduktion bestätigt bleibt.

Wie außerordentlich lang Finger II und III, wie kurz I, IV und besonders V ist, geht aus den Längen der Finger der hier beschriebenen Grindwalflosse hervor (gemessen in cm längs der Fingerachse):

I	II	III	IV	V
11,2	60,1	42,8	12,5	6,3

#### IV. *Delphinapterus (Beluga) leucas* PALLAS. Weißwal.

Der in der Ostsee bei Memel am 25. Februar 1908 gefangene Weißwal von 4,12 m Länge lieferte das Material nachfolgender Mitteilungen.

#### Carpus.

Die Handwurzeln der linken und rechten Flosse weisen teilweise verschiedene Verhältnisse auf. Links finden sich 10 Bestandteile, wovon allerdings 2 im Beginn der Verschmelzung sind, rechts nur 9. Die Zehnzahl wird sonst nur von KÜKENTHAL <sup>1)</sup> [18. 22] beschrieben und abgebildet und zwar für Föten, die Neunzahl dagegen von LEBOUCC [25] für 3 Föten und von STRUTHERS [37] für Erwachsene.

Die Deutung der Carpalelemente der mir vorliegenden Flossen unterliegt kaum einem Zweifel und bestätigt die Befunde der zitierten Autoren. Es ist (man vgl. zunächst Fig. N) *i* das Intermedium,

1) Dazu kommt noch bisweilen ein 2., ja ein 3. Centrale.

$r$  das Radiale,  $u$  das Ulnare,  $c_1-c_5$  das Carpale I—V,  $c$  das Centrale und  $pi$  das Pisiforme.

An der linken Flosse ist also  $c_5$  im Begriff, mit  $u$  zu verschmelzen.

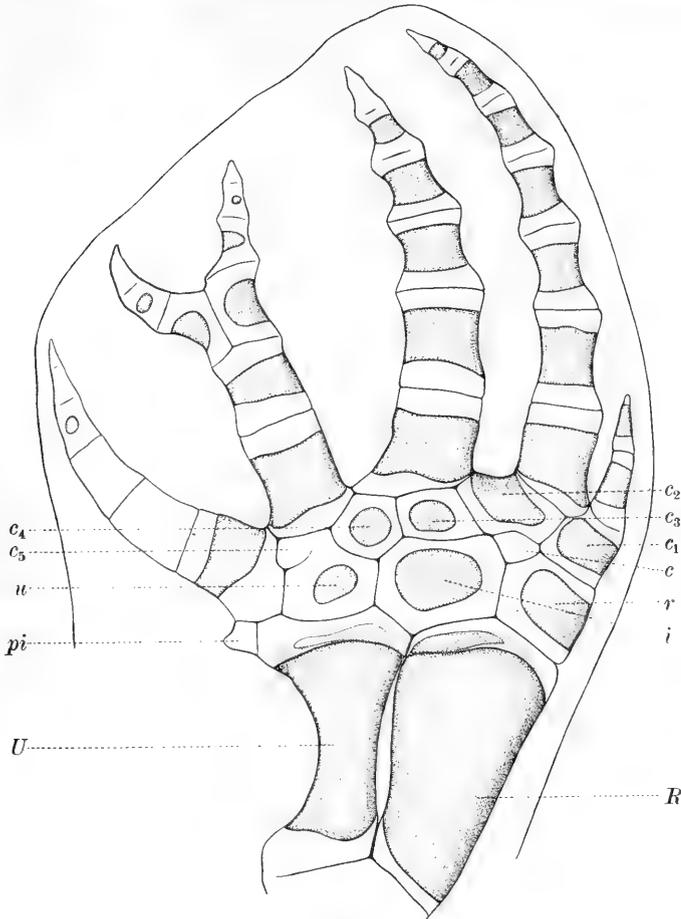


Fig. N.

Linke Brustflosse eines *Delphinapterus leucas* von 4,12 m Länge.  $c$  Centrale, die übrige Zeichenerklärung wie in Fig. A u. F. 1:3.

Dies ist einer der 3 Fälle, die KÜKENTHAL als Verschmelzungsmöglichkeit für  $c_5$  nachgewiesen hat:

- $c_5$  verschmilzt mit  $u$ ,
- $c_5$  verschmilzt teils mit  $u$ , teils mit  $c_4$ ,
- $c_5$  verschmilzt mit  $c_4$  (Hamatum).

Ein Blick auf die rechte Flosse des Weißwales (Fig. O) zeigt entsprechend der Stelle, wo links das mit  $u$  verschmelzende  $c_5$  liegt, eine bedeutende, proximal gerichtete, knorpelige Hervorragung der Knorpel-epiphyse des Metacarpale IV. Man dürfte daher diesem Fortsatz den Wert eines mit dem Metacarpale IV völlig verwachsenen  $c_5$  zuschreiben, wodurch ein 4. Modus des Verbleibs von  $c_5$  aufgefunden ist. Es zeigt sich hier also, daß sogar an den Flossen eines und desselben Tieres die Art der Verschmelzung von  $c_5$  verschieden sein kann.

Das völlig von Carpusteilen umgebene Centrale, an beiden Flossen gut entwickelt, ist rechts größer als links; dem entspricht es, daß es rechts eine Verbindung mit  $c_3$  gewinnt, die links nicht besteht.

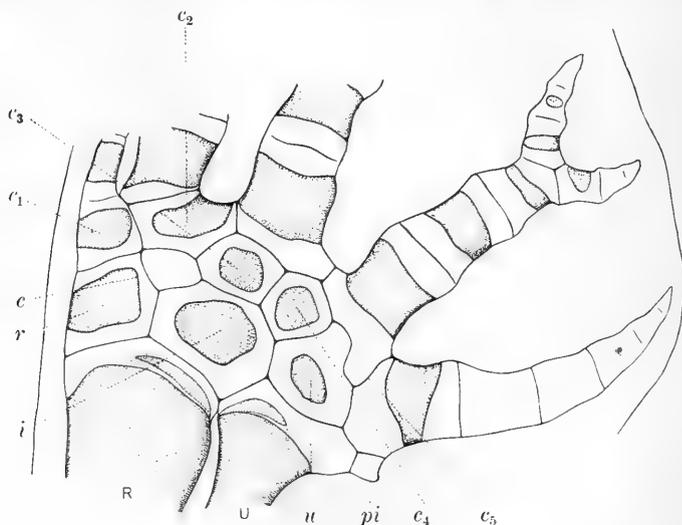


Fig. O.

Rechte Brustflosse des *Delphinapterus leucas* der Fig. N. 1:3.

Die in beiden Handwurzeln vorhandenen 7 verknöcherten Elemente:  $i$ ,  $r$ ,  $u$ ,  $c_1-c_4$  werden schon von MALM [27], allerdings mit anderer Deutung, abgebildet.

Das Metacarpale V ( $m_5$ ) sitzt rechts wie links mit einer deutlichen Facette der Ulna auf, wie dies auch LÉBOUCQ für 3 Embryonen abbildet, die allerdings eines gesonderten  $c_5$  entbehren. Die KÜKENTHAL'schen Embryonenbilder jedoch zeigen  $m_5$  und  $U$  durch das noch normal gelegene  $c_5$  völlig getrennt; aber auch bei den Flossen erwachsener Weißwale, die STRUTHERS abbildet und die

kein gesondertes  $c_5$  enthalten, sind  $m_5$  und  $U$  ohne direkten Zusammenhang. Diese auffälligen Verschiedenheiten erklären sich ohne Zweifel aus der großen Variabilität der nach KÜKENTHAL'S Ansicht durch die Sonderausbildung des 5. Fingers veranlaßten Verdrängung und Verschmelzung von  $c_5$ .

### Metacarpalien und Phalangen.

Über die auffälligste Erscheinung an dem Fingerskelet des vorliegenden Weißwales, die gabelartige Spaltung des 4. Fingers beider Flossen, wurde schon 1908 von BRAUN [7] kurz berichtet. Die Figg. N und O stellen die Eigenartigkeit der hier aufgetretenen Neubildung dar. Durch die Ausbildung einer so breiten, abgerundeten Flosse, wie sie der Weißwal besitzt, geschah es, daß die große, zwischen dem 3. und 5. Finger gelegene Fläche der Flosse durch den einfachen Finger IV eine zu geringe Stütze erfuhr. Dem Bedürfnis nach besserer Versteifung kommt die Gabelung des 4. Fingers aufs beste nach. Der sich von der Spitze des 2. zu der des 5. Fingers erstreckende ulnare Handflächensaum wird nun in ziemlich gleich weiten Abständen durch 5 Fingerspitzen unterstützt, gleich als ob ein Finger hinzugetreten wäre.

Der Aufbau der Gabel ist rechts und links verschieden. Während rechts das 3. Fingerglied noch ungeteilt ist, besteht es links aus 2 nebeneinander liegenden Stücken, die durch eine in Richtung der Fingerachse verlaufende Naht getrennt sind. Sodann haben die beiden Teile, die der 4. Phalange entsprechen, rechts noch eine kurze, axial liegende, gemeinsame Facette, links dagegen liegt jeder für sich in seinem Gabelast. Dieser verschiedenen Anordnung entspricht es, daß links die Gabeläste etwas stärker und ausladender sind als rechts. Die genauen, geradlinig genommenen Maße des 4. Fingers sind in cm:

	rechts	links
Basis des Fingers bis zum Grunde des inneren Gabelkonturs	11,2	10,6
Basis des Fingers bis zur radialen Gabelspitze	14,5	15,1
Basis des Fingers bis zur ulnaren Gabelspitze	13,7	13,6
Abstand der Gabelspitzen	4,9	5,7

Hierzu mögen für die rechte Flosse die axial gemessenen Längen der anderen Finger (in cm) genannt sein:

I	II	III	V
5,3	20,9	17,9	14,5

Die Phalangen-zählung des Flossenpaares ergab (Metacarpalien mitgerechnet, Zeichenerklärung s. S. 589):

	Phalangenanzahl der Finger					Zahl der Knochenkerne in den Fingern				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
rechts	2	$\overline{7}$	$\overline{6}$	$\overline{3}$ 3 ↙ ↘ 3	6	2	7	5	2 1 ↙ ↘ 3	2
links	2	$\overline{7}$	$\overline{6}$	4 $\overline{3}$ ↙ ↘ 2	6	2	7	5	3 2 ↙ ↘ 2	2

Die Literatur lieferte folgende Angaben (ich zähle die Metacarpalien, wo sie unberücksichtigt blieben, zu und rechne  $c_{11}$ , wo es wie bei LEBOUCC mit aufgenommen war, ab):

	I	II	III	IV	V	
VAN BAMBEKE [2]	3	7	5	4	2	
LILLJEBORG [26]	2	6	5	4	4	
MALM [27]	3	6(+1?)	6	4(+1?)	4	
KÜKENTHAL [19]	$\left\{ \begin{array}{l} 3 \\ 2 \\ 2 \end{array} \right.$	9	7	6	6	} Föten
		8	6	6	5	
		8	6	5	5	
LEBOUCC [25]	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \\ 2 \\ 2 \end{array} \right.$	7	5	4	3	} Föten
		9	7	6	6	
		9	7	6	6	
STRUTHERS [37]	$\left\{ \begin{array}{l} 2 \\ 2 \end{array} \right.$	6	5	4	3	
		6	5	4	4	

Die Zahlen LEBOUCC's, der die Flossen genau abbildet, würden nach meiner Zählweise lauten:

2	$\overline{\overline{7}}$	$\overline{6}$	$\overline{5}$	$\overline{5}$
2	$\overline{8}$	7	6	6
2	$\overline{7}$	6	5	5

Die Angaben der älteren Autoren beziehen sich wohl ausschließlich nur auf die Verknöcherungen, daher die niedrigen Zahlen. STRUTHERS gibt ausdrücklich an, daß er die „bones“ gezählt hat. Auffällig ist mir daher nur die KÜKENTHAL'sche Angabe für Erwachsene, die bei Finger III eine, bei IV zwei, bei V drei Phalangen

weniger anzeigt als die meinige, bei der der 4. Finger doch wohl als sechspalangig anzusprechen ist. Die Phalangenreduktion bezieht sich daher nach meiner Meinung beim Weißwal nur auf Finger I—III, wobei noch zu bemerken ist, daß der Unterschied zwischen der höchsten beobachteten Phalangenzahl des Fingers III beim Fötus (7) und der von mir beim Erwachsenen konstatierten ( $\bar{6}$ ) durch das bloße Resorbiertwerden der letzten Phalangennaht erklärt wird, ohne daß ein Rudimentärwerden der 7. Phalange stattfindet.

### B. Bartenwale.

Bevor ich in die Besprechung der Bartenwalfflossen eingehe, mache ich darauf aufmerksam, daß ich die vier bei Bartenwalen vorhandenen Finger überall mit den Nummern II—V belegen werde, weil ich, wie beim Seiwal begründet werden soll, der Ansicht bin, daß der Finger I ausgefallen ist. Dennoch spreche ich von den 3 Fingerinterstitien als dem 1., 2., 3. Interstitium.

#### V. *Megaptera nodosa* BONNATERRE. Knölwal.

(*Meg. boops* Auct. et Catal. (nec. L.))

Die beiden mir zur Verfügung stehenden Knölwalföten sind die kleinsten bisher untersuchten Exemplare dieser Art. Ihre Maße sind in cm:

Direkte Körperlänge	7,4	34
Länge über den Rücken gemessen	13,1	43

#### Carpus.

Ich gehe zunächst auf die rechte Handwurzel des jüngeren Fötus ein, die mit ihren 8 völlig gesonderten Elementen den reichhaltigsten bisher bekannt gewordenen Knölwalcarpus darstellt (Fig. P);  $r$ ,  $i$ ,  $u$  und  $pi$  dürften sich darin nach ihrer Lagebeziehung zu Radius und Ulna und zueinander wohl nur als Radiale, Intermedium, Ulnare und Pisiforme deuten lassen. Ebenso sicher erscheint die Deutung der in der Figur mit  $c_4$  und  $c_5$  bezeichneten Elemente als Carpale IV und V, da jedes von ihnen den entsprechenden Finger fast allein trägt. Die beiden noch übrig bleibenden Carpalelemente  $a$  und  $b$  lassen sich vorläufig nicht einwandfrei bestimmen. Entweder entspricht  $b$ , das breit den Metacarpalien II und III anliegt, einem  $c_2 + c_3$  und dann  $a$  dem Carpale des ausgefallenen 1. Fingers  $c_1$ .

oder aber  $a$  ist ein  $c_2$ ,  $b$  ein  $c_3$ . Im letzteren Falle hätte dann das auffallend tief in den Carpus eingreifende Metacarpale II das zu ihm gehörige  $c_2$  radialwärts verdrängt.

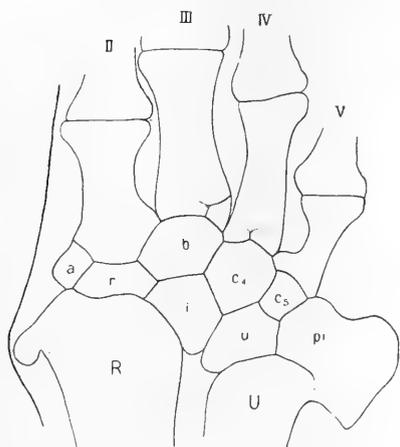


Fig. P.

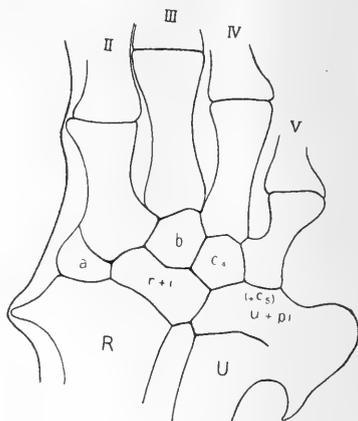


Fig. Q.

Fig. P. Rechter Carpus eines Fötus von *Megaptera nodosa* von 7,4 cm direkter Länge. (Ganze Hand s. Fig. T.)  $a$ ,  $b$  s. Text, die übrige Zeichenklärung wie in Fig. A. 10:1.

Fig. Q. Linker Carpus eines Fötus von *Megaptera nodosa* von 34 cm direkter Länge. Bezeichnungen wie in Fig. P. 2,3:1.

Die linke Flosse desselben Fötus zeigt bereits eine Verminderung der Handwurzelelemente um eins, indem  $u$  und  $c_5$  verschmolzen sind, d. h. es fehlt die an der rechten Flosse zwischen ihnen befindliche Naht; die schwach sanduhrförmige Gestalt ist erhalten geblieben und deutet für sich schon auf die Doppelnatur dieses Elements hin.

Der Carpus des größeren Embryos weist rechts und links keine nennenswerten Unterschiede auf, wohl aber solche zu der Handwurzel des jüngeren Tieres. Es finden sich nur 5 Carpalelemente (Fig. Q), deren Identifizierung mit den eben beschriebenen 8 jedoch leicht möglich ist. Die Form des großen, dem Radius anliegenden Elements mit dem an seinem distalen Rand einspringenden Winkel verrät, daß es sich hier um ein Verschmelzungsprodukt zweier Stücke handelt, die nur  $r$  und  $i$  sein können (vgl. die Figg. P u. Q).

In dem mächtigen, das distale Ulnaende umfassenden, mit ihm am Ulnarrande verwachsenen Carpalabschnitt haben wir entweder die Summe dreier Teile ( $u + c_5 + pi$ ) zu erblicken oder nur  $u + pi$ ,

falls in dieser Flosse  $c_5$  überhaupt nicht zur Anlage gekommen ist. Letztere Ansicht findet darin eine Stütze, daß in dieser Flosse das Metacarpale V viel tiefer in den Carpus einspringt als bei der jüngeren Flosse, die ein  $c_5$  aufweist.

Die 3 Elemente  $a$ ,  $b$  und  $c_4$  entsprechen fraglos den in Fig. P gleichbezeichneten Teilen und erfahren deren Deutung. Man beachte die unterschiedliche Größe der Elemente  $a$  beider Föten im Vergleich zu den zugehörigen  $r$  und  $i$ .

In der Literatur finden sich hier interessierende Mitteilungen bei ESCHRICHT [14], STRUTHERS [35 und 36] und KÜKENTHAL [23]. ESCHRICHT, der auf eine Deutung der Carpalelemente nicht eingeht, bildet an einem Fötus deren 6 ab, sagt aber selbst in der Tafelerklärung, daß ihre Grenzen nicht ganz richtig angegeben sind; es scheint aber eine Verschmelzung der von mir mit  $a$  und  $r$  bezeichneten Stücke vorzuliegen. STRUTHERS gibt in der ersten Arbeit von einer ca. 3,5 m langen Flosse eines erwachsenen Knörlwales Abbildung und Deutung; letztere wird durch die zweite Arbeit entschieden berichtigt, obwohl sie hier unvollständig bleibt; Intermedium und Ulnare bilden ein einheitliches, seine Herkunft aber durch seine Form verratendes Skeletstück. KÜKENTHAL bespricht an Hand von Abbildungen die Handwurzeln zweier Embryonen von 51 und 72 cm Länge. Seine Deutung weicht von der meinen ab, indem er das bei mir mit  $r$  bezeichnete Element als Centrale, das mit  $a$  bezeichnete als Radiale ansieht; ich bemerke dazu, daß mir die eben gegebene Identifizierung der von ihm und mir beobachteten Handwurzelteile einwandfrei erscheint, zumal es sich auch bei KÜKENTHAL um Föten handelt. Ich konnte mich aber angesichts der in Fig. P und Q dargestellten Verhältnisse nicht zu der Deutung KÜKENTHAL'S entschließen. Bei den von ihm untersuchten Embryonen war  $u$  und  $pi$  völlig verschmolzen und in dem jüngeren Stadium außerdem  $a$  und  $r$  (nach meinen Bezeichnungen).

Betrachten wir alle angegebenen Verschmelzungen, so sehen wir, wie außerordentlich mannigfach sie erfolgen können. Ausgedrückt durch die von mir benutzten Bezeichnungen wurden beobachtet Verschmelzungen von

- $a$  und  $r$  (KÜKENTHAL)
- $r$  „  $i$
- $i$  „  $u$  (STRUTHERS)
- $u$  „  $c_5$
- $u$  „  $pi$  (KÜKENTHAL)

Die Handwurzelelemente beider untersuchten Föten wiesen noch keinerlei Verknöcherungen auf.

### Metacarpalien und Phalangen.

An beiden Flossen des Embryos von 7,4 cm direkter Länge wurde eine Beobachtung gemacht, die nach meiner Kenntnis ohne Analogon dasteht. Sie betrifft die Basen der Metacarpalien. Bei Betrachtung des aufgehellten Objektes unter dem Mikroskop zeigte sich das in Fig. P dargestellte Verhalten der Basen der Metacarpalien III und IV. Die ulnare Ecke der Basis des Metacarpale III erscheint durch eine scharfe, gewinkelte Naht abgegrenzt, und von der Ecke des Winkels entspringt radialwärts ein unbestimmter, punktiert angedeuteter Schatten. Eine ähnliche Bildung weist das Metacarpale IV auf. Von der gegen dieses gerichteten Ecke von  $c_4$ , die übrigens an sich schon auffällig und auch bei dem älteren Embryo sichtbar ist (Fig. Q), geht eine kurze, scharf ausgeprägte Naht aus, die sich alsbald gabelt, dabei an Deutlichkeit verlierend.

Genauere Aufschlüsse erhielt ich aus einer Flächenschnittserie <sup>1)</sup> durch den rechten Carpus und die angrenzenden Metacarpalbasen

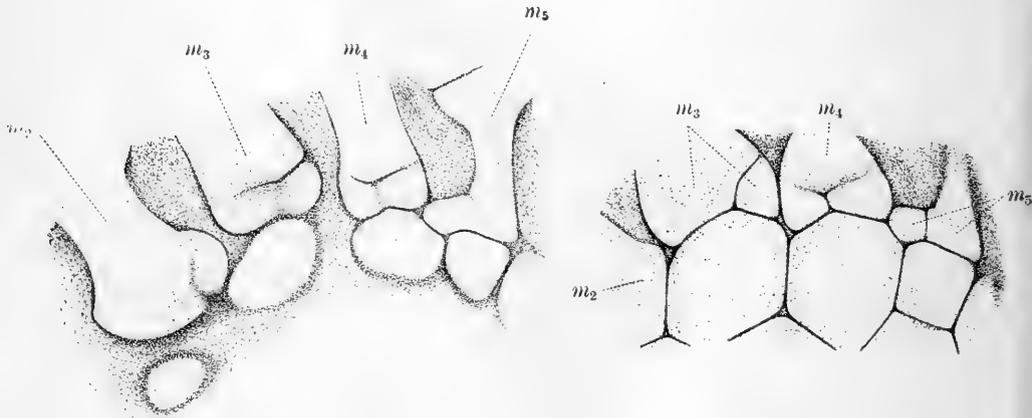


Fig. R.

Fig. S.

Fig. R. u. S. Zwei Flächenschnitte durch die Basen der Metacarpalien II—V ( $m_2$ — $m_5$ ) und einen Teil des Carpus der in Fig. P u. T wiedergegebenen fötalen Flosse von *Megaptera nodosa*. Dargestellt durch die gefärbten Kerne des Knorpelgewebes (heller) und des übrigen Gewebes (dunkler). 18,75:1.

1) Dicke der Schnitte 20  $\mu$ ; Färbung durch Hämatoxylin.

des jüngeren Fötus, wobei es sich zeigte, daß alle 4 Metacarpalien an diesen Spaltungsbildungen beteiligt sind (Fig. R u. S).

Zur allgemeinen Veranschaulichung der Ausdehnung der Spaltungen diene die folgende Tabelle:

	in Finger			
	II	III	IV	V
Zahl der den hier interessierenden Teil treffenden Schnitte	37	27	23	22
Zahl der davon Spaltungslinien aufweisen- den Schnitte	14	27	23	19

Beginnen wir in der Beschreibung der Serie mit den Schnitten der ventralen Seite des Carpus und gehen zur dorsalen über, so finden wir bei den verschiedenen Metacarpalien ( $m_2$ — $m_5$ ) folgende Verhältnisse.

$m_2$ . Die sehr schwache Spaltung beginnt mit den ersten Schnitten, zeigt bald das Bild wie Fig. R und später in 1—2 Schnitten die matte Andeutung einer Gabelung; dann stoßen wir auf einen normalen Metacarpus (Fig. S).

$m_3$ . Die Schnitte beginnen sogleich mit einer quer über  $m_3$  laufenden Naht, die von ihrer Mitte bald in proximaler Richtung einen Gabelast entsendet (Fig. R); dieser gewinnt an Stärke dem radialen Teil der zuerst beschriebenen Naht gegenüber und verdrängt ihn allmählich ganz (Fig. S) (so auf 10 Schnitten); in den folgenden Schnitten tritt dann wieder, langsam an Stärke zunehmend, der radiale Teil der erstbeschriebenen Naht auf.

$m_4$ . Hier liegt die Trennungsebene ganz ähnlich wie bei  $m_3$ . Der Beginn ist der gleiche; der von der Mitte der querverlaufenden Naht entspringende, proximale Gabelast (Fig. R) gewinnt schnell an Stärke, hier besonders dem ulnaren Teil der Quernaht gegenüber, der jedoch auf keinem Schnitt völlig schwindet (Fig. S). Alsdann treten in den letzten 7 Schnitten alle erwähnten Nähte besonders deutlich hervor.

$m_5$ . Die Trennungslinie beginnt äußerst matt (Fig. R) und wird nach und nach in den Schnitten immer deutlicher (Fig. S).

Als was diese Bildungen anzusehen sind, vermag ich nicht zu sagen, ausgeschlossen erscheint es mir, sie als dem Carpus angehörig zu betrachten; sie fügen sich dazu zu genau in den Hauptkontur der Metacarpalien ein, der an keiner Stelle durch sie beeinflusst wird. Sonst wäre man versucht, an die von LEBOUCCQ [25] be-

sprochenen „nodules squelettiques supplémentaires“ zu denken, die gelegentlich auftreten „entre la rangée distale et la base des métacarpiens“. Hier scheint es sich vielmehr, wie so oft bei Walen, um eine Neubildung zu handeln, deren funktionelle Bedeutung mir jedoch fremd ist.

Die Phalangenzählungen (+ Metacarpalien) der 4 embryonalen Hände ergaben (Zeichenerklärung s. S. 589) (vgl. Fig. T):

Direkte Körperlänge (in cm)	Phalangenzahl der Finger				
		II	III	IV	V
7,4	{ rechts	$\overline{3}$	11	10	4
	{ links	4	11	10	4
34	{ rechts	$\overline{3}$	10	10	4
	{ links	4	10	10	4

Dazu seien in mm die Längen der Finger angegeben (beim kleineren Fötus wurde die geradlinige Entfernung zwischen Basis und Spitze des Fingers gemessen):

Direkte Körperlänge (in cm)	II	III	IV	V
7,4	5,5	13,5	12,6	5,1
34	22,5	55	51	20

In der Literatur fand ich folgende Phalangenzahlen, wenn ich, wo dies nicht geschah, die Metacarpalien mit berücksichtige:

	II	III	IV	V	
RUDOLPHI [30]	(3)	9	(7)	4	
ESCHRICHT [14]	{ 4	10	10	4	Fötus
	{ 4	9	9	4	
VAN BENEDEN [4]	3	8	8	4	
STRUTHERS [35]	4 (5)	9	9	5)	
davon verknöchert	3	8	7	4)	

RUDOLPHI gibt selbst an, daß sein Material nicht intakt war; seine Abbildung läßt erkennen, daß an Finger II und IV Glieder fehlen; ich habe daher die betreffenden Zahlen in Klammern gesetzt. VAN BENEDEN'S Angaben scheinen nur die Verknöcherungen anzuzeigen, denn sie stimmen mit den entsprechenden Zahlen von STRUTHERS im ganzen überein. ESCHRICHT gibt im Text für den Knölwal (Keportak) die Zahlen 4, 10, 10, 4 an, wenn ich die Metacarpalien zähle. Nach seinen deutlichen Abbildungen, denen die

Zahlen in der Tabelle entsprechen, gilt die Angabe 4, 10, 10, 4 für den Erwachsenen, für den Fötus jedoch, dessen Flossenlänge ca. 30 cm betrug, 4, 9, 9, 4. Da aber dieser Embryo an Finger III und IV weniger Phalangen trägt als die viel jüngeren hier untersuchten Föten und auch weniger als ESCHRICHT's erwachsenes Exemplar, so dürfte in den Zeichnungen ESCHRICHT's ein Fehler vorliegen. Die STRUTHERS'sche Angabe 4 (5), 9, 9, 5 scheint mir für den Erwachsenen die sicherste zu sein; im Zusammenhang mit meinen Zählungen an Embryonen würde sie für die beiden Mittelfinger eine Phalangenabnahme, für die Seitenfinger jedoch eher eine weitere Phalangenzunahme dartun. Jedoch werden für die Frage der Phalangenreduktion erst zahlreichere genaue Zählungen an Tieren aller Altersstufen ein sicheres Resultat liefern.

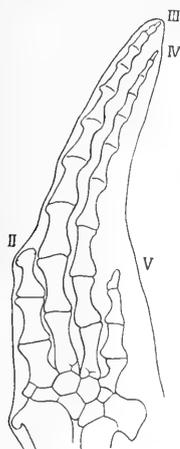


Fig. T.

Fig. T. Rechte Brustflosse eines Fötus von *Megaptera nodosa* von 7,4 cm direkter Länge. Vgl. Fig. P, R u. S. 3,75:1.

Fig. U. Linker Carpus einer *Balaenoptera borealis* (Fötus E). Bezeichnungen s. Text u. Fig. A. 1:2.

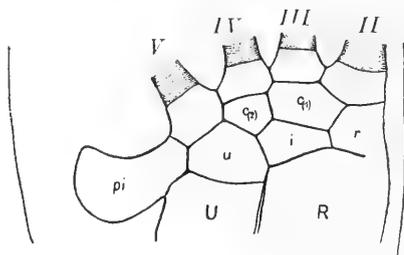


Fig. U.

## VI. *Balaenoptera acuto-rostrata* LACÉPÈDE. Zwergwal.

Hier lag mir das präparierte Flossenpaar eines erwachsenen Tieres von ca. 8,50 m Länge vor. Da jedoch im Zusammenhang und ganz vollständig nur der Carpus der Flosse erhalten war, will ich auch nur auf ihn eingehen. Die rechte wie linke Handwurzel besteht aus 6 etwa gleich großen Elementen, die alle verknöchert sind. Zwei, gewöhnlich als Radiale und Intermedium bezeichnet, liegen

mit breiter Basis dem Radius an. Das Intermedium stößt jedoch außerdem mit kleiner Facette an die Ulna, wie es schon von STRUTHERS [36] abgebildet wird. Vor allem aber trägt die Ulna das als Ulnare bezeichnete Element und ulnar davon das in seinem knorpeligen Teil mit der knorpeligen Ulnaepiphyse verwachsene, verknöcherte Pisiforme. Ein knöchernes Pisiforme wurde beim Zwergwal zuerst von TURNER [41] festgestellt.

Die beiden Stücke der distalen Carpalreihe grenzen proximal an Radiale, Intermedium und Ulnare, distal hauptsächlich an Metacarpale III und IV, mit schrägen Flächen jedoch auch an Metacarpale II und V. Eine befriedigende Deutung dieser distalen Carpalien, wie überhaupt des ganzen Carpus, wird erst dann möglich sein, wenn überzählige Elemente an Zwergwalcarpen aufgefunden sein werden. Das einzige Element dieser Art ist von LILLJEBORG [26] beschrieben worden: „The carpal bones are three in the upper and two in the lower row, but on the lower side of the last (opposite the end of the radius) there is, on both extremities, a 6th carpal bone, very small, and with two smooth surfaces, which I have never observed on any other specimen of this, or any other species of whales.“ Leider wird hierzu keine Abbildung gegeben, so daß die Lage des Elements doch nicht geklärt ist.

#### VII. *Balaenoptera borealis* LESSON. Seiwal.

Der Untersuchung dieser Species dienten 6 embryonale Flossenpaare und die Flosse eines erwachsenen Tieres. Die Flossenlängen L (s. S. 582) der Föten betragen in cm:

bei Fötus	A	B	C	D	E	F
	27,8	29	29,9	44,2	46,9	49,2

Die Flossenlänge des erwachsenen Seiwales konnte nicht festgestellt werden, da nur die Hand mit einem Stumpf des Unterarms konserviert war. Die Entfernung des Punktes, in dem Radius, Ulna und Handwurzel zusammenstoßen, von der Spitze der Flosse maß 91 cm; die ganze Flossenlänge, deren Verhältnis zu der eben genannten Entfernung die fötalen Flossen lieferten, dürfte danach etwa 1,90 m gewesen sein.

#### Carpus.

In allem Wesentlichen zeigen die Handwurzel der 7 untersuchten Tiere die gleichen Verhältnisse. Die proximale Carpalreihe

besteht aus 3, die distale aus 2 Elementen, außerdem ist stets ein großes Pisiforme entwickelt. Obwohl also nur die ganz gewöhnliche, für den Balaenopteriden-Carpus charakteristische Anzahl und Anordnung der Carpalelemente gefunden wurde, so bringe ich hier dennoch eine Abbildung des Seiwal-Carpus, da mir eine solche aus der Literatur nicht bekannt geworden ist (Fig. U). Eine auch nur einigermaßen sichere Deutung der Carpalstücke erscheint mir vorläufig noch unmöglich, jedoch muß auf die große Ähnlichkeit dieses Carpus mit dem vom Zwergwal und Finnwal hingewiesen werden. Wäre einer dieser Carpen genügend sicher erklärt, so würde damit auch Licht auf die anderen fallen. Abgesehen von dem zweifellos als Pisiforme anzusehenden  $pi$ , kann man provisorisch wohl am besten von einem Radiale ( $r$ ), Intermedium ( $i$ ), Ulnare ( $u$ ) und den beiden Carpalien  $c_{(1)}$  und  $c_{(2)}$  sprechen, wobei über die Natur der letzteren durch ihre Indices nichts ausgesagt sein soll.

Wie aus Fig. U zu ersehen, erreicht das Metacarpale V die Ulna nicht; dieser Zustand findet sich bei Fötus B, D, E und beim Erwachsenen. Dagegen sitzt bei den übrigen Föten das Metacarpale V der Ulna auf, so daß hier  $u$  und  $pi$  voneinander getrennt sind (vgl. Taf. 33 Fig. 2 u. 3). Bei Fötus A und C (also gerade zwei der jüngeren Föten) bilden  $c_{(1)}$  und  $c_{(2)}$  eine einheitliche Knorpelmasse, ferner hört die zwischen  $U$  und  $u$  verlaufende Naht bei Fötus B und D auf halber Strecke auf, indem nur ihre radiale Hälfte vorhanden ist. Bei allen fötalen Carpen mit Ausnahme des abgebildeten ist außerdem die Trennung von  $R$  und  $r$  eine vollständige.

Der Carpus sämtlicher Embryonen ist noch ohne jede Verknöcherung, der des Erwachsenen enthält 5 Knochenkerne, unter denen besonders der von  $u$ , aber auch der von  $c_{(1)}$  an Größe die übrigen etwa gleich großen von  $r$ ,  $i$ ,  $c_{(2)}$  bei weitem (um das 3—4fache) übertrifft. Einen entsprechenden, wenn auch lange nicht so auffälligen Unterschied in der Größe der Carpalelemente weisen auch schon die 3 älteren Embryonen auf (vgl. Fig. U), während er bei den jüngeren, das sehr große Pisiforme abgerechnet, noch kaum hervortritt. Beim Erwachsenen ist also das Pisiforme allein unverknöchert. Ein knöchernes  $pi$  scheint TURNER [39] beim Seiwal gesehen zu haben.

Erwähnen möchte ich noch, daß das Pisiforme des Erwachsenen sich wesentlich in Form und Stellung von dem der Föten unterscheidet; es ist zweispitzig geworden; die eine Spitze entspricht der auf Fig. U sichtbaren, ist aber der Ulna erheblich genähert, die

andere (ca. 60°) ist an Stelle der konvexen Rundung getreten und stark proximalwärts verschoben, so daß das Pisiforme ulnarwärts viel weniger aus dem übrigen Skelet hervorrägt, proximalwärts aber die Ulna weiter überdeckt. Dieselbe charakteristische Gestalt zeigt das Pisiforme auf einem von STRUTHERS [36] abgebildeten Carpus eines erwachsenen Razorback whale (*Balaenoptera physalus* L.). Die Wirkung dieser postembryonalen Formänderung ist sicherlich der proximal gerichteten Zugkraft des später zu besprechenden Musculus flexor carpi ulnaris zuzuschreiben, der am Pisiforme inseriert.

### Metacarpalien und Phalangen.

Betreffs der Phalangen-zählung wurden mir aus der Literatur folgende Angaben bekannt (ich zähle die Metacarpalien, wo es nötig ist, zu):

	II	III	IV	V
LILLJEBORG [26]	4	7	6	3
VAN BENEDEN, GERVAIS [5]	4	6	6	4
WEBER [43]	4	7	7	4
STRUTHERS [35]	4	7	6	4

Eigene Zählungen ergaben (+ Metacarpalien, Zeichenerklärung s. S. 589):

	Phalangenanzahl der Finger				Länge der Flossen (L) in cm	Zahl der Knochenkerne				
	II	III	IV	V		in den Fingern				im Carpus
Föten	4	8	7	4	27,8	4	6	6	4	0
	4*	8	7	4	29	4	6	6	4	0
	4	8	6	4	29,9	4	6	5	3	0
	4	8	7	4	44,2	4	7	6	4	0
	4	8	6	4	46,9	4	7	6	4	0
	4*	8	6	4*	49,2	4	7	6	4	0
	5*	7	7*	4*	ca. 190	5	7	7	4	5

Die Phalangenzahlen oben erwähnter Autoren, die sich auf Nichtföten und wohl nur auf die Verknöcherungen beziehen, sind im ganzen etwas geringer als die meinigen für den Erwachsenen. Bei diesem zeigt der Finger II sogar die sonst auch bei Föten nicht verzeichnete Zahl von

5 Phalangen. Jedoch hätten die Finger II speziell der 3 älteren Föten sehr wohl im Laufe der Entwicklung den Zustand des Erwachsenen (man beachte das Sternchen) durch Ausbildung einer Verknöcherung in dem die 5. Phalange andeutenden Teil der Endphalange erreichen können. Man kann also eigentlich nicht mehr von einer Phalangenzunahme sprechen. Da wir annehmen müssen, daß die Zahlen (s. Tabelle)  $\overline{1}, \overline{4}$  der Föten in deren früherem Alter 5 Phalangen gleichkamen, so würde es ohne Berücksichtigung der von mir eingeführten Zeichen eintreten, daß wir mit fortschreitendem Alter die Phalangenzahlen 5, 4, 5 fänden, die einer Ab- und Zunahme entsprechen, von der natürlich keine Rede sein kann (s. unten Finger IV).

Bezüglich des Fingers III weisen sämtliche Embryonen eine Phalange mehr auf als der erwachsene Seiwal; drei Föten deuten außerdem durch die Form ihrer Endphalange das Vorhandensein einer 9. Phalange an, die jedoch wegen des Schwindens der sie abtrennenden Naht nicht mitgezählt werden kann. Es findet demnach bei Finger III eine Phalangenabnahme statt. Das Maximum der Phalangenanzahl dürfte dabei in einem embryonalen Alter gesucht werden, das vor dem der hier untersuchten, ja durchaus auch nicht mehr ganz jungen Exemplare liegt.

Das Vorkommen von nur 6 Phalangen beim Finger IV in der Hälfte der embryonalen Fälle trotz der Siebenzahl der Phalangen beim Erwachsenen erklärt sich, wie bei Finger II angegeben ist. In 4 Fällen bei Föten weist die Endphalange des Fingers IV darauf hin, daß dieser in früherem Alter 8 Phalangen besessen hat, so daß danach also auch am Finger IV eine geringe Phalangenabnahme stattfindet.

Am Finger V zeigen Föten und Erwachsener die gleichen Verhältnisse.

#### Muskeln der Brustflosse. (Taf. 33.)

Die Muskeln am Vorderarme der Wale überhaupt sind sehr lange unbeobachtet oder doch unbeschrieben geblieben. Erst 1865 wurden von FLOWER [17] solche Muskeln zum erstenmal kurz erwähnt und zwar für *Physalus antiquorum* GRAY (= *Balaenoptera physalus* L.). Über die Muskulatur speziell der Bartenwalflosse folgten alsdann Arbeiten von CARTE u. MACALISTER [11] und von PERRIN [28] über den Zwergwal, von STRUTHERS [33, 34] über den Finnwal und *Balaena*

*mysticetus*, von TURNER [40] über *Balaenoptera sibbaldi*. Über die hier behandelte Art existieren diesbezügliche Mitteilungen nicht.

### a. Schulter.

Da alle mir vorliegenden fötalen Flossen am Schultergelenk abgetrennt waren, so konnte der Ursprung der eigentlichen Schultermuskeln und der am Humerus inserierenden Muskeln der Brust und des Rückens nicht mehr festgestellt werden. Die Bestimmung der am Humerus aufgefundenen Insertionen (Taf. 33 Fig. 1 u. 2) war daher nicht mit Sicherheit durchzuführen. Ihre Topographie am Humerus aber und ein Vergleich mit Abbildungen aus der Arbeit von CARTE u. MACALISTER ergab folgende Deutung:

dorsale Fläche	{	<i>a</i> = m. supraspinatus
		<i>b</i> = m. infraspinatus
		<i>c</i> = m. deltoideus
		<i>d</i> = m. subscapularis
ventrale Fläche	{	<i>e</i> = m. latissimus dorsi
		+ m. teres major
		<i>f</i> = m. pectoralis major

### b. Oberarm.

Von den Muskeln des Oberarmes (Taf. 33 Fig. 1 u. 2) wurde nur der Musculus triceps (*m. tr.*) gefunden; alle anderen sind unter dem Einfluß der Rückbildung des beweglichen Ellenbogengelenks zu einem unbeweglichen und der damit für sie verbundenen Funktionslosigkeit geschwunden. Sehr natürlich ist es daher auch, daß von den 3 Köpfen des M. triceps nur das am Schultergelenk wirkende caput longum (*c. l.*) voll entwickelt ist. Ein Rest der beiden anderen Köpfe, des caput externum und internum, bedeckt als einheitliche, sehr unbedeutende Muskelmasse (*c. e. i.*) die ulnare Seite des Humerus und der Ulnabasis und ist daher auf der dorsalen wie ventralen Fläche der Flosse sichtbar. Distalwärts gabelt er sich ein wenig, die Insertionsstelle des caput longum am Olecranon ulnae rechts und links umfassend.

### c. Vorderarm.

Auf der Streckseite des Vorderarms (Taf. 33 Fig. 2) wurden zwei Muskeln gefunden, der M. extensor digitorum communis (*m. ext. dig. com.*) und der M. extensor carpi radialis (*m. ext. c. r.*).

Ersterer ist relativ gut entwickelt und wird von allen oben zitierten Autoren für die betreffenden Arten angegeben. Er entspringt vom distalen Ende des Humerus und von der proximalen Hälfte des Radius, füllt den proximalen Teil des Unterarminterstitiums mit seinem Muskelbauche aus, um alsdann aus sich die einheitliche Sehne hervorgehen zu lassen. Diese spaltet sich am Beginn der Handwurzel in 4 Sehnen, die zu den 4 Fingern ziehen und sich bis an deren Ende verfolgen lassen. Durch Abgabe von Sehnenbündeln an jede Phalange werden jedoch die Sehnen sehr schnell äußerst schwächig und sind auf den Fingerspitzen nur schwer zu verfolgen.

Die Verteilung der Sehnen an die Finger läßt nun den, wenn auch nicht absolut sicheren, so doch recht wahrscheinlichen Schluß zu, daß der bei Bartenwalen fehlende Finger der Daumen ist; denn es ist in der Klasse der Säugetiere Regel, daß die Sehnen des *M. extensor digitorum communis* die 4 ulnaren Finger und nicht den Daumen aufsuchen; nur in Ausnahmefällen wird auch der Daumen mit einer Sehne dieses Muskels versorgt [8].

Speziell die Wale betreffend muß hier erwähnt werden, daß nach CARLSSON [10] bei *Hyperoodon diodon* die Sehnen des *M. extensor digitorum communis* nur zu Finger II—V und nicht zu Finger I treten. Das gleiche gibt schon STRUTHERS [33] (p. 115, Anm.) für *Hyperoodon* und TURNER [40] für *Mesoplodon bidens*, durch Abbildungen illustriert, an. Auch scheint mir an dieser Stelle die Arbeit von STRUTHERS [34] über die Fingermuskulatur der *Balaena mysticetus* sehr beachtenswert. Danach hat der *M. extensor digitorum communis* ebenfalls 4 Sehnen, die zu den 4 ulnaren Fingern treten und den Daumen freilassen. Allerdings spricht KÜKENTHAL [23]<sup>1)</sup> diesen Daumen des Grönlandwales als Praepollex an, welche Ansicht jedoch durchaus nicht als sicher erwiesen ist. Wie dem auch sei, wäre bei den Bartenwalen, wie KÜKENTHAL behauptet, der Finger III ausgefallen, so würden die Sehnen des hier besprochenen Muskels höchstwahrscheinlich nur zu den 3 ulnaren und nicht zu dem radialen treten, was nicht der Fall ist.

Der andere Strecker der Seiwalflosse, der *M. extensor carpi radialis*, wurde bisher bei Bartenwalen nicht beobachtet und ist auch in meinem Falle äußerst rudimentär, was sich nicht nur in seinem

---

1) Zeitlich nach seiner Arbeit äußert sich über den Carpus des Grönlandwales noch STRUTHERS [36].

ganz platten, wenig Muskelsubstanz aufweisenden Bauche, sondern auch darin äußert, daß er den Carpus oder gar die Metacarpalien, an denen sonst dieser Muskel inseriert, gar nicht erreicht. Die Sehne verliert sich vielmehr früher oder später auf der Fläche des Radius in dem den Knochen deckenden faserigen Bindegewebe. Taf. 33 Fig. 2 stellt schon die längste aufgefundene Sehne dieses Muskels dar. Sein Ursprung liegt radial neben dem des *M. extensor digitorum communis*. Obwohl also die für den *M. extensor carpi radialis* charakteristische Insertionsstelle nicht nachzuweisen ist, kann der rudimentäre Muskel doch wohl kaum anders gedeutet werden.

Auf der Beugeseite des Vorderarmes (Taf. 33 Fig. 3) füllt der Hauptmuskel die beiden proximalen Drittel des Unterarminterstitiums aus. Der muskulöse Anteil zerfällt in zwei Massen, die jedoch mit dem Messer nicht ohne Verletzung voneinander trennbar sind. Der größere ulnare Teil entspringt von der Ulna, der kleinere radiale vom Radius, beide außerdem von den distalen Partien des Humerus. Aus dem ulnaren Anteil geht eine kräftige Sehne hervor, die sich über dem Carpus nach und nach in 4 Sehnen auflöst, die für je einen Finger bestimmt sind und sich bis zu deren Spitzen verfolgen lassen, wiederum an jede Phalange seitliche Sehnenbündel abgebend. Der radiale Anteil sendet seine Sehne zu Finger II, an dessen Beginn sie mit der für diesen Finger schon beschriebenen Sehne verschmilzt; kurz vorher hat sie ulnarwärts ein Sehnenbündel abgegeben, das sich verbreiternd zum Metacarpale III zieht. Ich deute die radiale und ulnare Muskelmasse zusammen als *M. flexor digitorum profundus*<sup>1)</sup> (*m. fl. dig. prof.*), wofür die Untrennbarkeit der Muskelbäuche, der Zusammenhang der Sehnen und die Tatsache spricht, daß auch sonst bei Säugetieren dieser Muskel in mehr oder weniger selbständige Portionen zerfällt; so z. B. ist beim Menschen die für den Zeigefinger bestimmte Portion die unabhängigste. Wollte man, wie das bisweilen für andere Bartenwalspecies und speziell bei der Annahme des Ausfalles des Mittelfingers geschehen ist, den radialen Anteil als *M. flexor pollicis longus* auffassen, so müßte man erwarten, daß der ulnare Anteil seine Sehnen nur zu den 3 ulnaren Fingern schickt; er versorgt aber auch den radialen Finger. Es

---

1) Nicht *sublimis*, denn der *Nervus medianus*, der sich sonst zwischen der oberflächlichen und tiefen Beugerschicht vorfindet, verläuft hier über die Muskelmasse hinweg.

liegt also auch hierin ein Hinweis auf den Ausfall des Daumens bei den Bartenwalen.

Der nur einmal beobachtete rudimentäre Muskel *M. flexor?* (*m. fl?*) ist entweder als *flexor pollicis longus* oder als *flexor carpi radialis* anzusprechen. Er entspringt sehnig von der Fascie des radialen Anteiles des *M. flexor digitorum profundus*, bildet eine muskulöse, kleine Spindel und verläuft dann mit seiner Endsehne bis auf die Epiphyse des Radius, wo sie sich radial von den übrigen Flexorensehnen im faserigen Bindegewebe verliert. Ist der Muskel ein *flexor pollicis longus*, so würde sich die Tatsache, daß seine Sehne schon proximal vom Carpus aufhört, aus dem Schwund des Daumens ableiten lassen.

Der am *Olecranon ulnae* (*O. u*) muskulös entspringende und mit seiner Sehne am *Pisiforme* (*pi*) inserierende Muskel ist ein *M. flexor carpi ulnaris* (*m. fl. c. u*); seiner Funktion nach aber kann er, wie ein Blick auf die Figur lehrt, als Beuger der Handwurzel nicht dienen; er wirkt vielmehr abduzierend und hat, wenn in Funktion, bei der Ungelenkigkeit des Carpus eine Versteifung des ulnaren Randes der Flosse zwischen Unterarm und Handwurzel zur Folge.

#### d. Hand.

Am ulnaren Rande des Fingers V ließ sich auf der ventralen Fläche der Flosse in etwa der Hälfte der Fälle ein bisher bei Barten- wie Zahnwalen nicht festgestellter, sehr dürftiger Muskel nachweisen; es ist ein *M. abductor digiti quinti* (*m. abd. dig. V*, Taf. 33 Fig. 3). Er entspringt vom distalen Teil der ventralen Fläche des *Pisiforme*; seine konvergierenden Muskelfasern gehen in eine kleine Sehne über, die am *Metacarpale V* inseriert.

In einem Falle wurde dann noch ein gleichermaßen rudimentärer Muskel auf der ventralen Fläche des Carpus gefunden. Er entspringt in dem den Carpus deckenden Bindegewebe ulnar von der zum Finger V ziehenden Sehne des *M. flexor digitorum profundus*, liegt in seiner mittleren Partie unter dieser Sehne und verliert sich dann bald in dem Bindegewebe des *Metacarpale V* an dessen radialer Seite.

#### Bänder der Brustflosse (Taf. 33).

Bänder finden sich nur in der Ellenbogengegend. Auf der ventralen Seite sind sie stärker entwickelt als auf der dorsalen. Hier (Taf. 33 Fig. 2) beschränken sie sich auf einige kräftige, radio-

ulnar gerichtete, die Lücke zwischen Olecranon und Ulna überbrückende und daher den Ursprung des *M. flexor carpi ulnaris* deckende sehnige Streifen.

Auf der ventralen Seite (Taf. 33 Fig. 1) können 3 Bänder unterschieden werden. Das eine bedeckt fächerförmig das Olecranon, wobei die Strahlen gegen den Humerus konvergieren, das zweite kreuzt, den distalen Rand des Olecranon einnehmend, die Fasern des ersteren rechtwinklig und geht in das den *M. flexor carpi ulnaris* deckende faserige Bindegewebe über. Diese beiden sowie das auf der dorsalen Seite gelegene Band geben dem außerordentlich großen, weit vorragenden Olecranon die beste Versteifung, zumal ihre Fasern in 3 verschiedenen Hauptrichtungen gespannt sind. Das dritte Band der ventralen Flossenfläche ist der Ausdehnung, wie der Stärke nach das bei weitem bedeutendste. Ich möchte es, da es später noch an einigen Stellen zu nennen sein wird, schlechtweg als das Ellenbogenband bezeichnen (*E*). Es bildet über dem proximalen Ende des Unterarmes eine widerstandsfähige Platte von im ganzen radio-ulnarem Faserverlauf und deckt nicht nur die proximalen Enden des *M. flexor digitorum profundus* und *M. flexor carpi ulnaris*, sondern auch die gesamten Gefäß- und Nervenstränge mit Ausnahme des über ihm verbreiteten Hautvenennetzes, dessen Hauptstamm auf Taf. 33 Fig. 1 mit *v* bezeichnet ist. Alle übrigen Gefäße und Nerven, das mag hier gleich bemerkt sein, sind zu 2 Bündeln zusammengeschlossen, die am proximalen Rande des Ellenbogenbandes in 2 Öffnungen (1 und 2 auf Taf. 33 Fig. 1) eintreten.

#### Gefäße und Nerven der Brustflosse. (Taf. 34.)

Die von SCHÄPPI festgestellten und von KÜKENTHAL [23] mitgeteilten und für die Theorie des Ausfalles des 3. Fingers bei Bartenwalen als Beweismittel herangezogenen Befunde im Nervenverlauf der Brustflossen des Finnwales veranlaßten mich zu einer genauen Prüfung der entsprechenden Verhältnisse an den mir zur Verfügung stehenden fötalen Flossen des Seiwals. Gleichzeitig wandte ich meine Aufmerksamkeit den Venen und Arterien zu. Ehe ich auf die Theorie des Fingerausfalles bei Bartenwalen eingehe, gebe ich eine deskriptive Darstellung der Gefäße und Nerven. Ich beginne mit den Venen, auf die man bei der Präparation zuerst stößt.

## a. Venen.

Unter den Venen der Seiwalflosse ist zu unterscheiden zwischen den meist oberflächlich liegenden Hautvenen und den die Arterien begleitenden, spezifisch ausgebildeten *Venae comitantes*. Nur erstere sind auf Taf. 34 Fig. 1 u. 2 wiedergegeben (grau), und von ihnen soll zunächst die Rede sein.

In den 3 Fingerinterstitien entspringt je eine Hauptvene, und zwar liegt sie im allgemeinen mehr auf der ventralen Fläche der Flosse. Jede bildet sich natürlich aus zahlreichen feinen Seitenästen, und nur im breiten 3. Interstitium kommt es vor, daß sich die Vene aus 2 gleich starken Ästen zusammensetzt. Die Hauptvenen teilen sich nun in ihrem Verlauf gegen den Carpus hin früher oder später, bisweilen so früh, daß ein ventraler und ein dorsaler Stamm vorhanden ist (vgl. die Tafelfiguren, 2. Interstitium). Von den beiden Zweigen jedes Interstitiums begibt sich der eine auf die ventrale, der andere auf die dorsale Seite des Carpus. Über dem Carpus vereinigen sich ventral wie dorsal die aus den Interstitien und dem ulnar von Finger V gelegenen Teil der Handfläche kommenden Venen, die ventral innerhalb der Interstitien (öfter im 2. als im 1. und 3.) bisweilen schon wieder gegabelt sind (Taf. 34 Fig. 1), zu je einem den Unterarm der Länge nach überziehenden Netz, das auf der dorsalen Seite engmaschiger ist als auf der ventralen. Ventral tritt ein über dem Radius-Ulnainterstitium verlaufender, oberflächlicher und ein die Mitte der Ulna überquerender und dann ihren ulnaren Rand unter das Ellenbogenband begleitender Hauptstamm mehr oder weniger deutlich hervor. Letzterer nimmt dann regelmäßig am Grunde des tiefen Einschnittes zwischen Ulna und Olecranon das gesamte venöse Blut der dorsalen Flossenfläche auf, das an dieser Stelle in meist einheitlichem Stamm den Ursprung des *M. flexor carpi ulnaris* durchbohrt, und wird ein Stück proximalwärts noch gewöhnlich durch einen aus dem *M. flexor digitorum profundus* kommenden Ast verstärkt, um alsdann aus der Öffnung 2 (Taf. 33 Fig. 1) an die Oberfläche zu treten. Der Ast aus dem *M. flexor digitorum profundus* kann jedoch auch zunächst noch selbständig bleiben; er tritt dann aus Öffnung 1 heraus (Taf. 34 Fig. 1).

In dem reichverzweigten Venennetz der dorsalen Seite der Flosse (Taf. 34 Fig. 2) hebt sich meist nur die längs des äußeren Ulnarandes ziehende Vene als Hauptstamm etwas deutlicher hervor.

Die *Venae comitantes* der Seiwalflosse zeigen eine eigen-

tümliche, mir sonst nicht bekannt gewordene Anordnung. CARTE u. MACALISTER [11] sagen vom Zwergwal, daß die Brachialarterie „had two venae comites accompanying it“. So etwa erscheinen die Begleitvenen auch sonst bei Säugetieren; allerdings sind sie bisweilen auf engbegrenztem Gebiet durch Anastomosen zu einem die Arterie umspinnenden Netz verbunden. Beim Seiwal aber bilden sie im Gebiet der Flosse ein ununterbrochenes, außerordentlich dichtes, mantelartiges Geflecht um die Arterien (Taf. 34 Fig. 3—5), das erst zwischen den Fingern an Dichte verliert. Die Adventitia (*Adv*, Fig. 5) der Arterien ist dabei von der der Begleitvenen nicht gesondert, so daß die letzteren in die Wandung der ersteren eingelagert erscheinen. Die Präparation der Arterien ergibt somit stets gleichzeitig die der Venae comitantes, an deren Vorhandensein man übrigens sehr leicht die Arterien von den oberflächlichen Venen unterscheiden kann, da sie der Oberfläche der Arterien ein mehr oder weniger längsgestreiftes Aussehen geben.

Ob proximalwärts von den Flossen das Geflecht der Venae comitantes fortbesteht oder sich zu den wenigen, sonst bekannten Stämmchen zusammenschließt, kann ich nicht angeben; jedenfalls aber ist das Geflecht vorhanden, soweit die Arterien proximalwärts erhalten sind.

Daß es sich in den Gefäßen des Geflechtes tatsächlich um Venen handelt, ergab die histologische Untersuchung von Querschnitten (Taf. 34 Fig. 5). Die elastischen Fasern (*e. F*) der Media (*Med*) waren in der Arterie quer, in den Begleitvenen längs gestellt. Außerdem war die Intima der Arterie (*Int*) sehr deutlich entwickelt, während sie an den Begleitvenen als besondere Zone schwer erkannt werden konnte. Die Media der Arterie war, wie ich noch bemerken möchte, gegen die Adventitia und damit gegen den Kranz der Venae comitantes durch ein starkes elastisches Faserblatt (*e. Fbl*) abgeschlossen.

#### b. Arterien.

Die Abtrennung der Flossen vom Rumpfe hatte bei der außerordentlichen Kürze des Humerus bewirkt, daß die Arterien erst von der Ellenbogengegend an vorlagen. Hier treffen wir 2 Arterien, die Art. interossea communis (*art. int. com*) und die Art. ulnaris (*art. uln*) (Taf. 34 Fig. 1).

Die Art. interossea communis schließt sich über dem Humerus aus 3 bis 4 Stämmen zusammen, die durch die Öffnung 1 (Taf. 33

Fig. 1) unter das Ellenbogenband (*E*) treten, um dem Unterarminterstitium zuzustreben. Dabei durchdringt die Art. interossea communis, die aus mindestens 2 Stämmen besteht, sogleich die ulnare Muskelmasse des *M. flexor digitorum profundus* und läßt aus sich 2 etwa gleich große Stämme hervorgehen, eine Art. interossea volaris (= interna) (*art. int. vol*) und eine Art. interossea dorsalis (= externa) (*art. int. dors*). Es kommt vor, daß diese Gefäße noch wieder durch einen kurzen längsverlaufenden Ast anastomosieren; jedenfalls aber resultieren 2 Hauptstämme.

Die Art. interossea volaris zieht unterhalb des *M. flexor digitorum profundus* am undeutlich entwickelten Ligamentum interosseum entlang zum Carpus. Gerade der Umstand, daß dieses Gefäß nicht die Bahn des noch zu besprechenden Nervus medianus benutzt, veranlaßt mich, es als Interossea und nicht etwa als Art. mediana zu bezeichnen. Am distalen Drittel des Unterarms wird dann die Art. interossea volaris zwischen den beiden Hauptsehnen des *M. flexor digitorum profundus* sichtbar und teilt sich über dem Carpus in 3 Stämme, die als Fingerarterien die 3 Interstitien aufsuchen und versorgen. Bisweilen jedoch erhält das 1. Interstitium 2 arterielle Stämme, von denen der neu hinzukommende von dem mittleren der 3 gewöhnlichen Äste in radialer Richtung über die Basis des Fingers III abzweigt.

Eine Ausbreitung der Art. interossea volaris über die volare Fläche von Carpus und Fingern ist mir sonst nicht bekannt geworden. In der gewöhnlichen Ausbildung (Art. interossea interna) durchbricht sie von der volaren Seite aus den Carpus oder gewinnt proximal von ihm den Handrücken, um sich jedenfalls auf der dorsalen Handfläche zu verbreiten; jedoch kennt man in diesen Fällen auf der volaren Seite einen schwachen Seitenzweig, der die volare Fläche der Handwurzel versorgt [8]. Ein stärkeres Hervortreten dieses Zweiges kann zu den volaren Fingerarterien des Seiwals geführt haben. — Übrigens wird von ZUCKERKANDEL [45] eine Art. interossea interna für *Delphinus delphis* beschrieben, die die Volarseite der Handfläche versorgt, jedoch scheint es mir unsicher, ob es sich hier überhaupt wirklich um eine Interossea handelt. Die Erklärung des Gefäßes als Art. mediana ist nicht widerlegt.

Die Art. interossea dorsalis des Seiwals trennt sich spitzwinklig von der Art. interossea volaris, zieht schräg durch das Unterarminterstitium auf die dorsale Seite, versorgt den *M. extensor digitorum communis* und läßt sich als schwaches Stämmchen in der

Rinne zwischen Radius und Ulna bis an den Carpus heran verfolgen.

Das zweite an den Unterarm tretende arterielle Hauptgefäß, die Art. ulnaris (*art. uln.*), verschwindet alsbald als einheitlicher oder öfter doppelter Stamm durch die Öffnung 2 (Taf. 33 Fig. 1) unter dem Ellenbogenband und gibt kurz vorher oder nachher ulnarwärts einen Zweig für den M. flexor carpi ulnaris ab. Radialwärts wird in der (nicht konstanten) Bahn der oben besprochenen, aus dem M. flexor digitorum profundus kommenden Vene und eines später noch zu nennenden Nerven (Taf. 34 Fig. 1) ein arterieller Zweig zu dem letzterwähnten Muskel entsandt. Der Hauptstamm der Art. ulnaris, der sich dicht an den Außenrand der Ulna hält, bildet in seinem Anfangsteil, zumal wenn er doppelt beginnt, ein bis zwei Inseln, die jedoch im allgemeinen so schmal sind, daß die Zweige unmittelbar aneinander liegen. Am Pisiforme angelangt, gabelt er sich häufig; ein Ast verfolgt den Rand dieses weit vorspringenden Carpalteils, der andere überquert ihn volar und verbreitet sich in dem ulnarwärts von Finger V gelegenen Teil der Handfläche.

In einem Falle tritt die Art. ulnaris, die ohnehin stets tief zwischen Ulna und M. flexor carpi ulnaris verläuft, auf die dorsale Fläche der Flosse über und sendet demgemäß ihren Endzweig über die dorsale Ansicht des Pisiforme zur Handfläche.

Von einer Art. radialis konnte in keinem Fall auch nur eine Spur aufgefunden werden.

### c. Nerven.

Leider konnten die Nerven der Seiwalflosse nicht in ihrem Entstehen aus dem Plexus brachialis beobachtet werden, da die Flossen im Schultergelenk abgetrennt waren. Jedoch sei bemerkt, daß sich der Teil des Plexus, aus dem der Nervus medianus entsteht, über den allerdings ja nur kurzen Humerus erstreckt, so daß der genannte Nerv erst in der Ellenbogengegend zustande kommt.

Folgende Nerven wurden gefunden: N. axillaris, N. musculocutaneus, N. medianus (mit N. interosseus dorsalis), N. ulnaris, N. radialis.

Der N. axillaris (*n. ax.*) wurde frühestens auf der ventralen Flossenfläche zwischen den Insertionsstellen des M. latissimus dorsi + M. teres major (*e*) und des M. subscapularis (*d*) in Nähe der Schultergelenkfläche aufgefunden (Taf. 33 Fig. 1). Von hier zieht

der Nerv parallel zum Rande der Gelenkfläche ulnarwärts um den Humeruskopf auf die dorsale Fläche, um hier zwischen den *Mm. deltoideus (c)* und *infraspinatus (b)* (Taf. 33 Fig. 2) zu verschwinden. Unter dem *Deltoideus* zerfällt er in eine Anzahl Zweige. Sie konnten mit Ausnahme eines einzigen nicht weiter verfolgt werden, da sie abgeschnitten waren; sie dienen aber höchstwahrscheinlich der Innervation des *Deltoideus*. Ein Zweig tritt, den *Deltoideus* durchbrechend, unter die Haut der dorsalen Unterarmfläche und ist wohl als *N. cutaneus humeri posterior* zu bezeichnen; er läuft, dem Außenrande des *Radius* genähert, distalwärts und ist in der Regel nur bis zur Mitte des Unterarmes zu verfolgen, besonders ulnarwärts zahlreiche Zweige abgebend; sein Verbreitungsgebiet (Fig. V, *n. cut. hum. post*) wird jedoch durch das des *Ramus superficialis Nervi radialis (R. superf. n. rad)* respektive das des *N. interosseus dorsalis (n. int. dors)* bestimmt. So übernimmt er in zwei, verschiedenen Föten angehörigen Flossen, in denen die beiden anderen Nerven nicht ausgebildet sind, deren Versorgungsgebiet an der Hand, den radialen Rand des Fingers II und das 1. Interstitium, und stellt so mit seinen zahlreichen Seitenbahnen einen nicht unerheblichen Nerven dar (Taf. 34 Fig. 2). Die sich in der wechselnden Größe des Verbreitungsgebietes der genannten Nerven ausdrückende Variabilität wird noch dadurch erhöht, daß sie sogar zwischen der rechten und linken Flosse ein und desselben Individuums stattfindet.

Der *N. musculo-cutaneus (n. musc.-cut, Taf. 34 Fig. 1)* entspringt etwa auf halber Humeruslänge aus der radial gelegenen Wurzel des *N. medianus*, die dem lateralen Strang des *Plexus brachialis* der menschlichen Anatomie entsprechen dürfte, wendet sich zum radialen Flossenrande und teilt sich hier meist in mehrere Äste. Teilweise biegen diese proximalwärts um und konnten dann nicht weiter verfolgt werden. Der distal gerichtete Zweig läuft am Außenrande des *Radius* entlang; sein Ausbreitungsgebiet in der Haut ist sehr verschieden groß; bisweilen ist es geringer als auf Taf. 34 Fig. 1; in 2 Fällen windet sich der *Nerv radial* vom *Radius* allmählich auf die dorsale Flossenfläche und geht nahe dem *Carpus* Anastomosen mit Zweigen des *N. axillaris* respektive des *N. radialis (+ N. interosseus dorsalis)* ein.

Außerdem zweigen sich noch vom lateralen Strang des *Plexus brachialis*, jedoch nicht konstant, ein oder zwei Nervenbahnen ab, die sich über dem proximalen Ende des *Radius* auf dessen ventraler Fläche ausbreiten.

Der N. medianus (*n. med*) bildet sich durch Zusammentreten der beiden als lateraler und medialer Strang des Plexus brachialis anzusprechender, nicht immer wie auf Taf. 34 Fig. 1 gleich starker Nervenstämmen unter dem Ellenbogenbände, unter das der mediale Strang durch die Öffnung 1 (Taf. 33 Fig. 1) eintritt. Der N. medianus

verläuft zwischen dem oberflächlichen Venenetz und der das Unterarminterstitium füllenden Flexormuskulatur gegen den Carpus hin, also durchaus getrennt von dem arteriellen Hauptgefäß, und wird nach Abtragung der Haut distal vom Ellenbogenbände alsbald sichtbar (Taf. 33 Fig. 1).

7mal in 10 daraufhin untersuchten Flossen gibt er einen Zweig ab, der das Unterarminterstitium in dessen Beginn durchbohrt. Ich möchte ihn N. interosseus dorsalis (*n. int. dors*) nennen (Fig. V 1, 2, 3).<sup>1)</sup> Auf der dorsalen Flossenfläche angelangt anastomosiert er in 6

Fällen mit einem Ast des N. radialis (*n. rad*) (1, 2), zieht schräg

über den Radius zum radialen Rand der Flosse und teilt sich noch vor Erreichung des Carpus regelmäßig in 2 Zweige, deren schwächerer

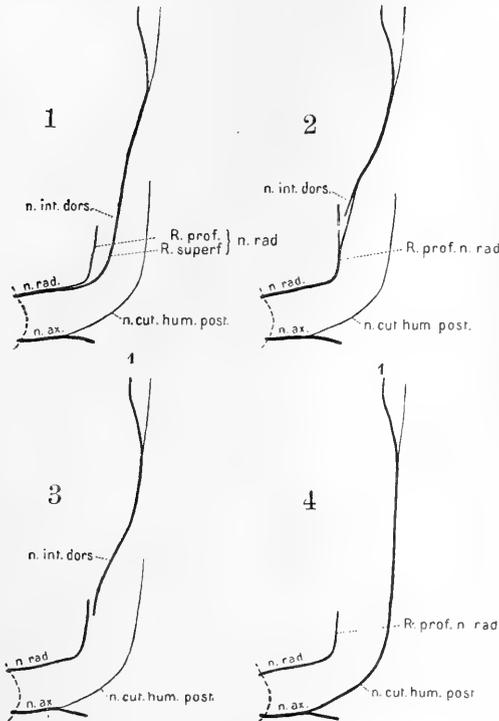


Fig. V.

Schema der variablen Verbreitungsgebiete des N. axillaris (*n. ax*), N. radialis (*n. rad*) und N. interosseus dorsalis (*n. int. dors*) auf der Dorsalfäche der Flosse von *Balaenoptera borealis*. *n. cut. hum. post* N. cutaneus humeri posterior. *R. prof (superf)* Ramus profundus (superficialis). 1 erstes Interstitium. Gestrichelt der ulnare Rand des Humerus.

1) Vgl. auch die Abbildungen der Finnwalflosse (Taf. 35 Fig. 1 u. 2).

den radialen Rand des Fingers II, deren stärkerer das 1. Interstitium versorgt.

Unter den 10 hier in Betracht kommenden Flossen befanden sich 4 Flossenpaare, von denen nur eines den N. interosseus dorsalis an beiden Flossen aufweist; man erkennt auch hieraus den hohen Grad der Variabilität der Nerven der Seiwalflosse.

Am Unterarm gibt der N. medianus ferner radialwärts 2 bis 4 Seitennerven ab, die mit ihren Verzweigungen die vom N. musculocutaneus freigelassene Fläche des Radius überspannen. Selten wird noch in Höhe des Olecranon ein feiner Zweig des N. medianus beobachtet, der den ulnaren Anteil des M. flexor digitorum profundus versorgen hilft.

Am distalen Ende des Unterarmes und über dem Carpus löst sich der N. medianus, ohne dabei eine konstante Lagebeziehung den Verzweigungen der Art. interossea volaris gegenüber einzuhalten, in die Nn. digitales volares auf. Die Art der Verzweigung ist dabei sehr wechselnd; man vergleiche Fig. W—B<sup>1</sup>. Regelmäßig wendet sich ein mittelstarker Zweig zur Außenseite des Fingers II. Die Hauptmasse des Nerven aber versorgt das 1. und 2. Interstitium und zwar das 1. in der Regel mit nur 1 Zweige, das 2. dagegen fast immer mit 2 Zweigen. Diese beiden Zweige anastomosieren in den meisten Fällen über dem Carpus oder im Beginn des 2. Interstitiums, jedoch gewöhnlich nur teilweise, selten völlig. Der am weitesten ulnarwärts liegende N. digitalis volaris, der jedoch nicht konstant ist, läßt sich in etwa der Hälfte der Fälle als meist nur mittelstarker Nerv bis zum 3. Interstitium verfolgen, in dessen Beginn er meist mit einem Hauptstamm, selten nur mit einem feinen Zweig des N. ulnaris (*n. uln*) anastomosiert.

Die Nn. digitales volares lassen sich bis zu den Enden der Interstitien verfolgen.

Der N. ulnaris (*n. uln*) tritt durch die Öffnung 2 (Taf. 33 Fig. 1) zusammen mit Arterie und Vene unter das Ellenbogenband (*E*) und hält sich in seinem Verlauf längs des ulnaren Randes der Ulna an die gleichnamige Arterie und zwar an deren volare Seite (Taf. 34 Fig. 1). In Höhe des Olecranon entsendet der N. ulnaris kurz hintereinander, jedoch ohne regelmäßige Reihenfolge, bisweilen auch gleichzeitig 3 Äste.

Der feinste von ihnen innerviert den M. flexor carpi ulnaris, der mittlere überquert die Ulna zusammen mit den oben für die Ver-

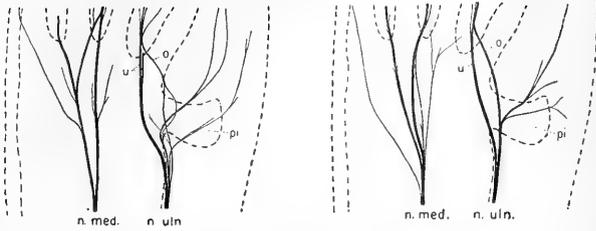


Fig. W. Fötus B.

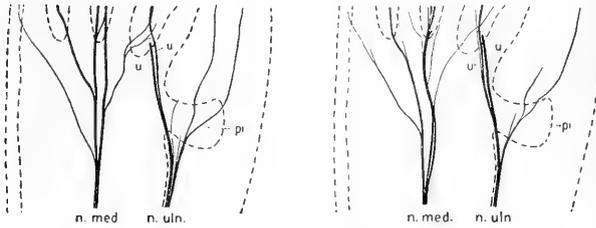


Fig. X. Fötus C.

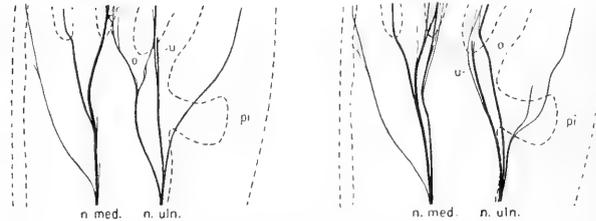


Fig. Y. Fötus D.

sorgung des *M. flexor digitorum profundus* beschriebenen Gefäßen und versorgt diesen Muskel, in dem er sich in eine Anzahl von Ästen spaltet; einer von ihnen ließ sich in einem Falle im Unterarminterstitium bis zum Carpus verfolgen, dabei natürlich den Muskel verlassend; in einem anderen Falle ging ein feiner Zweig eine Anastomose mit dem Hauptstamm des *N. medianus* ein (Taf. 34 Fig. 1). Die Hauptverzweigung des *N. ulnaris* aber, die ihm bisweilen fast an Stärke gleichkommt, kreuzt volar die *Art. ulnaris* und tritt meist in Höhe des distalen Endes des *Olecranon* zwischen *Ulna* und *M. flexor carpi ulnaris* auf die dorsale Fläche der Flosse über; sie ist als *Ramus dorsalis N. ulnaris* (*R. dors. n. uln.*) zu bezeichnen. Auf der Dorsalseite der Flosse zerfällt der *Ramus dorsalis N. ulnaris*, gedeckt von dem hier engmaschigen Venennetz, in oft zahlreiche

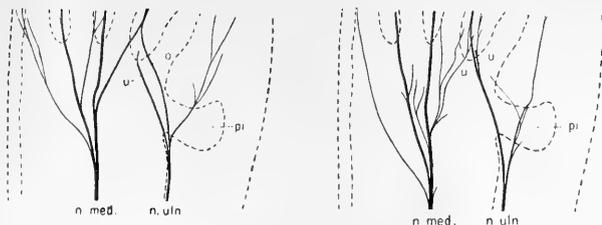


Fig. Z. Fötus E.

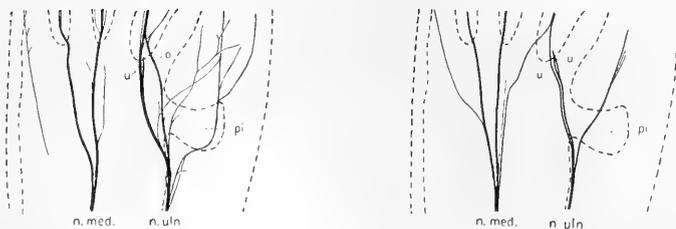


Fig. A¹. Fötus F links.

Fig. B¹. Fötus A rechts.

Fig. W—B¹. Ausbreitung des N. medianus (*n. med.*) und N. ulnaris (*n. uln.*) an 10 fötalen Händen von *Balaenoptera borealis*. Links stehen die linken Flossen, rechts die zum leichteren Vergleich spiegelbildlich gezeichneten rechten Flossen. Gestrichelt die Umrisse der Flosse und des Skelets. *pi* Pisiforme. *u* (*o*) der Nerv verläuft unterhalb (oberhalb) der zum Finger V ziehenden Sehne des *M. flexor digitorum profundus*.

Zweige (Taf. 34 Fig. 2), die sich über der Ulna und dem *M. flexor carpi ulnaris* ausbreiten. Kurz vor Erreichung des Pisiforme spaltet er sich dann gewöhnlich in 2 Zweige, von denen der stärkere ulnare, das Pisiforme dorsal kreuzend, die Handfläche ulnarwärts von Finger V versorgt, während der radiale sich zum Carpus wendet.

Außer diesen 3 Zweigen gibt der N. ulnaris auf der Mitte des Unterarmes ulnarwärts einen verschieden ausgebildeten kleinen Zweig ab, der sich volar über dem *M. flexor carpi ulnaris* ausbreitet.

Bevor oder wenn der N. ulnaris das Pisiforme erreicht hat, zerfällt er in 3 Stämme; dies geschieht in sehr wechselnder Art und Weise (Fig. W—B¹). Der eine Stamm geht quer über das Pisiforme und versorgt mit seinen mehr oder weniger zahlreichen Verzweigungen die Handfläche ulnar von Finger V. Die beiden anderen

wenden sich zum 3. Interstitium; jedoch glaube ich nicht, daß sie sich in den verschiedenen Flossen entsprechen; denn während 6mal von 10 Fällen der eine von ihnen die zum Finger V laufende Flexorensehne oberhalb (*o*), der andere unterhalb (*u*) kreuzt, finden wir in den übrigen 4 Fällen beide Stämme unterhalb der Sehne (*u, u*). Auch laufen in diesen 4 Fällen die beiden Stämme dicht beieinander, wogegen in den 6 Fällen von ihnen eine spindelförmige Insel umschlossen wird. Außerdem beachte man, daß in letzteren Fällen der unterhalb der Sehne verlaufende Nerv sich bisweilen (3mal) nochmals kurz vor dem Interstitium gabelt; jetzt denke man sich hier den Nerv *o* fort, so erhält man etwa den Zustand obiger 4 Fälle. Demnach entspricht den beiden Stämmen in den 4 Fällen wohl der unterhalb der Sehne verlaufende Stamm in jenen 6 Fällen. Die ober- und unterhalb der Sehne verlaufenden Äste des N. ulnaris können im Beginn des Interstitiums unter sich, andererseits auch jeder von ihnen mit dem zum 3. Interstitium ziehenden Zweig des N. medianus anastomosieren. Jedoch wurde eine Anastomose zwischen allen 3 Ästen nicht beobachtet.

Alleindastehend ist der Fall, in dem an der linken Flosse des Fötus D der N. ulnaris einen Zweig zum 2. Interstitium entsendet, der teilweise mit dem hier vorhandenen Stamm des N. medianus verschmilzt.

Ein Vergleich der Figg. W—B<sup>1</sup> ergibt die große Verschiedenheit der hier erörterten Verhältnisse selbst an rechter und linker Flosse eines Individuums.

Der N. ulnaris breitet sich im 3. Interstitium bis an dessen distales Ende aus.

Der N. radialis (*n. rad*) wurde nicht früher als volar von der gemeinsamen Sehne (*e*) der Mm. latissimus dorsi und teres major angetroffen (Taf. 33 Fig. 1). Von hier tritt der Nerv durch das Dreieck, gebildet von der eben erwähnten Sehne und den beiden Anteilen des M. triceps, den Humerus umwindend auf die dorsale Fläche und innerviert dabei den M. triceps.

Auf der dorsalen Fläche der Flosse verfolgt der N. radialis etwa die Grenze zwischen Humerus und Ulna und gibt auf diesem Wege gegen den radialen Rand der Flosse hin meist einen Zweig ab, der gewöhnlich schwächer ist als bei der auf Taf. 34 Fig. 2 abgebildeten Flosse. An diesem Seitennerven fällt übrigens besonders

in der Mitte des Humerus die ungewöhnlich starke Abplattung zu einem breiten, äußerst dünnen Band auf.

Am Unterarminterstitium angelangt, teilt sich der *N. radialis* allerdings nur in 2 von 10 Fällen, die aber der für diesen Nerven typischen Ausbreitung entsprechen, in 2 Äste, die als *Ramus superficialis* (*R. superf*) und *Ramus profundus* (*R. prof*) *N. radialis* zu bezeichnen sind (Fig. V 1). Ersterer verläuft oberflächlich zwischen *M. extensor digitorum communis* und *M. extensor carpi radialis*, nähert sich allmählich dem Außenrand des Radius, ungesetzmäßig Zweige abgebend, und spaltet sich proximal vom Carpus in 2 Zweige, deren radialer schwächerer die radiale Seite des Fingers II, deren ulnarer stärkerer das 1. Interstitium versorgt. In einem der eben geschilderten beiden Fälle nimmt der *Ramus superficialis N. radialis* den zwischen Radius und Ulna heraustretenden *N. interosseus dorsalis* auf.

Der *Ramus profundus N. radialis* ist stets vorhanden und bezeichnet als solcher bisweilen (Taf. 34 Fig. 2) die einzige Fortsetzung des *N. radialis*. Er versorgt den *M. extensor digitorum communis*, in dessen Bauch er sich stark verzweigt. In 5 von 10 Fällen jedoch entsendet er noch einen sehr verschieden starken und auch durch den Ort seiner Abzweigung höchst inkonstanten Zweig, der mit dem *N. interosseus dorsalis* anastomosiert (Fig. V 2) und vielleicht als mehr oder weniger verlagertes und rudimentärer *Ramus superficialis N. radialis* zu deuten ist. Bei dieser Auffassung würden sich beide Rami in 7 von 10 Fällen finden. In den 3 übrig bleibenden Fällen wird das sehr konstante Verzweigungsgebiet des *Ramus superficialis N. radialis* am Außenrande des Fingers II und im 1. Interstitium einmal durch den *N. interosseus dorsalis* allein (Fig. V 3), zweimal durch den *N. axillaris* (Fig. V 4) übernommen. 1, 2, 3 stellen gewissermaßen eine Entwicklungsreihe dar; 2 vermittelt den Übergang zwischen der alleinigen Existenz des *Ramus superficialis N. radialis* einerseits (1) und des *N. interosseus dorsalis* andererseits (3).

#### Folgerungen.

Nach diesen anatomischen Darstellungen wende ich mich der Frage zu: Welcher Finger der pentadactylen Extremität ist in der vierfingerigen Brustflosse der Balaenopteriden ausgefallen? Vor 1890 hatte man allgemein angenommen, daß der 1. Finger der geschwundene sei. 1890 und 1893 behauptete nun KÜKENTHAL [21, 23]

den Ausfall des 3. Fingers. Als Beweise dafür werden von ihm angeführt, 1. der im 2. Interstitium des Finnwales von ihm aufgefundene, aus Phalangen zusammengesetzte, freie Knorpelstab und 2. die doppelte Innervation dieses Interstitiums durch den N. medianus gegenüber der nur einfachen Innervation der übrigen Interstitien durch diesen Nerven resp. den N. ulnaris.

Was den ersten Punkt betrifft, so hat BRAUN [6] darauf hingewiesen, daß die Auffindung der zwischen 2. und 3. Finger von *Phocaena communis* gelegenen Neubildung (Fig. J und K) geeignet ist, die Beweiskraft, die dem Knorpelstab für die Theorie beigegeben wird, zu erschüttern. BRAUN faßt den freien Knorpelstab als akzessorische Bildung auf. Der Nachweis einer zweiten, der in Fig. J und K dargestellten Abspaltung genau entsprechenden Bildung bei *Phocaena communis* (Fig. G u. H) dürfte den Gedanken einer hier etwa vorliegenden Mißbildung entkräften. Auch die gabelartige Spaltung der Spitze des 4. Fingers des Weißwales in 2 getrennte, nur an der Basis zusammenhängende Phalangenreihen (Fig. N u. O) beweist, daß in der Flosse der Zahnwale wirkliche Längsspaltungen von Fingern vorkommen. Warum sollte da nicht bei Bartenwalen als Endresultat einer Längsspaltung jener Knorpelstab resultieren? Wir würden ihn, wie die Spaltungen bei Zahnwalen, aus dem Bedürfnis nach geeigneter Versteifung der Flosse zu erklären haben.

Der zweite von KÜKENTHAL für seine Theorie geltend gemachte Beweisgrund scheint allerdings sehr deutlich den Ausfall des 3. Fingers zu lehren. Dennoch glaube ich auf Grund meiner anatomischen Befunde an der Flosse des Seiwales behaupten zu können, daß die Versorgung eines Interstitiums durch 2 Nerven keinen Schluß bezüglich des Schwundes eines Fingers zuläßt. Denn wie oben gezeigt ist, wird beim Seiwal nicht nur das 2. Interstitium durch 2 Stämme des N. medianus, sondern auch das 3. Interstitium durch 2 Stämme des N. ulnaris versorgt (Fig. W—B<sup>1</sup>). Mithin ist, da ja an zwei Stellen Finger nicht ausgefallen sein können, das Vorhandensein zweier ein Interstitium versorgender Zweige des gleichen Nerven für die Stelle des Ausfalles eines Fingers zum mindesten nicht charakteristisch, und damit verliert auch die Tatsache der Versorgung des 2. Interstitiums durch 2 Äste des N. medianus, wie sie für *Balaenoptera musculus* (Auct.), *sibbaldi* und *borealis* nachgewiesen ist, die beweisende Kraft für die KÜKENTHAL'sche Hypothese.

Übrigens ist mir auch bei einem fünffingerigen Säugetier die

Bespeisung eines Interstitiums durch 2 Stämme des *N. medianus* bekannt geworden. An der Hand von *Halmaturus bennetti* ([8] tab. 131 fig. 2) erhält das 1., 2., 4. Interstitium nur je einen Zweig, das 3. dagegen zwei Zweige des *N. medianus*, die unter Bildung einer großen Insel sich erst in Höhe der Mittelhand wieder vereinigen. Auch diese Tatsache vermindert die Kraft des 2. Punktes des KÜKENTHAL'schen Beweises.

Wollten wir, was jedoch durchaus der Bestätigung bedarf, annehmen, daß in der gesamten Reihe der Säugetiere der *N. medianus*, wenn er es überhaupt tut, immer nur das Interstitium zwischen 3. und 4. Finger mit 2 Zweigen versorgt, so würde daraus für die *Balaenopteriden* folgen, daß deren 1. oder 2. Finger ausgefallen ist.

Im übrigen vermag ich das Verhalten des *M. extensor digitorum communis* wie auch des *M. flexor digitorum profundus* beim Seiwal, wie oben ausführlich geschildert wurde, als Stütze für die Annahme des Ausfalles des 1. Fingers anzuführen, abgesehen davon, daß von vornherein die größte Wahrscheinlichkeit für den Schwund eines Seitenfingers besteht.

Nach allem neige ich zu der Ansicht, daß bei den vierfingerigen Bartenwahlen der 1. Finger ausgefallen ist. Man könnte einwenden, daß es doch erstaunlich sei, daß einerseits ein Finger ausfallen, andererseits aber zwischen den Mittelfingern wiederum eine fingerartige Neubildung entstehen könne. Dem ist entweder dadurch zu begegnen, daß die landbewohnenden Vorfahren der Bartenwale, schon ehe sie sich dem Wasserleben anpaßten, vierfingerig waren, oder dadurch, daß die Brustflossen einen Funktionswechsel durchzumachen hatten (vom Locomotions- zum Steuerorgan)<sup>1)</sup>, dem ein Wechsel in der Entwicklungsrichtung parallel ging.

Neue Aufschlüsse und Beweismittel über die hier diskutierte Frage sind meines Erachtens zu erwarten einmal von einem genauen Studium der regelmäßig oder nur noch gelegentlich auftretenden Muskulatur der *Balaenoptera*-Flosse, speziell bei Arten, die hierin noch nicht untersucht sind, und dann vor allem von eingehenderen Kenntnissen über die gesamte Anatomie der Flosse der *Balaena*-Arten, insonderheit über deren Skelet, Muskeln und Nerven, zum Zwecke der Ermöglichung einer begründeten vergleichenden Anatomie zwischen *Balaena*- und *Balaenoptera*-Flossen.

1) Vgl. KÜKENTHAL [23], p. 311.

VIII. *Balaenoptera physalus* L. (*B. musculus*, Auct. (nec L.))  
Finnwal.

Das Material dieser Species beschränkte sich auf 2 fötale Flossenpaare, deren Längen L (s. S. 582) 21,6 und 45,2 cm betragen.

Carpus.

Die Handwurzel des Finnwales ähnelt der des Seiwales so sehr, daß ich nur kurz darauf einzugehen brauche. Wie bei letzterem finde ich auch beim Finnwal den Carpus aus 3 proximalen, 2 distalen Carpalelementen und dem Pisiforme zusammengesetzt. Bezüglich der Deutung der einzelnen Stücke verweise ich auf das beim Seiwal Gesagte. Überzählige Elemente, wie sie für den Finnwal von LEBOUcq [25], KÜKENTHAL [20] und STRUTHERS [36] besprochen und abgebildet werden, sind von mir nicht beobachtet. Die beiden distalen Carpalelemente haben unter sich etwa gleiche Größe, so daß  $c_{(1)}$  nicht mehr wie beim Seiwal das Metacarpale IV berührt, sind außerdem, wie auch das Radiale und Intermedium voneinander nicht oder nur sehr undeutlich getrennt. Das Metacarpale V erreicht die Ulna nicht. Bei dem kleineren Finnwalföt trennt das Ulnare, was beim Seiwal nicht beobachtet wurde, das Metacarpale V gänzlich vom Pisiforme und trägt so zur Bildung des Skeletrandes bei. Das Pisiforme ähnelt dem des Seiwales in Form und Größe.

Der Carpus ist an beiden Föten noch völlig unverknöchert. Für den Erwachsenen werden 6 verknöcherte Elemente, darunter das Pisiforme, angegeben von FLOWER [16] (*pi?*), MALM [27], KÜKENTHAL [20] und STRUTHERS [36]. Letzterer fand jedoch die Verknöcherung des Pisiforme bei 5 erwachsenen Finnwalen nur einmal und zwar bei dem der Länge nach in der Mitte stehenden Tier.

Metacarpalien und Phalangen.

Die Phalangenzählung (+ Metacarpalien; Zeichenerklärung s. S. 589) ergab:

Phalangenanzahl der Finger				Länge der Flossen (L) in cm	Zahl der Knochenkerne				
II	III	IV	V		in den Fingern				im Carpus
4	8	7	5	21,6	3	5	5	3	
5	8	7	4	45,2	4	6	6	3	0

In der Literatur fand ich folgende Zahlen (Metacarpalien nötigenfalls zugerechnet):

	II	III	IV	V	
VAN BENEDEEN, } [5]	4	6	6	4	} Erwachsene
GERVAIS					
DELAGÉ [13]	4	7	7	3	
WEBER [43]	4	7	6	4	
STRUTHERS [35]	{ 5	{ 8	{ 8	{ 5	} Föten
	{ 5	{ 7	{ 6	{ 4	
	{ 4 (+ 1)	{ 7 (+ 1)	{ 6 (+ 1)	{ 4 (+ 1)	
LEBOUCQ [25]	{ 5	{ 8	{ 8	{ 5	
	{ 5	{ 8	{ 8	{ 5	
KÜKENTHAL [20]	{ 5	{ 8	{ 8	{ 4	
	{ 5	{ 8	{ 8	{ 4	
	{ 4	{ 8	{ 7	{ 4	

Meine Angaben fügen sich im ganzen zwischen die sonst gegebenen der Erwachsenen und Föten, was wohl mit dem relativ hohen Alter der von mir untersuchten Föten zusammenhängt. Der aus den Tabellen im allgemeinen hervorgehenden geringen Phalangenabnahme im Lauf individueller Entwicklung wird durch die erste und auch dritte Angabe von STRUTHERS für den Erwachsenen widersprochen. Das (+ 1) bezieht sich auf „a terminal cartilage“; die Angabe 5885 stellt, wie der Autor angibt, gleichzeitig die Zahl der Knochenkerne in den Fingern dar (Länge des Tieres 65–66 feet). Die durch STRUTHERS dokumentierten hohen Phalangenzahlen des Erwachsenen scheinen mir dadurch erklärlich, daß, obwohl in mittlerem Alter die Phalangenzahlen abnehmen, später doch in den Endphalangen mehr als je eine Verknöcherung auftritt, wodurch bewiesen wird, daß es sich, wenigstens in diesen Fällen, bei der Abnahme der Phalangenzahl in mittlerem Alter recht eigentlich nicht um ein Verschwinden von Phalangen, sondern eben nur um die Rückbildung der Phalangengrenzen handelt (vgl. Finger II und IV beim Seiwal).

Der von KÜKENTHAL [21, 23] an 2 Föten und von CAMERANO [9] an einem Erwachsenen von *Balaenoptera physalus* L. aufgefundene und als Rudiment des 3. Fingers beschriebene freie Knorpelstab wurde auch von mir an beiden Händen des älteren Fötus zwischen den Mittelfingern beobachtet.

Meine Auffassung über die Bedeutung dieser Bildung habe ich in dem Kapitel über den Seiwal ausgesprochen. An der linken Flosse (Taf. 35 Fig. 1) setzt sich der 48 mm lange und an breitester Stelle 6,7 mm breite Stab aus 3 Phalangen zusammen, deren distalste jedoch 2 Phalangen entspricht. Der Knorpelstab der rechten Flosse ist 44 mm lang und besteht aus 3 Phalangen. Rechts wie links liegt der völlig unverknöcherte Stab in Höhe der 4. und 5. Phalange des Fingers III (Metacarpalien eingerechnet).

### Muskeln der Brustflosse.

Die Muskeln der Schulter mußten unberücksichtigt bleiben. Am Vorderarm fanden sich der *M. extensor digitorum communis*, der *M. flexor digitorum profundus* und der *M. flexor carpi ulnaris*. Lage und Umfang dieser Muskeln entspricht in allem Wesentlichen den Verhältnissen beim Seiwal; erwähnt möge werden, daß die Sehnen des radialen und ulnaren Anteiles des *M. flexor digitorum profundus* hier einen höheren Grad der Verschmelzung aufweisen als beim Seiwal, indem nicht nur die an Finger II, sondern auch die an Finger III vorhandene Sehne aus Fasern der Sehnen beider Anteile zusammengesetzt wird.

Abbildungen der hier genannten Muskeln werden von STRUTHERS [33] gegeben.

### Gefäße und Nerven der Brustflosse (Taf. 35).

Die Versorgung der Finnwalflosse durch Gefäße und Nerven geschieht im ganzen in analoger Weise wie beim Seiwal und daher soll, zumal auch das Material spärlich war, nur kurz darauf eingegangen und vornehmlich auf Unterschiede hingewiesen werden. Man vergleiche die Figg. 1 u. 2 auf Taf. 34 mit denen auf Taf. 35. Über die Nerven des Finnwales besteht eine Mitteilung durch KÜKENTHAL [23].

#### a. Venen.

Venae comitantes in der für den Seiwal beschriebenen spezifischen Ausbildung sind nicht beobachtet. Ferner treten in dem Hautvenennetz der Dorsalseite der Flosse 2 Hauptstämme deutlicher hervor; der eine, der auch beim Seiwal erkennbar war, verläuft längs des Außenrandes der Ulna, der andere etwa längs deren Innenrande (Taf. 35 Fig. 2).

## b. Arterien.

Die *Art. ulnaris* (*art. uln*) (Taf. 35 Fig. 1) unterscheidet sich in keiner Weise von der des Seiwales, auch ist das Lageverhältnis zum *N. ulnaris* (*n. uln*) genau das gleiche wie dort. Anders verhält sich hierin die andere Hauptarterie. Sie ist in der Ellenbogen-egend ein einfaches Gefäß, tritt nicht in die Muskelmasse des *M. flexor digitorum profundus* ein und hält sich bei ihrem Verlauf zur Hand in die unmittelbare Nachbarschaft des *N. medianus* (*n. med*). Danach muß sie als *Art. mediana* (*art. med*) angesprochen werden. Ihre Verzweigungen verbreiten sich an der Hand wie die Fingeräste der *Art. interossea volaris* (*art. int. vol*) beim Seiwal. Die Arterie des 2. Interstitiums spaltet sich, wie es auch die Vene tut, kurz vor Erreichung des Knorpelstabes in 2 Zweige, die rechts und links von ihm verlaufen.

## c. Nerven.

Die an der Seiwalflosse beschriebenen Nerven wurden auch hier beobachtet.

Vom *N. axillaris* (*n. ax*) konnte nur der Hautzweig, der *N. cutaneus humeri posterior*, gefunden werden (Taf. 35 Fig. 2), da bei der Abtrennung der Flossen vom Rumpf die übrigen Teile mit entfernt waren.

Der *N. musculo-cutaneus* (*n. musc.-cut*) (Taf. 35 Fig. 1 u. 2) ist gut entwickelt und sendet an beiden hierauf untersuchten Flossen, einer des größeren und einer des kleineren Fötus, einen ansehnlichen Zweig am Außenrand des Radius herum zur Dorsalseite, wo er sich über dem Radius bis gegen den Carpus hin ausbreitet.

Der *N. medianus* (*n. med*) (Taf. 35 Fig. 1) erreicht in Begleitung der gleichnamigen Arterie den Carpus. In Höhe des Olecranon zweigt sich der *N. interosseus dorsalis* (*n. int. dors*), das Unterarminterstitium durchbrechend, zur Dorsalseite der Flosse ab, wo er sich wie beim Seiwal ausbreitet, d. h. mit seinem Hauptzweig das 1. Interstitium versorgt.

Die aus dem *N. medianus* hervorgehenden *Nn. digitales volares* verlaufen zur Radialseite des Fingers II und zu den 3 Fingerinterstitien. 3 Flossen konnten hieraufhin untersucht werden. Bei der einen war der zum 2. Interstitium gehende Fingernerv einfach, bei der 2. doppelt, bei der 3. befand sich zwischen den zum 2. und 3. Interstitium ziehenden Nerven ein feiner Zweig mit 2 noch

feineren Seitenästen, von denen sich der eine zum 2., der andere zum 3. Interstitium wandte. Das 2. und 3. Interstitium wurde also durch je einen kräftigen und je einen feinen Nerv versorgt (vgl. Fig. Z rechts).

Der N. ulnaris (*n. uln*) (Taf. 35 Fig. 1) begleitet unter Abgabe von Seitenästen die Art. ulnaris zur Handwurzel. Am Olecranon gibt er den Ramus dorsalis N. ulnaris (*R. dors. n. uln*) zur anderen Seite der Flosse ab (Taf. 35, Fig. 2). Die Endzweige des N. ulnaris kreuzen das Pisiforme volar und verbreiten sich in dem zwischen Finger V und Pisiforme gelegenen Teil der Handfläche. In einem Fall teilte sich der N. ulnaris kurz vor dem Pisiforme in 2 gleich starke Äste; der eine verlief wie beschrieben, der andere zog zum 3. Interstitium, ohne hier jedoch mit dem betreffenden Zweige des N. medianus zu anastomosieren, ohne auch wie beim Seiwal doppelt zu sein.

Der N. radialis (*n. rad*) (Taf. 35 Fig. 2) konnte nur 2mal präpariert werden und wies hierbei verschiedene Verhältnisse auf. Beiden Fällen gemeinsam ist die Versorgung des M. extensor digitorum communis durch den Ramus profundus N. radialis (*R. prof. n. rad*). Im übrigen gibt der Nerv das eine Mal auf der Dorsalseite der Flosse einen Zweig zum Gebiet des Ramus dorsalis N. ulnaris, das andere Mal, entsprechend einem unbedeutenden auch beim Seiwal beschriebenen Zweig, einen solchen quer über den Humerus zum radialen Rand der Flosse ab, wo sich sein Verbreitungsgebiet zwischen das des N. axillaris und das des oben beschriebenen dorsalen Astes des N. musculo-cutaneus einschiebt (Taf. 35 Fig. 2).

Ein Ramus superficialis N. radialis (*R. superf. n. rad*), wie ihn die Seiwalflosse aufweisen kann (Fig. V 1), ist nicht beobachtet, was ohne Zweifel (vgl. Fig. V 3) mit dem Vorhandensein des kräftigen N. interosseus dorsalis (*n. int. dors*) zusammenhängt.

---

An dieser Stelle möchte ich es nicht unterlassen, Herrn Geheimrat Prof. Dr. BRAUN und Herrn Prof. Dr. LÜHE für ihre gütige Unterstützung während des Entstehens dieser Arbeit meinen besten Dank auszusprechen.

---

## Literaturverzeichnis.

1. ALBRECHT, PAUL, Über die cetoide Natur der Promammalia, in: Anat. Anz., Vol. 1, 1886, p. 338—350.
2. VAN BAMBEKE, Sur le squelette de l'extrémité antérieure des Cétacés, in: Mém. couronnés autres Mém. Acad. Sc. Belgique, 8<sup>o</sup>, Vol. 18, 3, 1866 (Juin).
3. —, Quelques remarques sur les squelettes de cétacés conservés à . . ., in: Bull. Acad. Sc. Belgique (2), Vol. 26, No. 7, 1868.
4. VAN BENEDEN, P. J., Le Rorqual du Cap de Bonne-Espérance et le Képorkak des Groenlandais, *ibid.* (2), Vol. 18, No. 12, 1864, p. 389—400.
5. VAN BENEDEN et GERVAIS, Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles, Paris 1880 (Atlas Paris 1868—1879).
6. BRAUN, M., Über das Brustflossenskelett der Cetaceen, in: Schrift. phys.-ökonom. Ges. Königsberg i. Pr., Vol. 48, 1907, p. 400—410.
7. —, Das Skelett eines Weisswales (*Delphinapterus leucas* PALL.), *ibid.*, Vol. 49, 1908, p. 409—412.
8. BRONN, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Vol. 6, Abt. 5.
9. CAMERANO, L., Ricerche intorno alla struttura della mano e delle ossa pelviche nella *Balaenoptera musculus*, in: Atti Accad. Sc. Torino, Vol. 32, 1896—1897, p. 311—319. Französisches Resumé, in: Arch. ital. Biol., Vol. 27, 1897, p. 196—201.
10. CARLSSON, A., Zur Anatomie des *Hyperoodon diodon*, in: Bihang Svenska Vet.-Akad. Handl., Vol. 13, Afd. 4, No. 7, 1888.
11. CARTE and MACALISTER, On the anatomy of *Balaenoptera rostrata*, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 158, 1868.

12. CUVIER, G., Recherches sur les ossemens fossiles, Vol. 8, part. 2, Paris 1836, p. 75—328.
13. DELAGE, Y., Histoire du Balaenoptera musculus échoué etc., in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 3, 1885.
14. ESCHRICHT, D. F., Untersuchungen über die nordischen Walthiere, Leipzig 1849.
15. FISCHER, P., Cétacés du Sud-ouest de la France, in: Act. Soc. Linn. Bordeaux, Vol. 35, 1881, p. 5—219.
16. FLOWER, W. H., Notes on the skeletons of Whales in the principal museums of Holland and Belgium, in: Proc. zool. Soc. London, 1864, p. 384—420.
17. —, Observations upon a Fin-Whale (*Physalus antiquorum*, GRAY), *ibid.*, 1865, p. 699.
18. KÜKENTHAL, W., Über die Hand der Cetaceen, in: Anat. Anz., Vol. 3, 1888, p. 638—646.
19. —, Über die Hand der Cetaceen (2. Mitteilung), *ibid.*, Vol. 3, 1888, p. 912—916.
20. —, Dasselbe, (3. Mitteilung), *ibid.*, Vol. 5, 1890, p. 44—52.
21. —, Cetologische Notiz, *ibid.*, Vol. 5, 1890, p. 709—710.
22. —, Mitteilungen über den Carpus des Weisswals, in: Morphol. Jahrb., Vol. 19, 1893, p. 56—64.
23. —, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, in: Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena, Vol. 3, Teil 1, 1889, p. 1—220, Teil 2, 1893, p. 221—448.
24. LÉBOUCQ, H., La nageoire pectorale des Cétacés au point de vue phylogénique, in: Anat. Anz., Vol. 2, 1887, p. 202—208.
25. —, Recherches sur la morphologie de la main chez les mammifères marins, Pinnipèdes, Siréniens, Cétacés, in: Arch. Biol., Vol. 9, 1889, p. 571—648.
26. LILLJEBORG, W., Synopsis of the Cetaceous Mammalia of Scandinavia, in: Ray Soc. London 1866. Recent Memoirs on the Cetacea, p. 219—309.
27. MALM, A. W., Hvaldjur i Sveriges Museer år 1869, in: Svenska Vet. Akad. Handl. (2), Vol. 9, 1870.
28. PERRIN, J. B., Notes on the anatomy of *Balaenoptera rostrata*, in: Proc. zool. Soc. London, 1870, p. 805.
29. RAPP, W., Die Cetaceen, zoologisch-anatomisch dargestellt. Stuttgart und Tübingen 1837.
30. RUDOLPHI, K. A., Über *Balaena longimana*, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1829, p. 133—144.
31. RYDER, J. A., On the development of the Cetacea, in: U. S. Comm. Fish Fisheries, Part 13, Report for 1885, p. 427—488.

32. STERLING, ST., Beiträge zur Kenntnis der Muskulatur des Schultergürtels und der Vorderextremität bei Zahn- und Bartenwalen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46, 4. u. 5. Heft, 1910, p. 667—680.
  33. STRUTHERS, J., On some points in the anatomy of a great Fin-whale (*Balaenoptera musculus*), in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 6, 1872, p. 107—125.
  34. —, Account of rudimentary finger muscles found in the Greenland Right-whale (*Balaena Mysticetus*), *ibid.*, Vol. 12, 1878, p. 217—224.
  35. —, On some points in the anatomy of a Megaptera longimana (Part 2, The limbs), *ibid.*, Vol. 22, 1888, p. 240—282.
  36. —, On the carpus of the Greenland Right-whale (*Balaena mysticetus*) and of Finwhales, *ibid.*, Vol. 29, 1895, p. 145—187.
  37. —, On the external characters and some parts of the anatomy of a Beluga (*Delphinapterus leucas*), *ibid.*, Vol. 30, 1896, p. 124—156.
  38. SYMINGTON, J., Observations on the Cetacean flipper, with special reference to hyperphalangism and polydactylism, *ibid.*, Vol. 40 [(3) Vol. 1], 1906, p. 100—109.
  39. TURNER, W., A specimen of Rudolphi's whale (*Balaenoptera borealis* or *laticeps*), *ibid.*, Vol. 16, 1882, p. 471—484.
  40. —, The anatomy of a second specimen of Sowerby's whale (*Mesoplodon bidens*), *ibid.*, Vol. 20, 1885, p. 144—188.
  41. —, The Lesser Rorqual (*Balaenoptera rostrata*) in the Scottish Seas, with observations on its anatomy, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 19, 1892, p. 36—75.
  42. —, The skeleton of a Sowerby's whale, *Mesoplodon bidens*, stranded at St. Andrews, and the morphology of the manus in *Mesoplodon*, *Hyperoodon* and the *Delphinidae*, *ibid.*, Vol. 29, 1908—1909, part 7, No. 41.
  43. WEBER, M., Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen. 2. Abschnitt. Beiträge zur Anatomie und Phylogenie der Cetaceen, Jena 1886.
  44. —, Anatomisches über Cetaceen. I. Über den Carpus der Cetaceen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 13, 1888, p. 616—653.
  45. ZUCKERKANDL, E., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes, I. Teil, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 4, 1894.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Muskeln.

*a-f* s. Text

*m. abd. dig. V* M. abductor digiti quinti

*m. ext. c. r* M. extensor carpi radialis

*m. ext. dig. com* M. extensor digitorum communis

*m. fl?* s. Text

*m. fl. c. u* M. flexor carpi ulnaris

*m. fl. dig. prof* M. flexor digitorum profundus

*m. tr*  $\left. \begin{array}{l} \textit{c. l} \text{ caput longum} \\ \textit{c. e. i} \text{ caput externum, internum} \end{array} \right\}$  M. triceps

### Arterien.

*art. int. com* Art. interossea communis

*art. int. dors* Art. interossea dorsalis

*art. int. vol* Art. interossea volaris

*art. med* Art. mediana

*art. uln* Art. ulnaris

### Nerven.

*n. ax* N. axillaris

*n. int. dors* N. interosseus dorsalis

*n. med* N. medianus

*n. musc.-cut* N. musculo-cutaneus

*n. rad* N. radialis

*n. uln* N. ulnaris

*R. dors. n. uln* Ramus dorsalis N. ulnaris

*R. prof. n. rad* Ramus profundus N. radialis

*Adv* Adventitia

*E* Ellenbogenband

*e. F* elastische Fasern

*e. Fbl* elastisches Faserblatt

*H* Humerus

*Int* Intima

*Med* Media

*O. u* Olecranon ulnae

*pi* Pisiforme

*R* Radius

*U* Ulna

*v* Stamm des Hautvenennetzes

## Tafel 33.

Muskeln und Bänder der linken Brustflosse von *Balaenoptera borealis*  
LESSON. Fötus.

- Fig. 1. Oberarm, ventrale Fläche (Beugeseite).  
 Fig. 2. Ganze Flosse, dorsale Fläche (Streckseite).  
 Fig. 3. Ganze Flosse, ventrale Fläche (Beugeseite).

## Tafel 34.

Gefäße und Nerven<sup>1)</sup> der linken Brustflosse von *Balaenoptera borealis*  
LESSON. Fötus E.

- Fig. 1. Ventrale Fläche der ganzen Flosse. 1 : 1,74.  
 Fig. 2. Dorsale Fläche der ganzen Flosse. 1 : 1,74.  
 Fig. 3. Stück der Art. interossea volaris mit Venae comitantes aus  
der Ellenbogengegend. 5,5 : 1.  
 Fig. 4. Stück der Art. ulnaris mit Venae comitantes aus der Gegend  
des Olecranon. 5,5 : 1.  
 Fig. 5. Querschnitt durch die in Fig. 4 wiedergegebene Art. ulnaris  
mit Venae comitantes. Elastische Faserfärbung durch Resorcin-Fuchsin.  
61 : 1.

## Tafel 35.

Gefäße und Nerven<sup>1)</sup> der linken Brustflosse von *Balaenoptera physalus* L.  
Fötus (L = 45,2 cm).

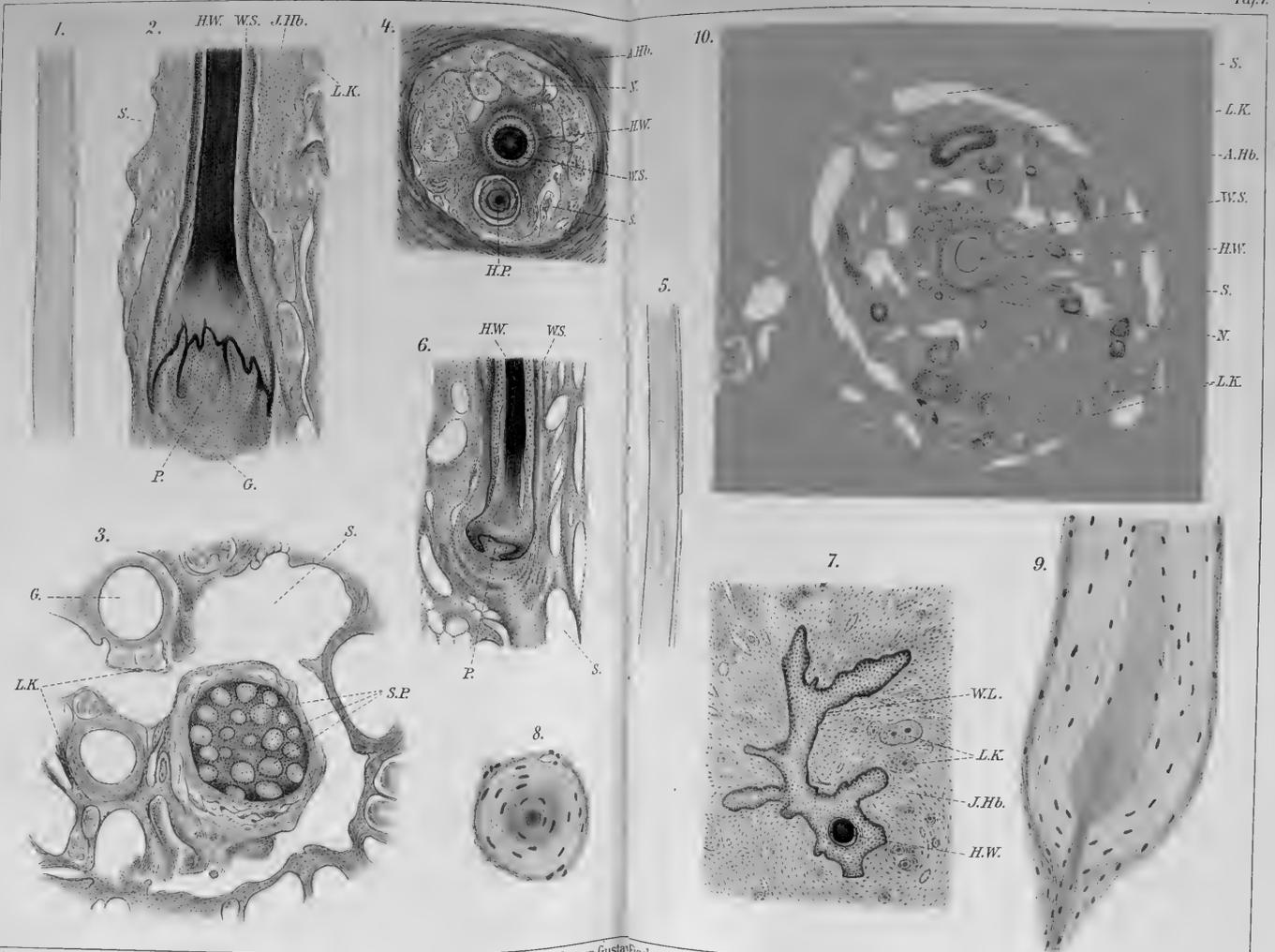
- Fig. 1. Ventrale Fläche der ganzen Flosse. 1 : 1,75.  
 Fig. 2. Dorsale Fläche der ganzen Flosse. 1 : 1,75.

1) Grau die Venen. Tritt ein Gefäß oder Nerv von einer Flossenfläche zur anderen über, so ist die Stelle des Durchtritts auf beiden Flächen mit einem \* versehen. — Auf der Handfläche liegen die Gefäß- und Nervenbündel zwischen den Fingern und bezeichnen also die Lage der Interstitien.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.





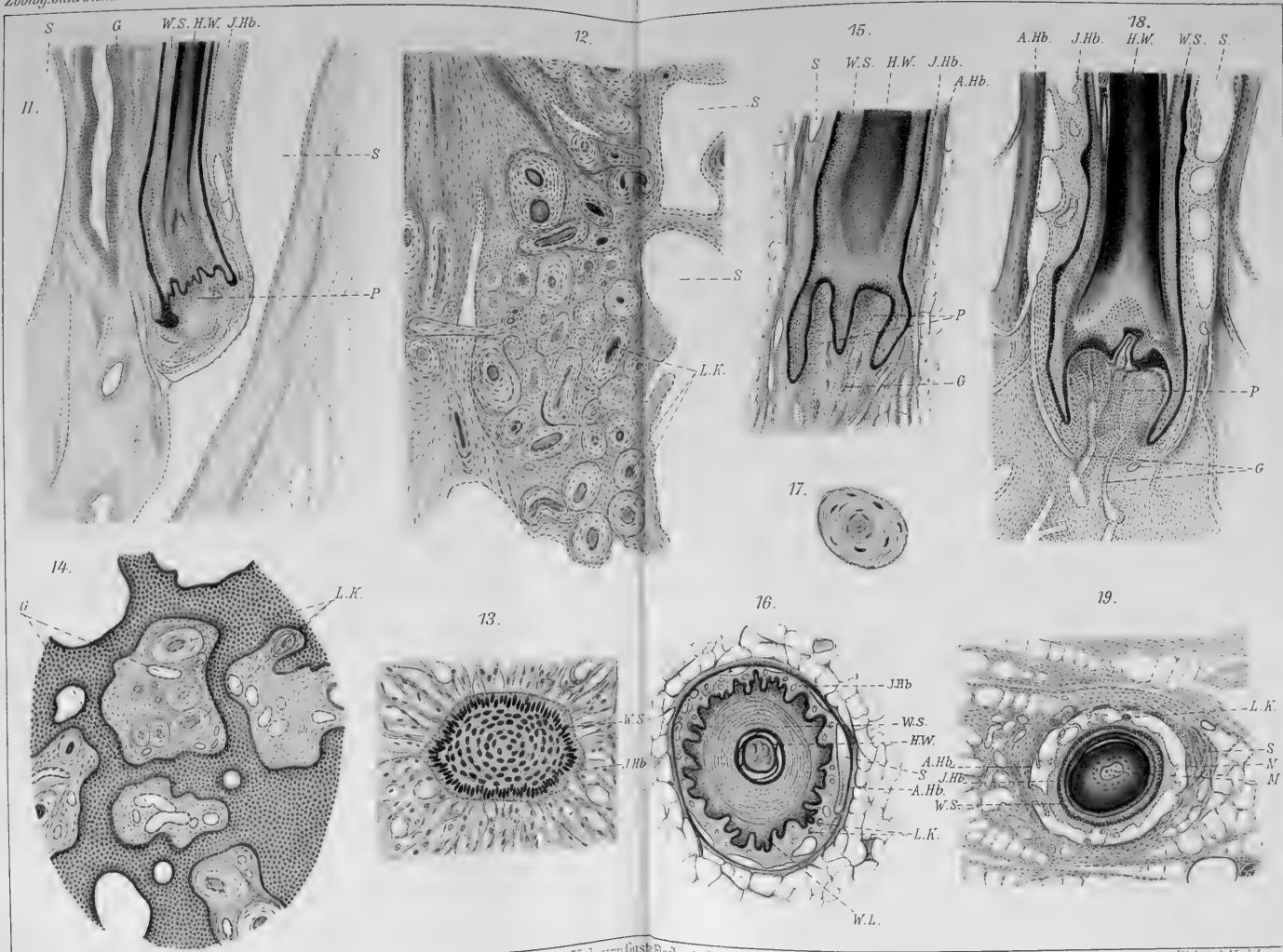


Japha Fig 1,5,8,9  
 Schapitz Fig 4,7  
 Wangerin Fig 2,3,6,10





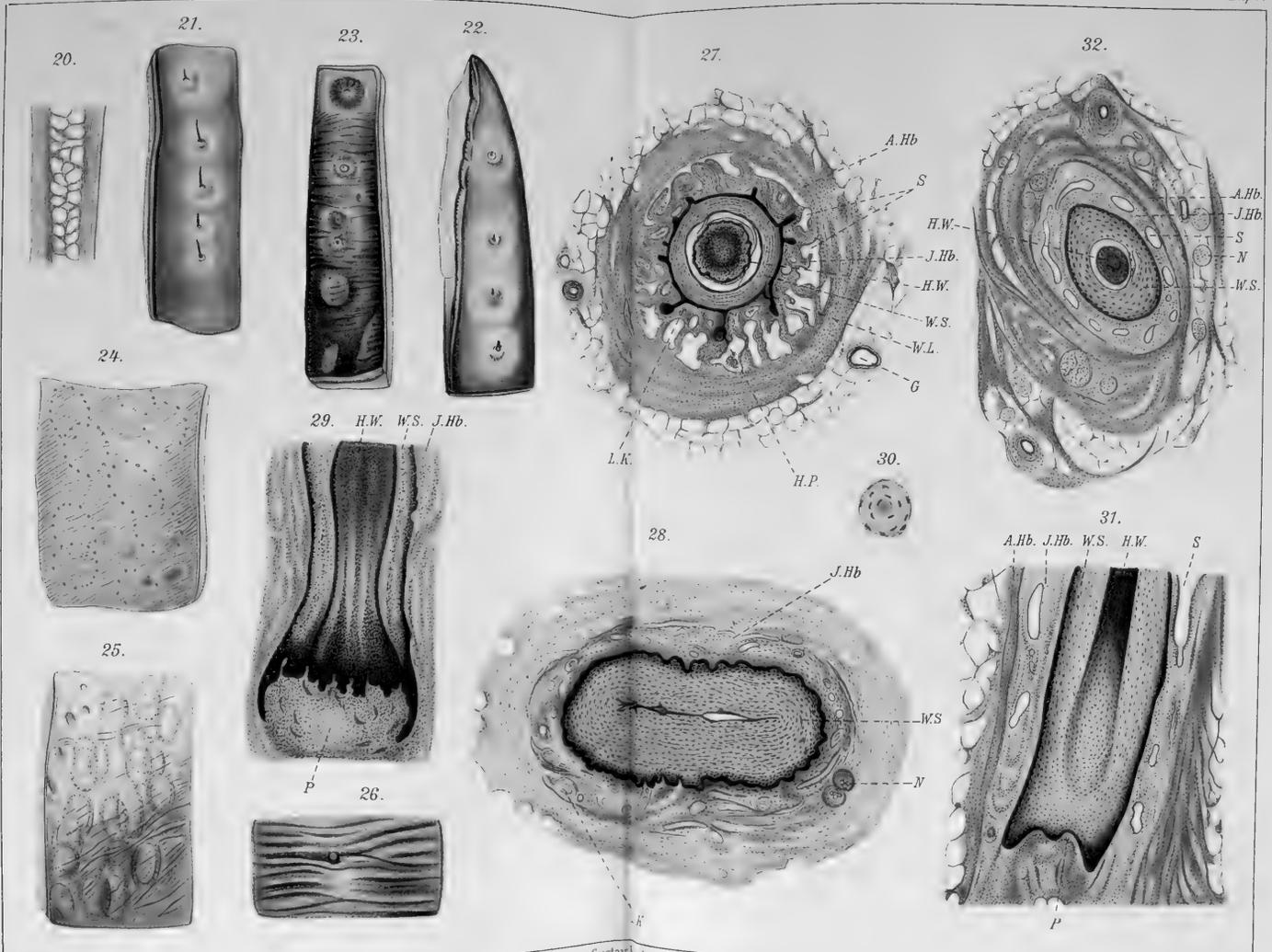


























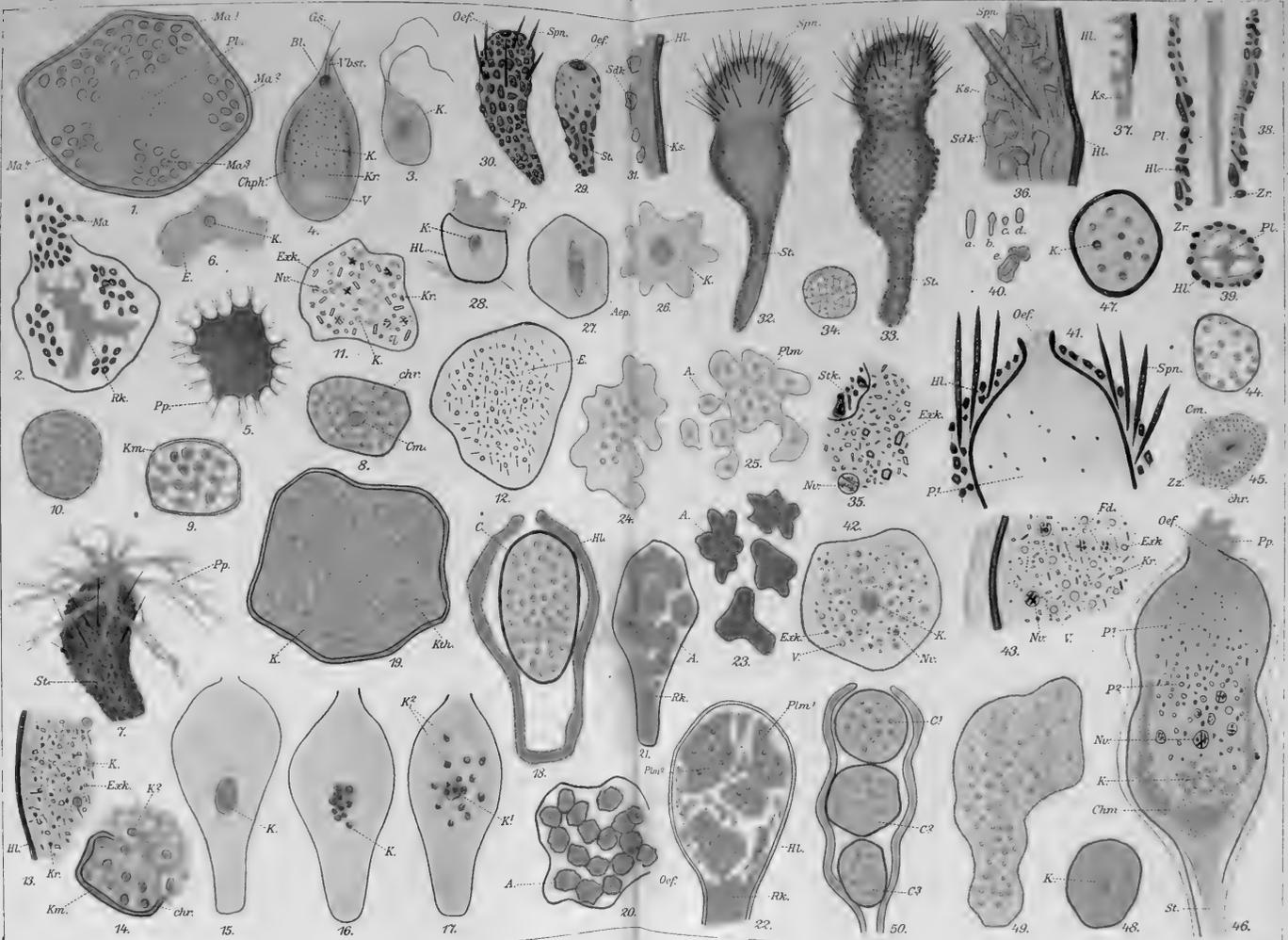










Fig. 5.



Fig. 4.



Fig. 1.



Fig. 3.

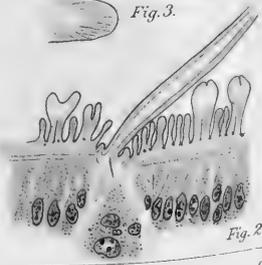


Fig. 2.



Fig. 9.



Fig. 6.

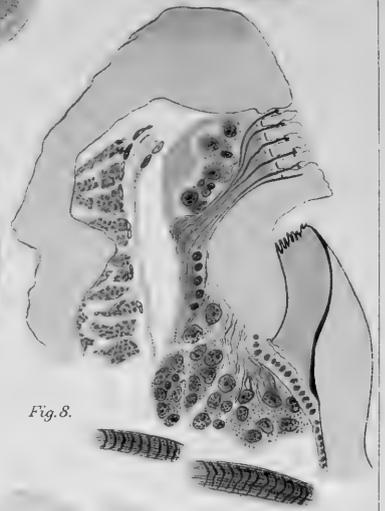


Fig. 8.



Fig. 10.



Fig. 7.









Fig. 11.

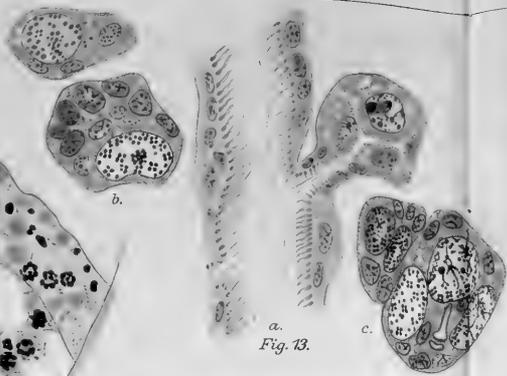


Fig. 13.

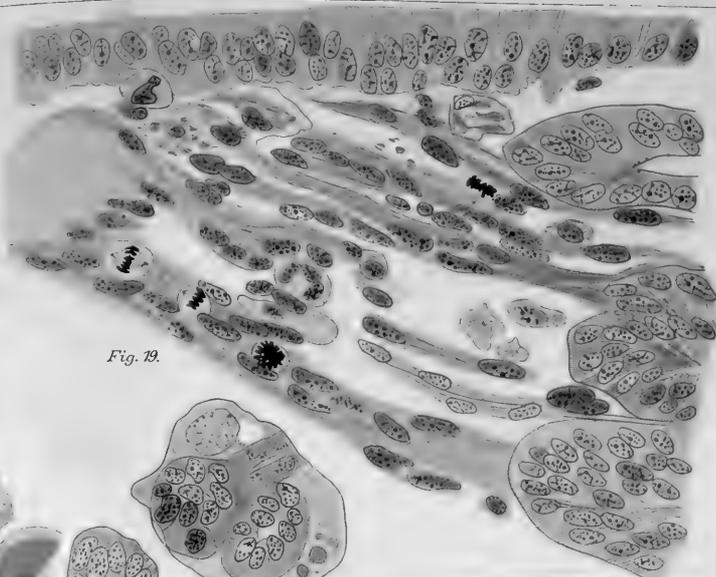


Fig. 19.

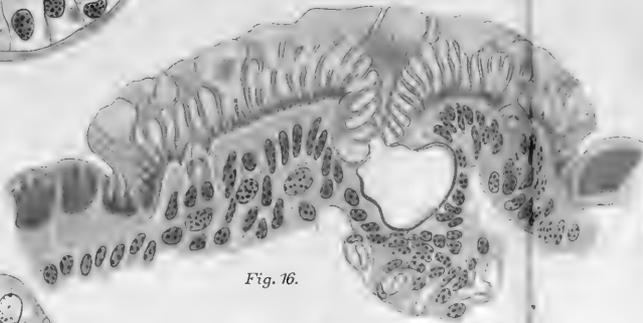


Fig. 16.

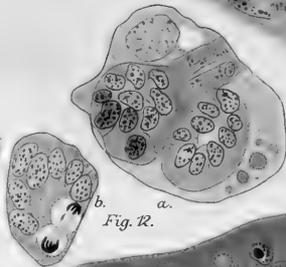


Fig. 12.



Fig. 14.

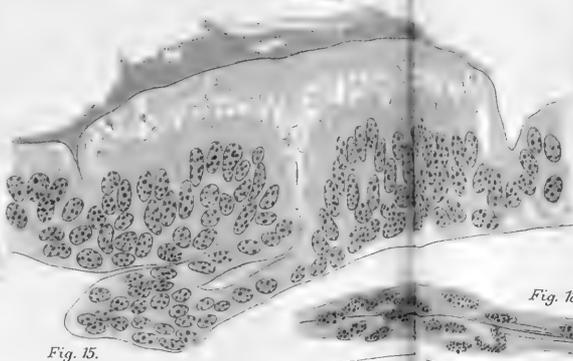


Fig. 15.

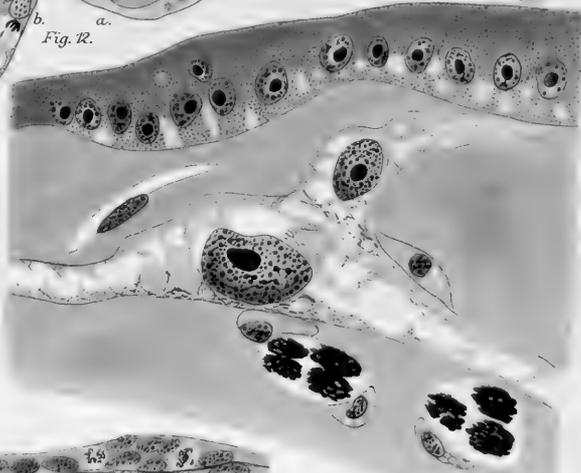
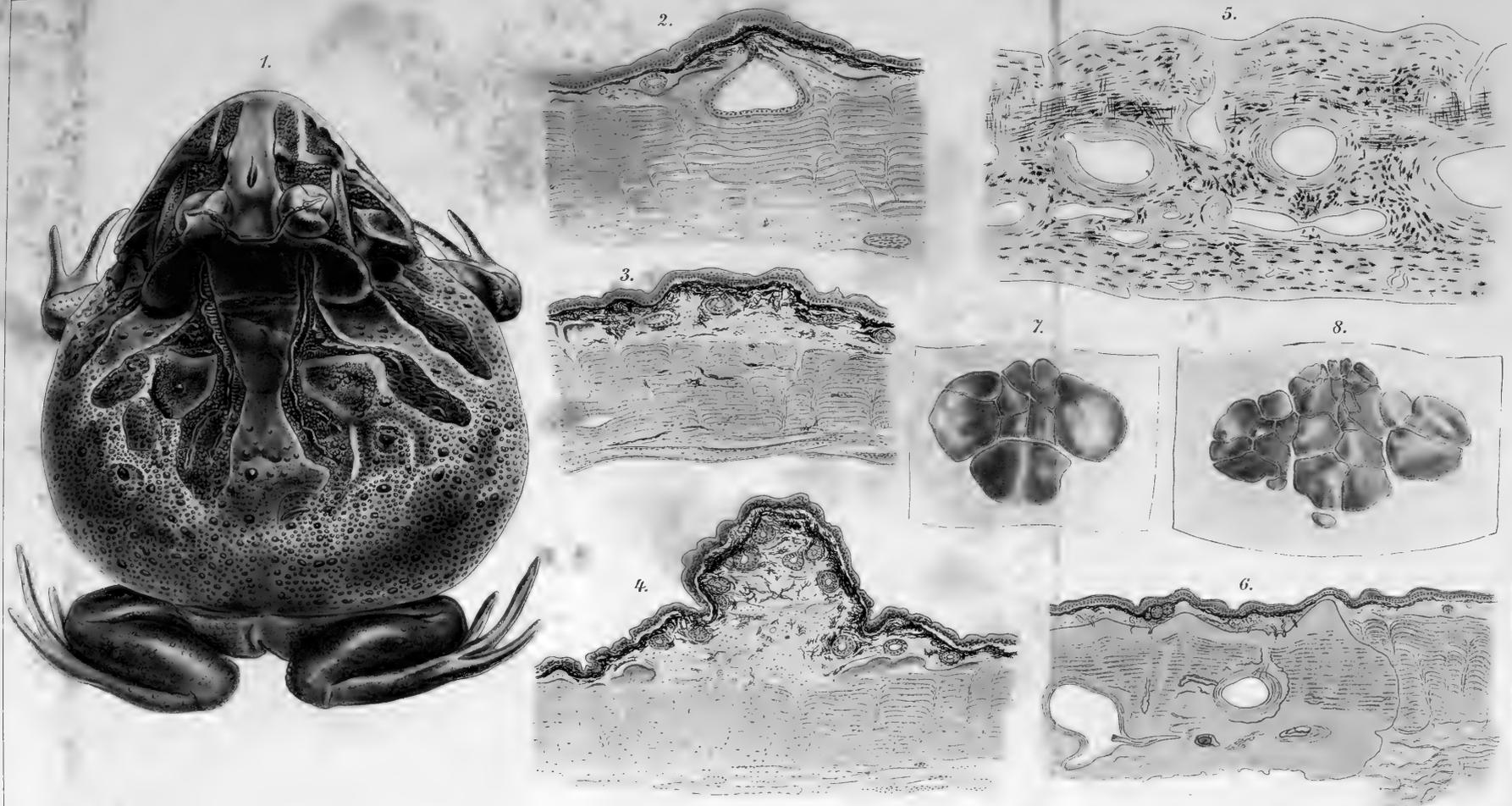


Fig. 17.

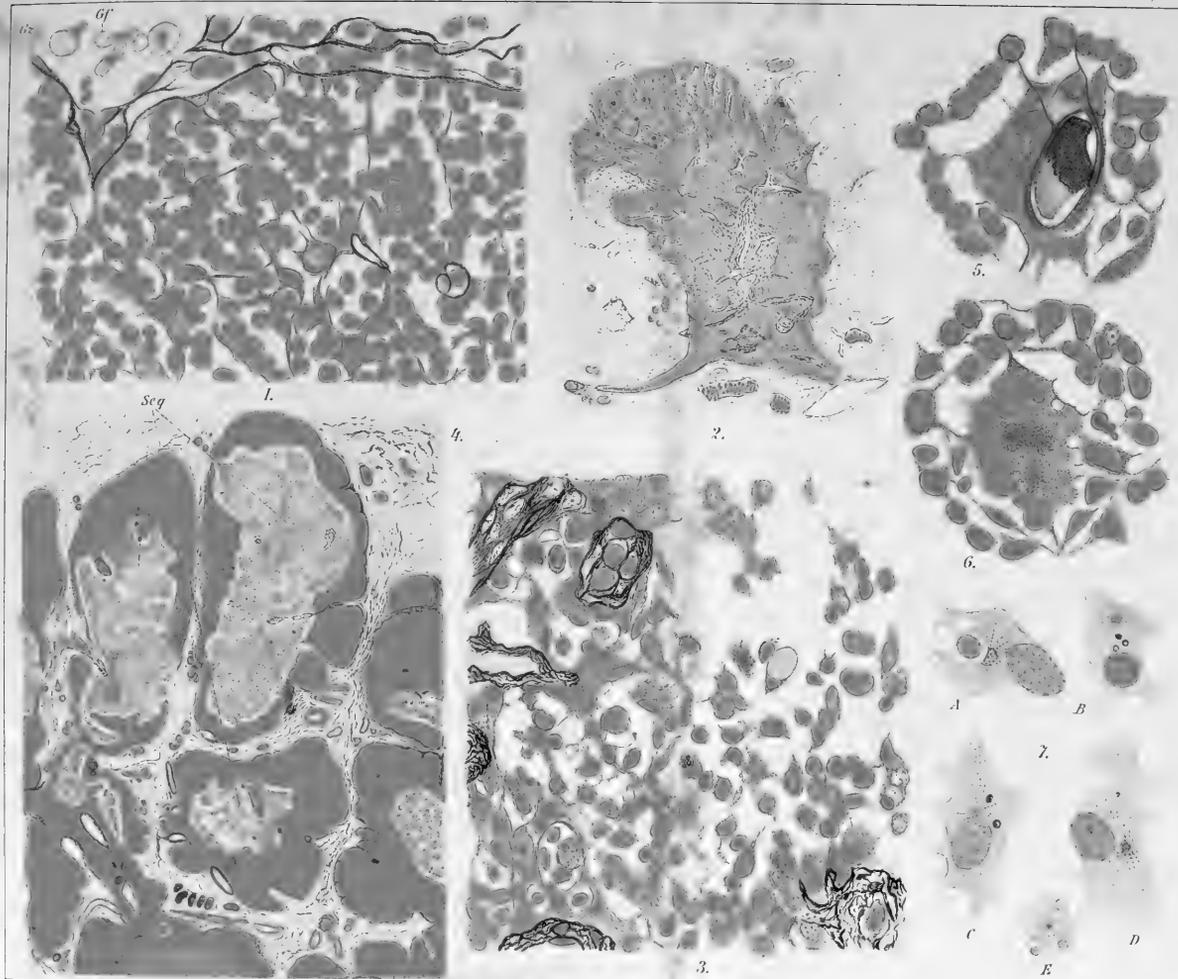


Fig. 18.

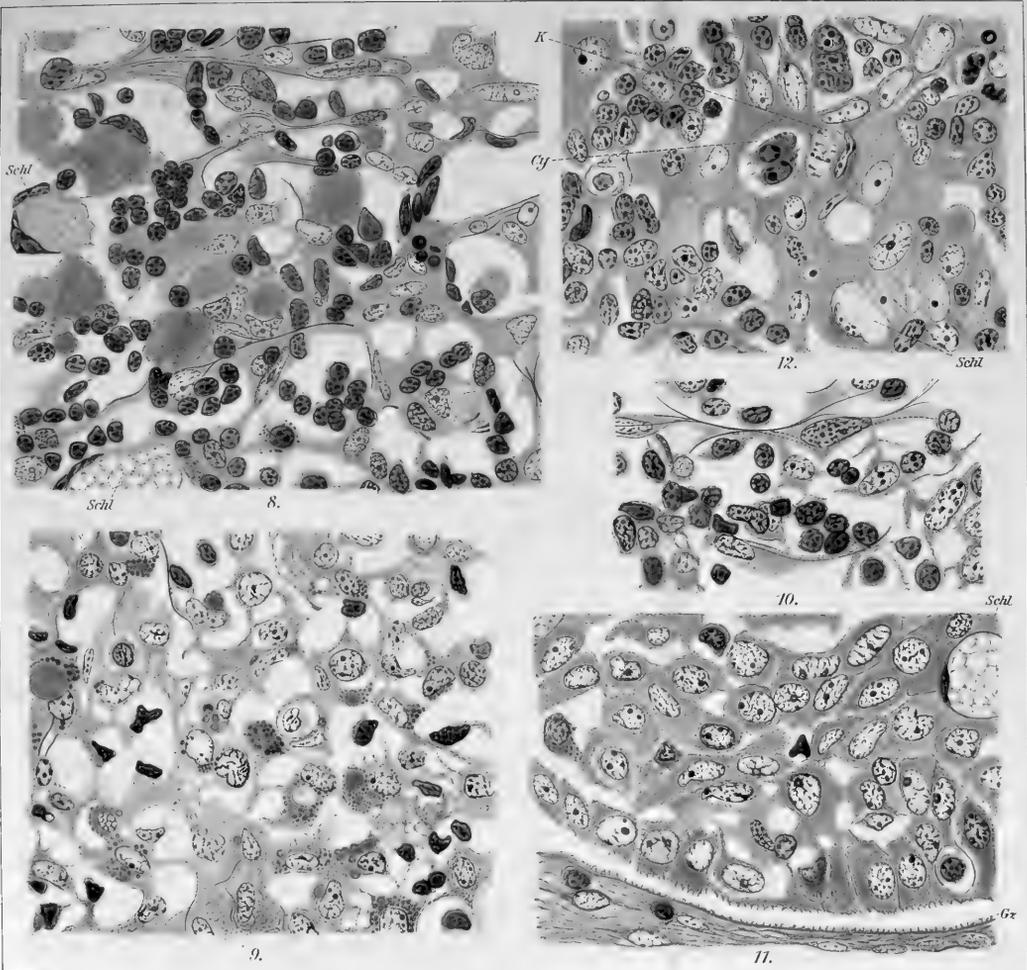








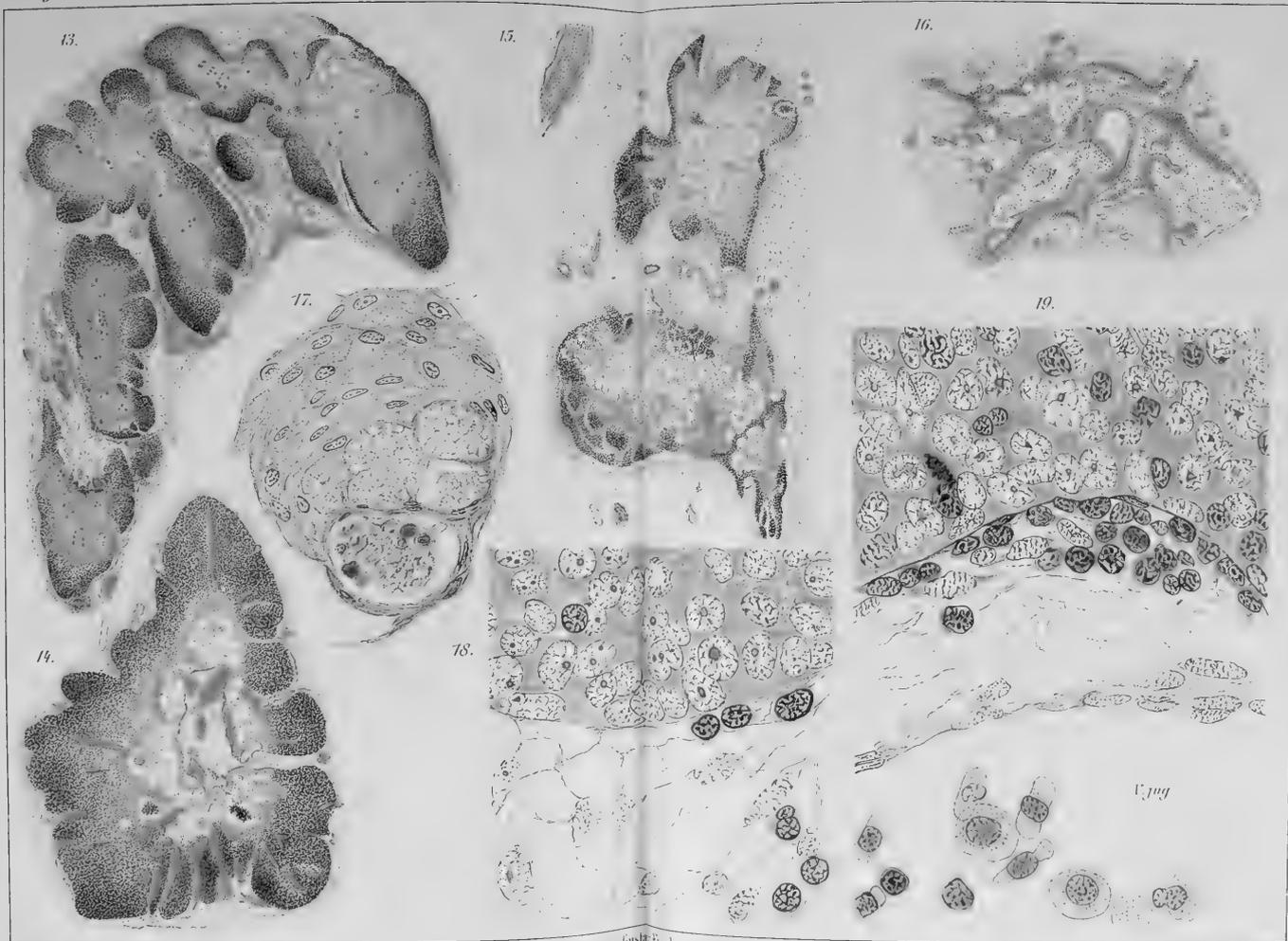








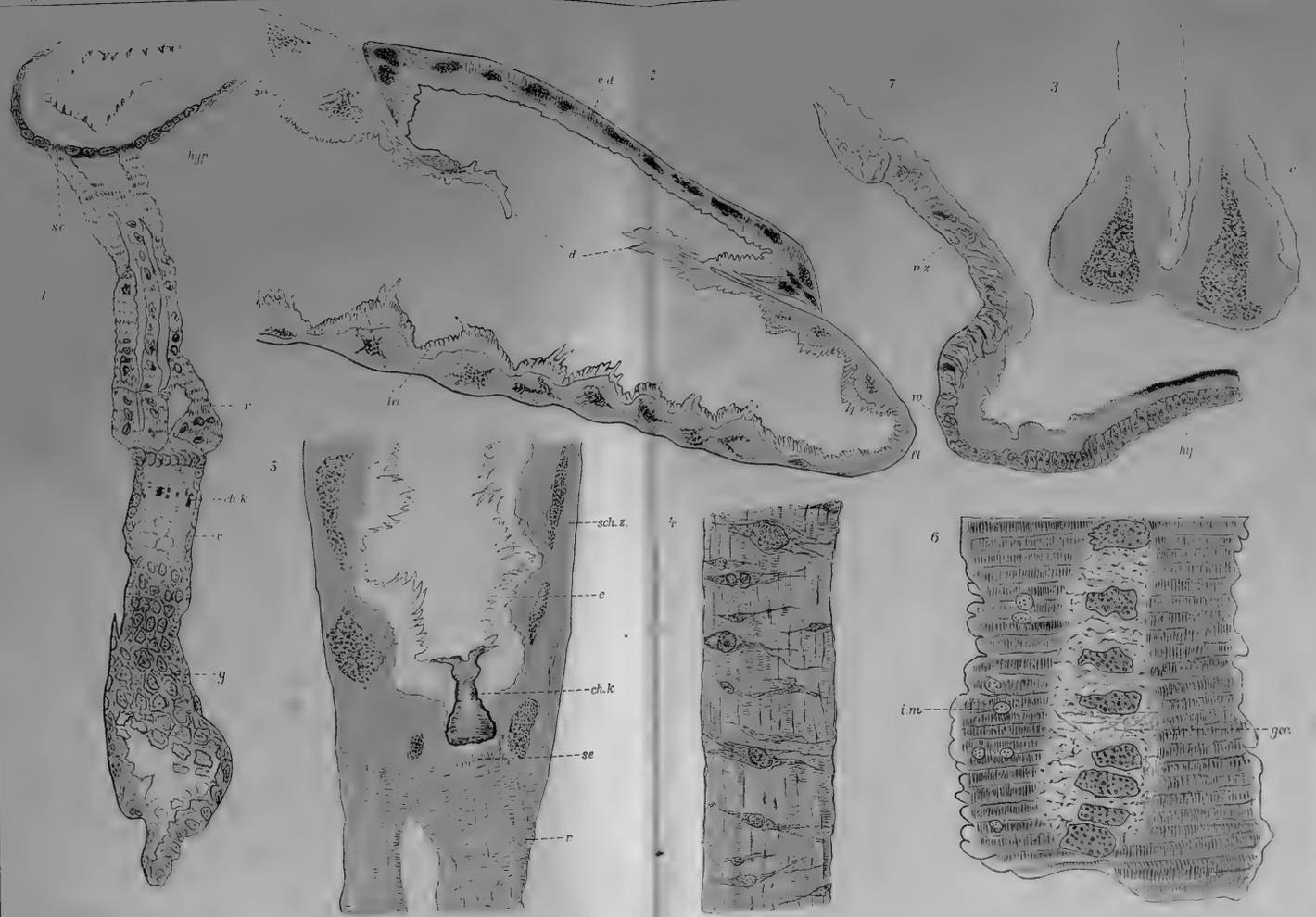








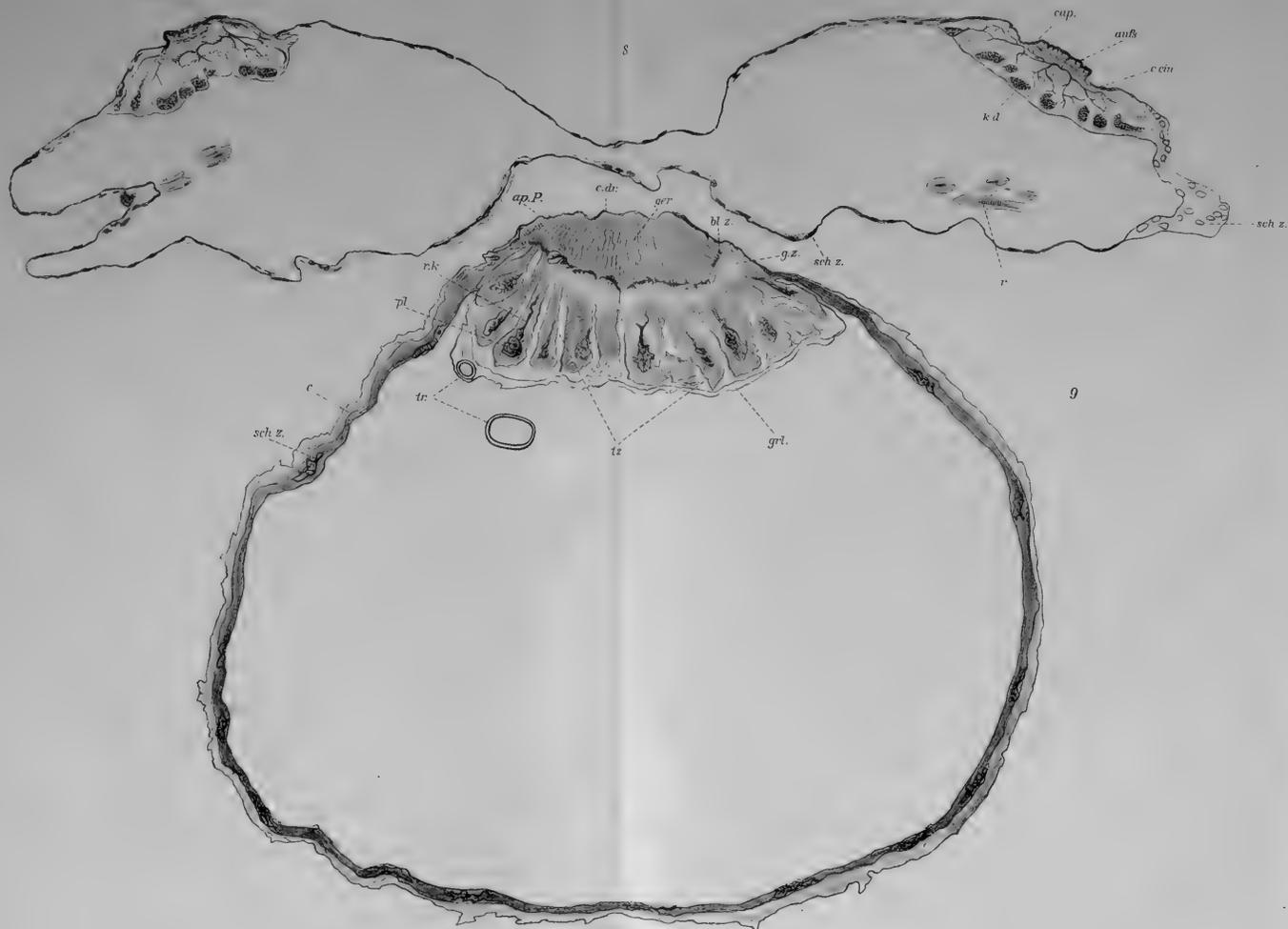


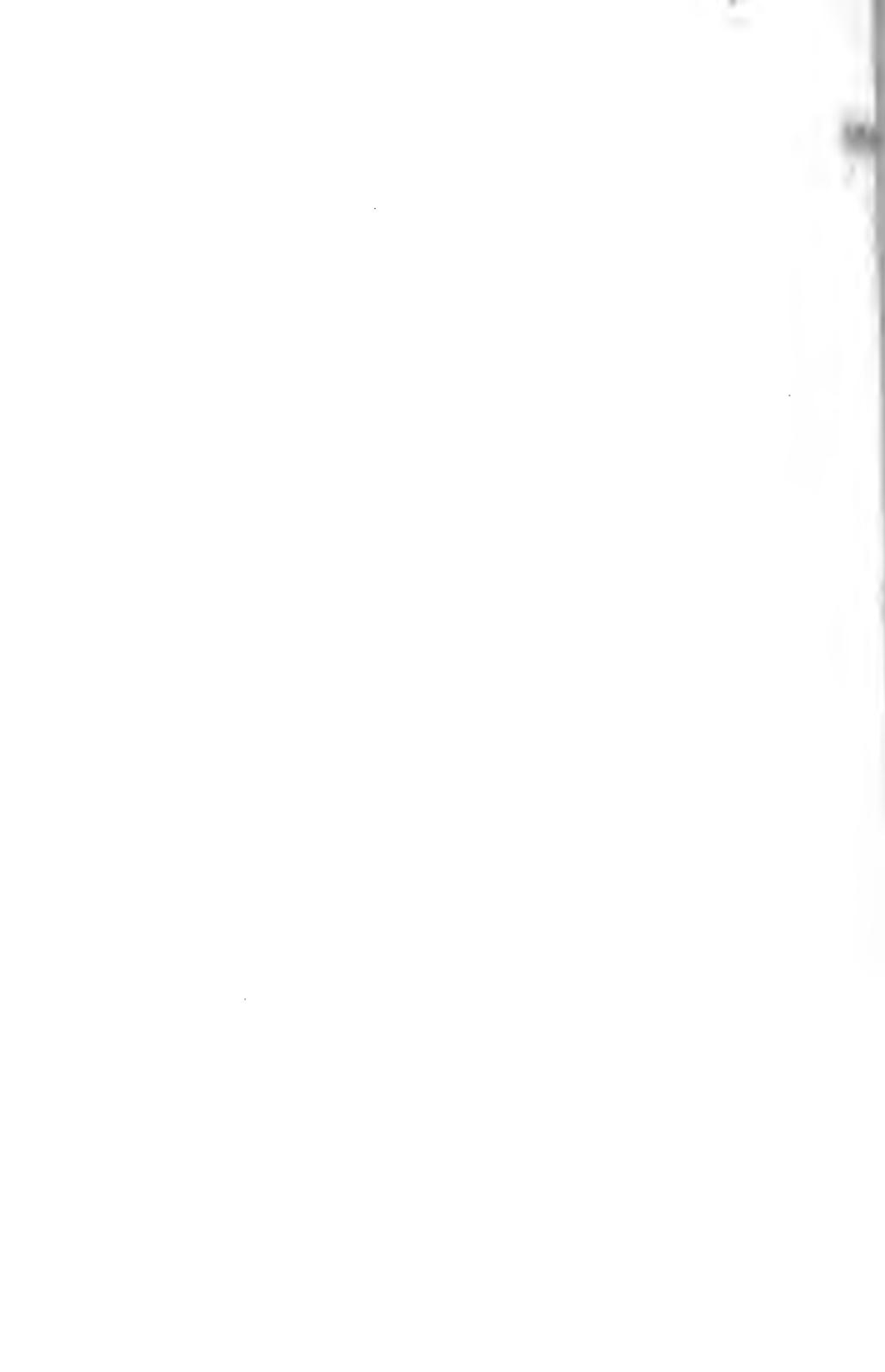






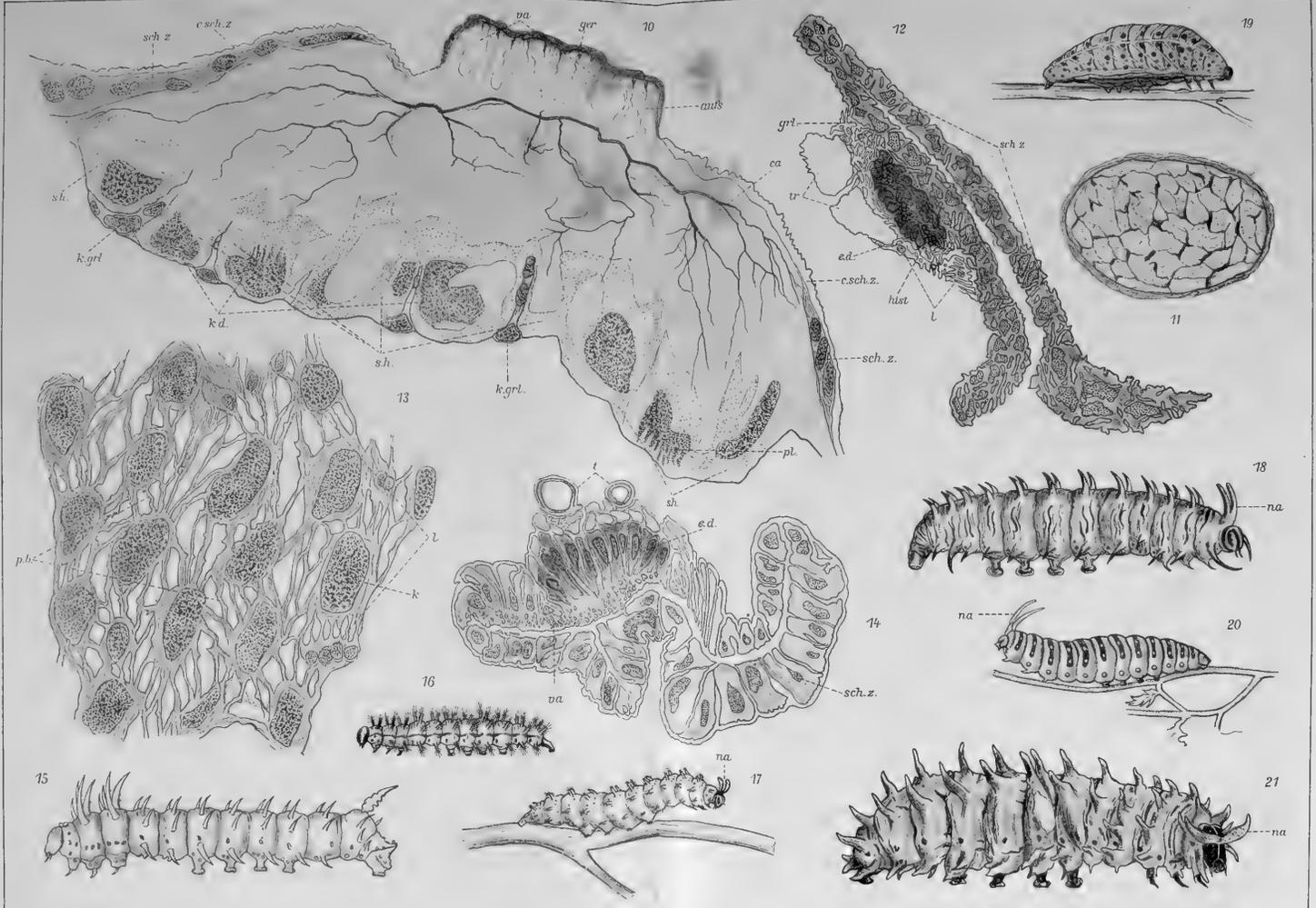
















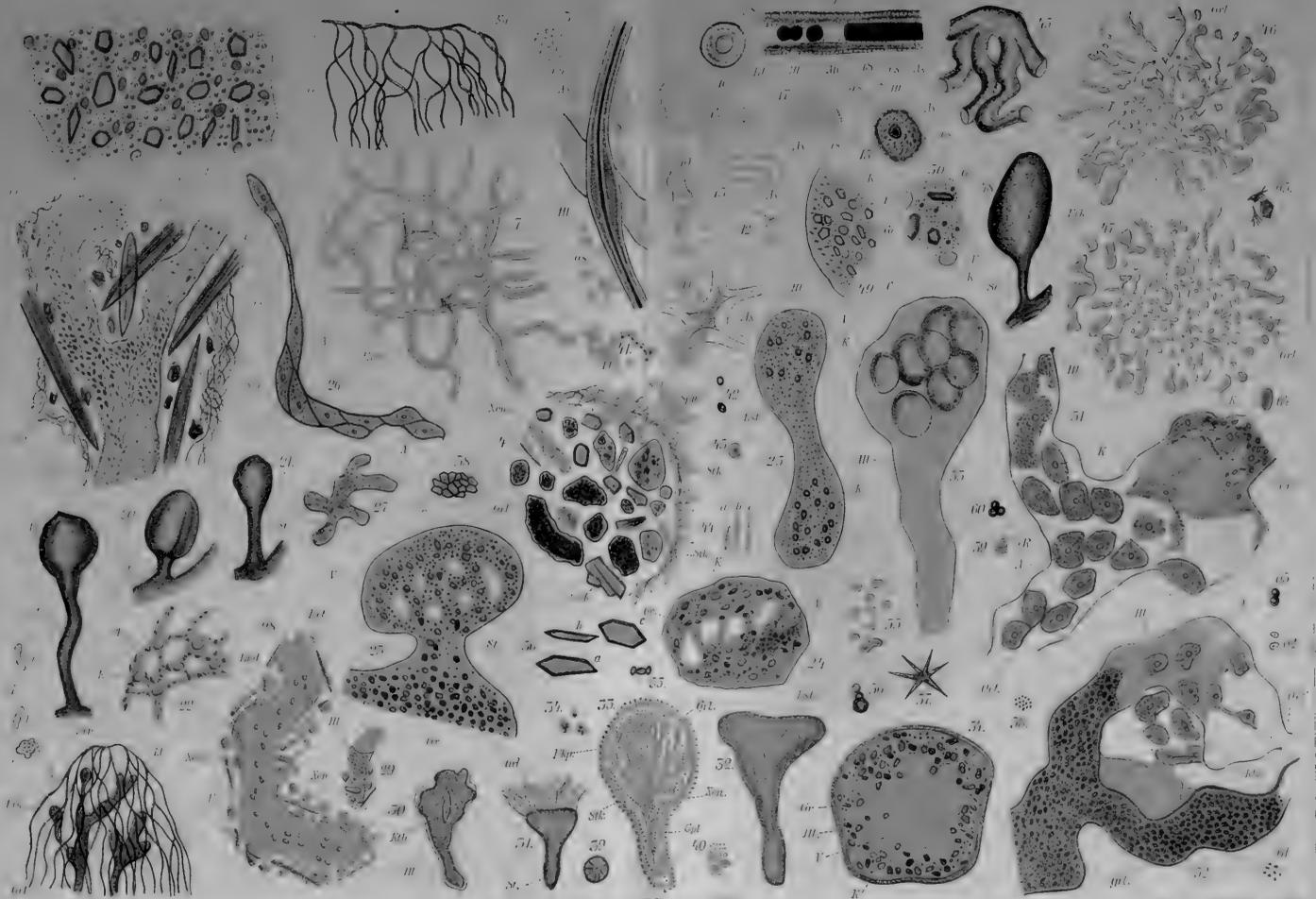




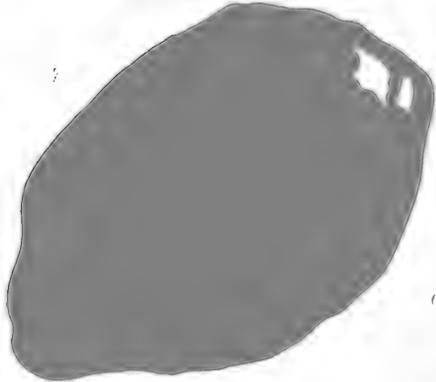
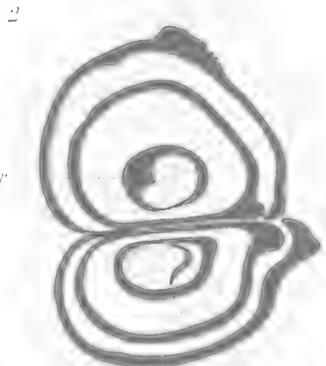
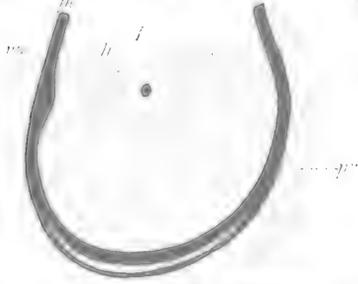
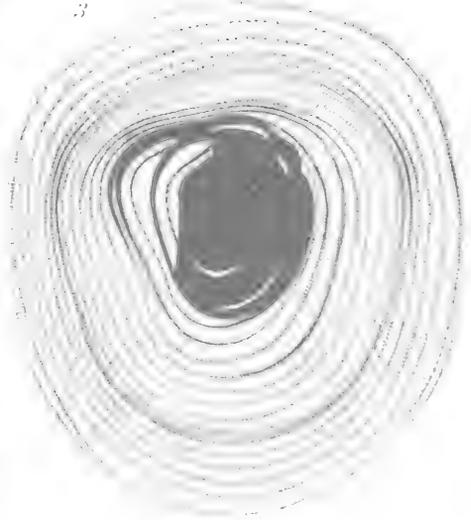












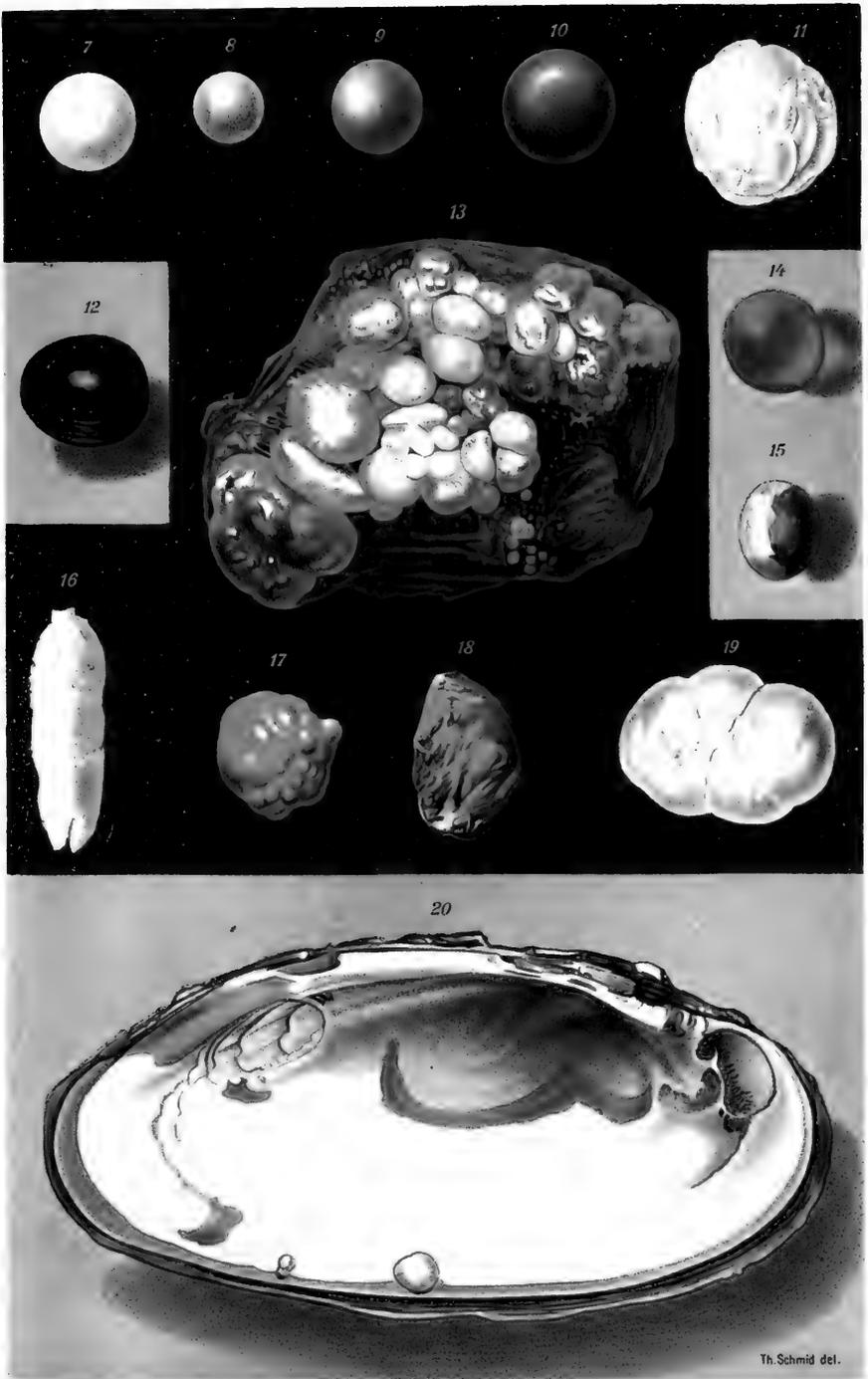
mu

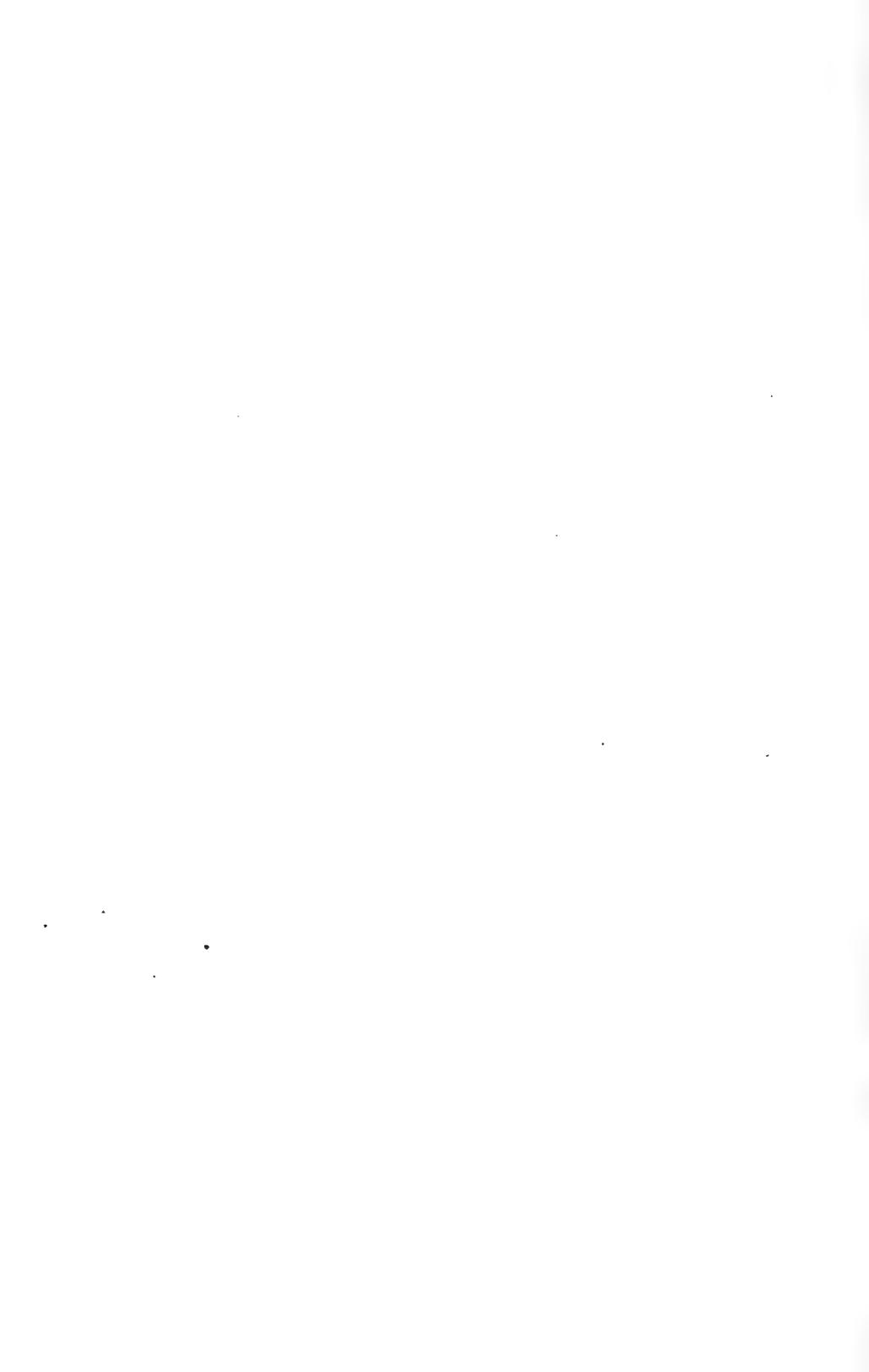
pr

pe



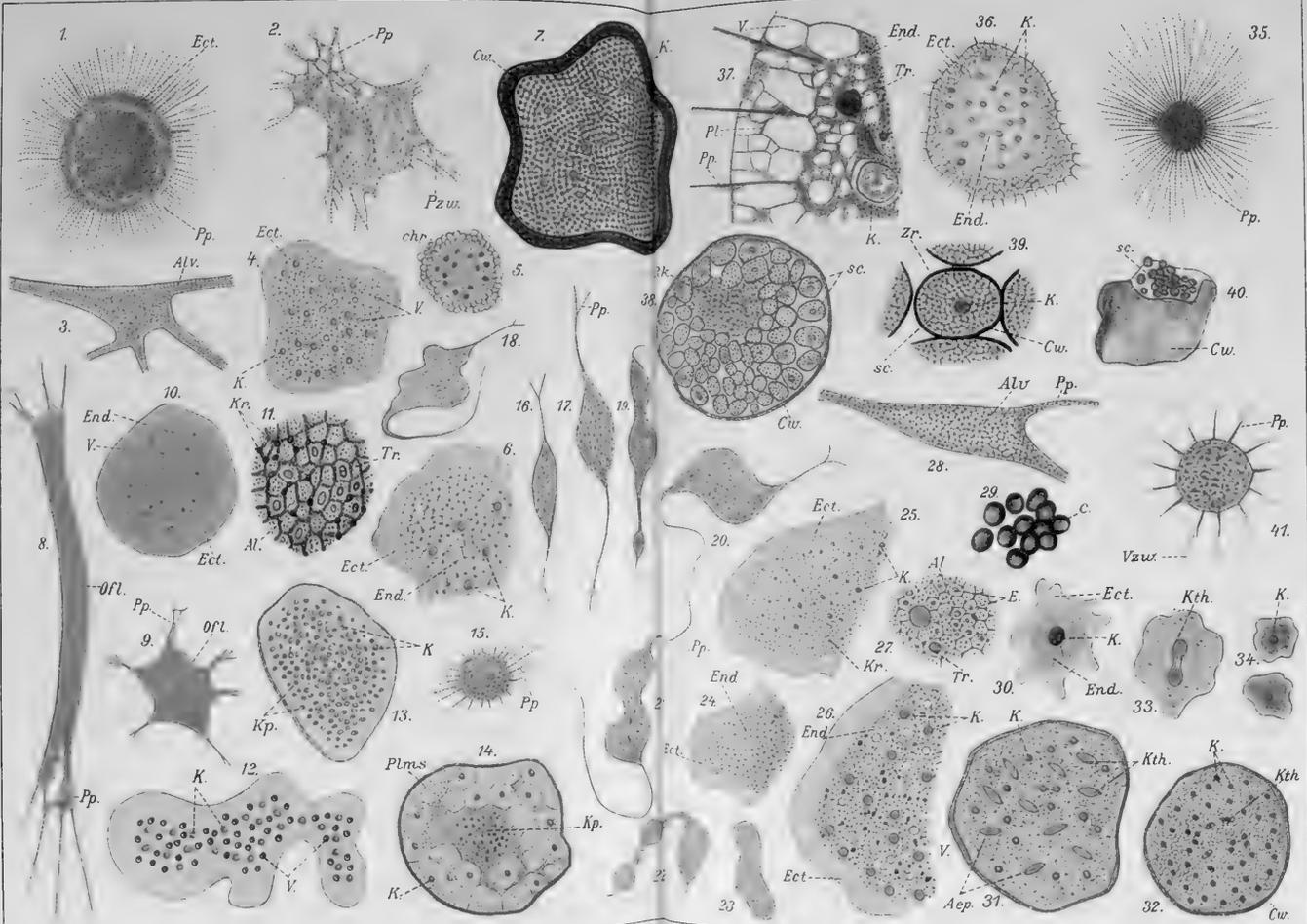








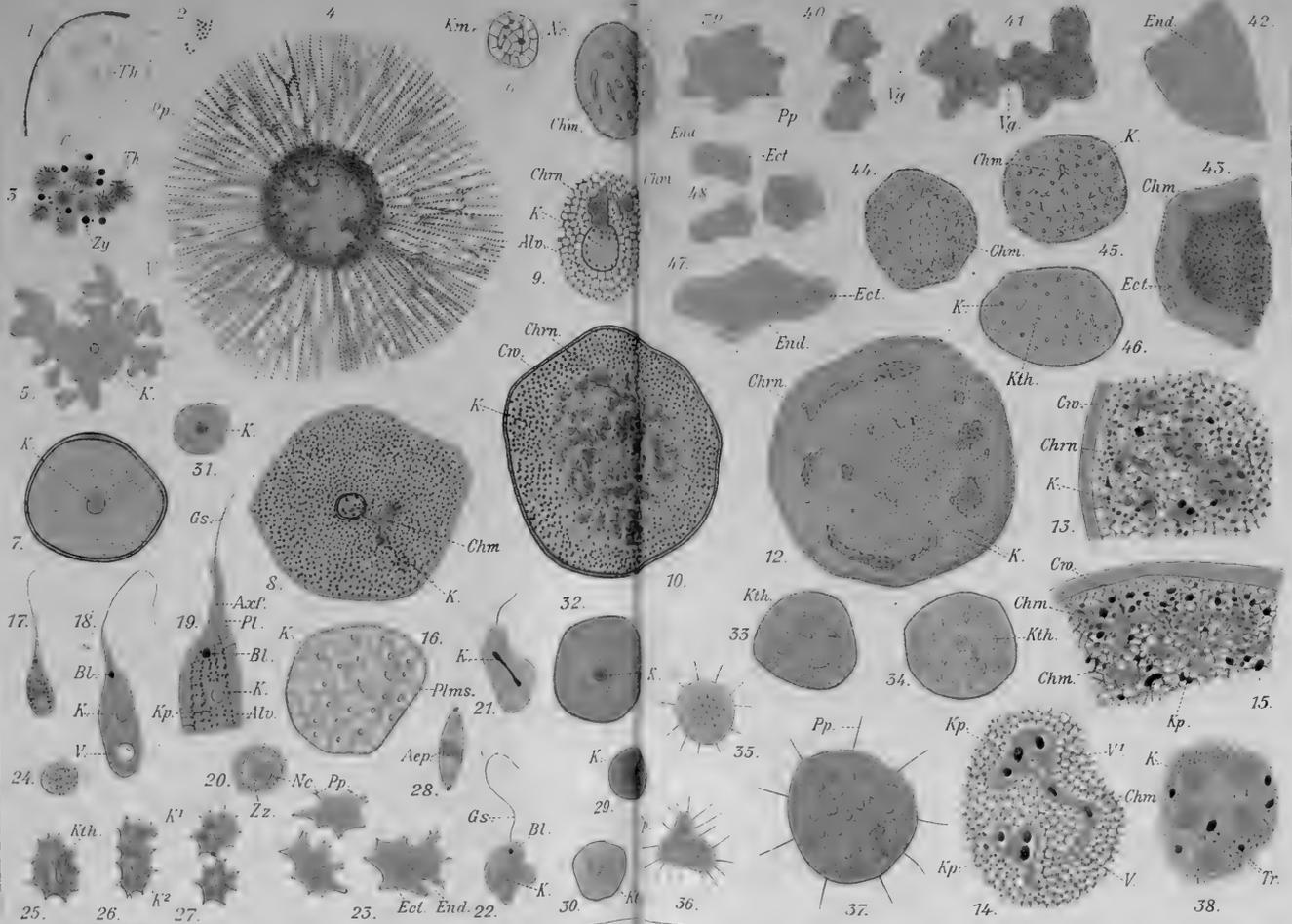


































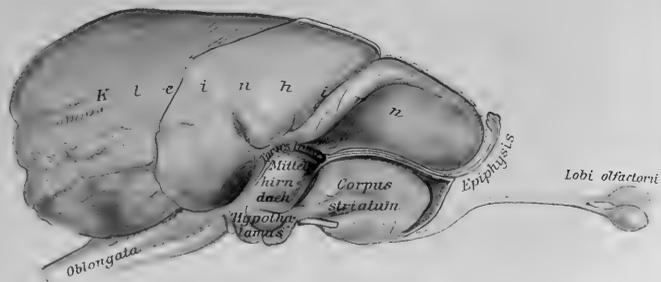




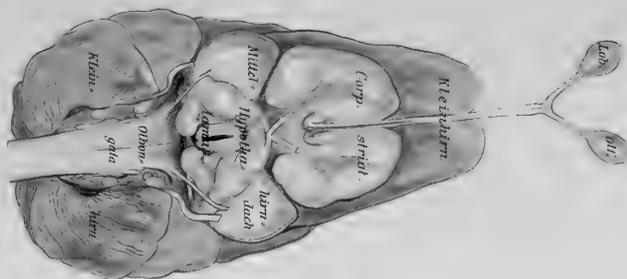




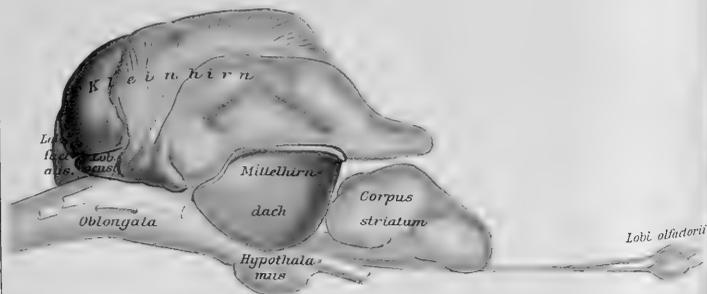
1.



2.



3.



4.

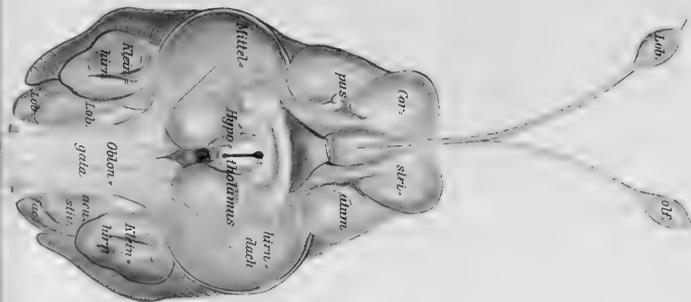


Fig. 1 u. 2. *Mormyrus kanume*; Fig. 3 u. 4. *Petrocephalus* sp. Fig. 1 u. 3. von der Seite, Fig. 2 u. 4. ventral gesehen.

















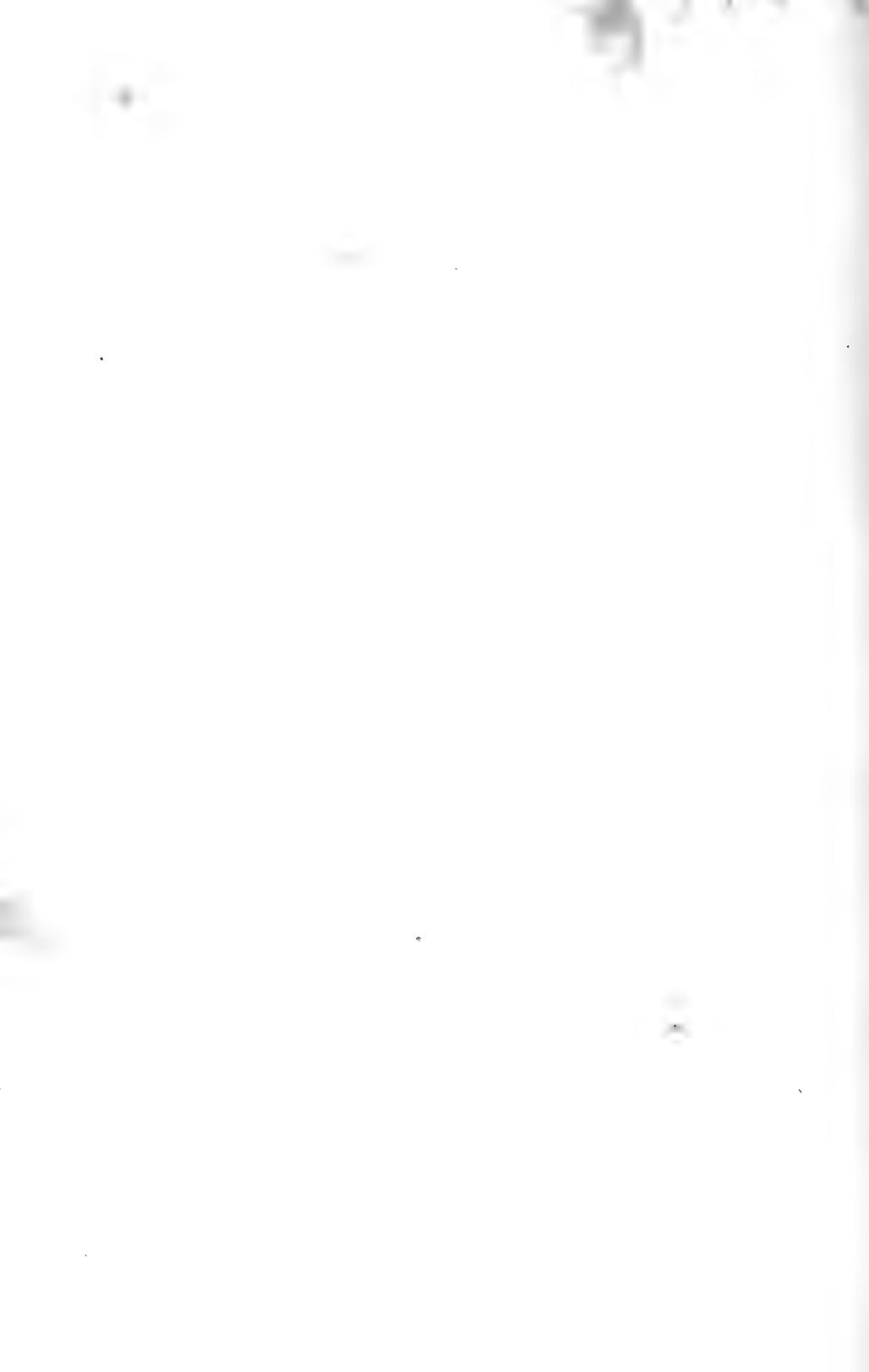








Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 2a

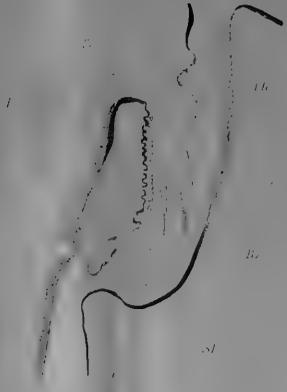
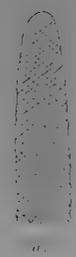


Fig. 2b



a.



b.

Fig. 2c, d







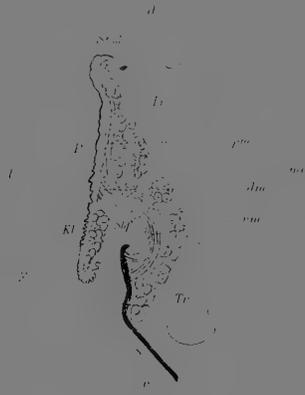


Fig. 7.



Fig. 9.



Fig. 8.



Fig. 10.

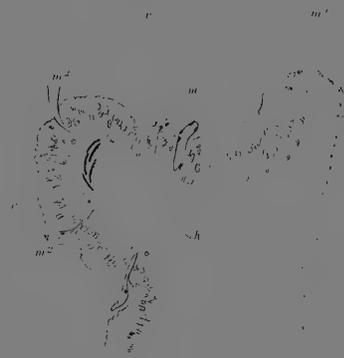


Fig.



Fig. 12.









Fig. B2.



Fig. B4.



Fig. B5.

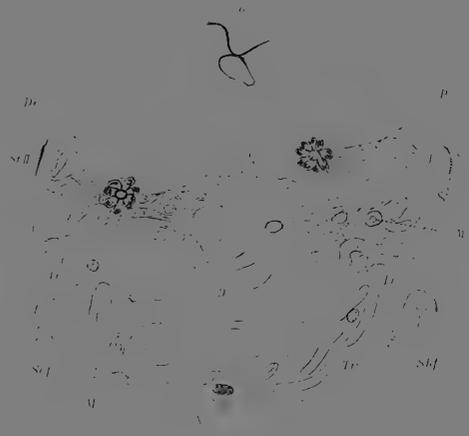


Fig. B3.



Fig. C.







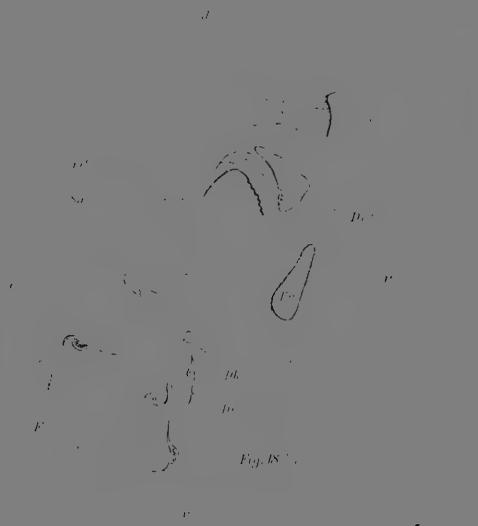


Fig. 18.

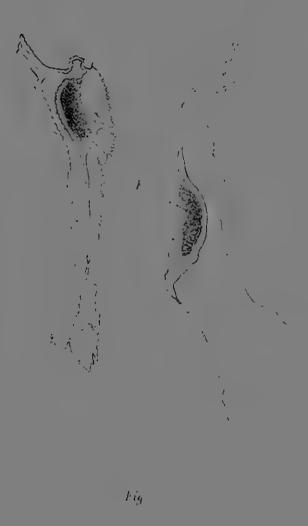


Fig.



Fig. 20.

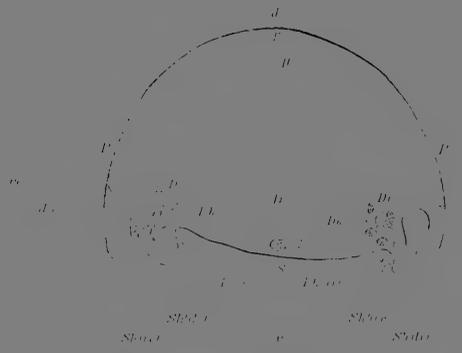


Fig. 21.

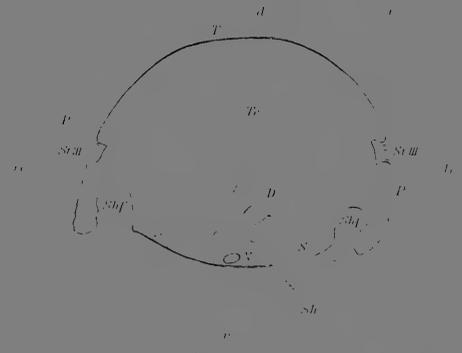
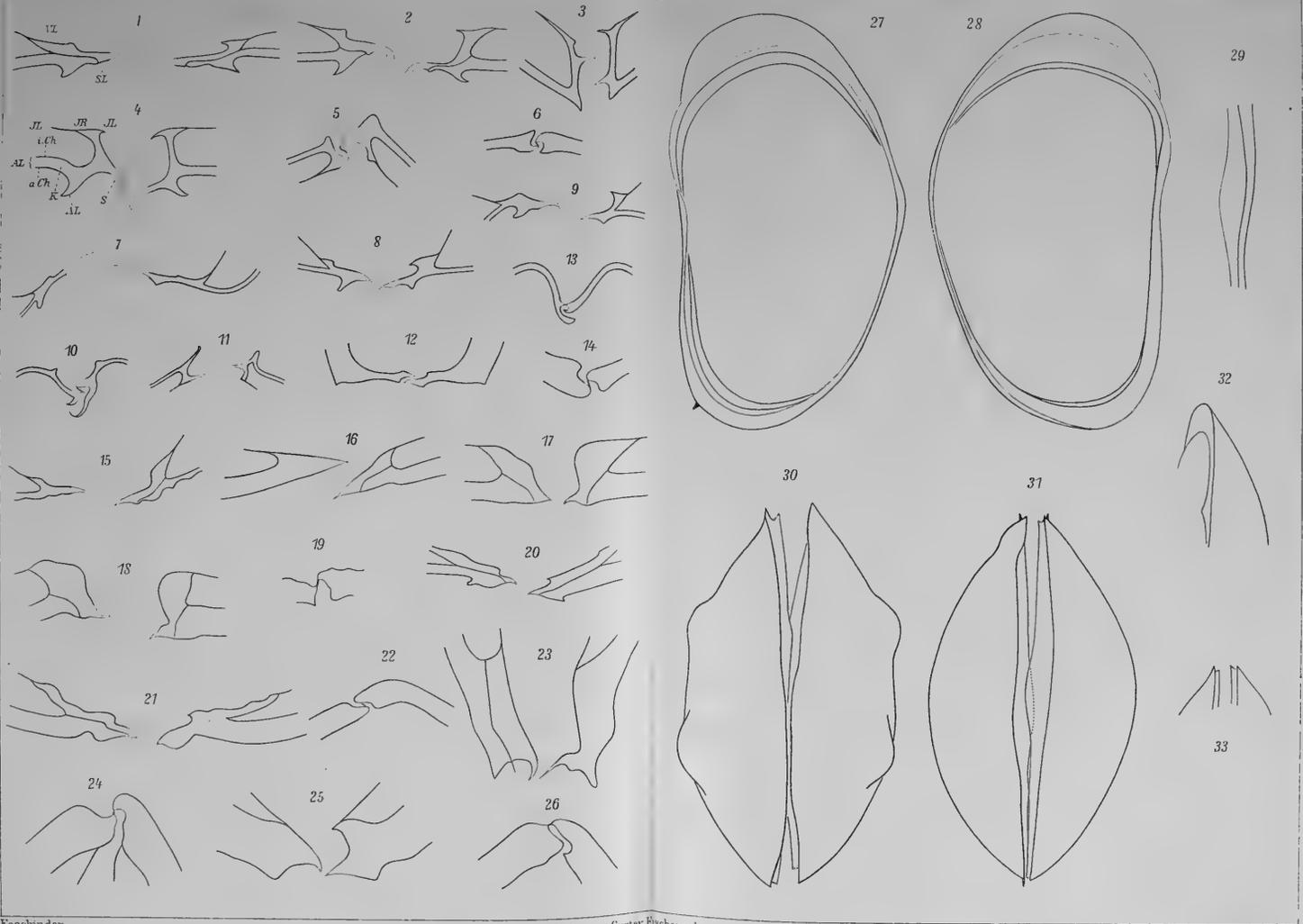


Fig. 22.





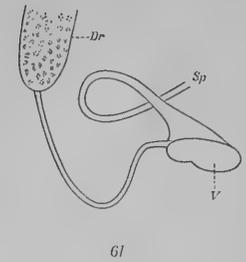
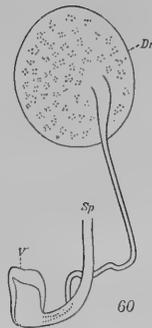
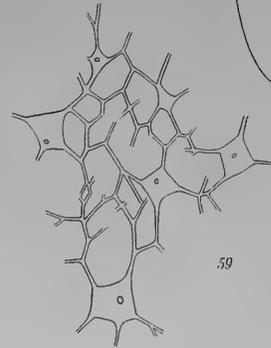
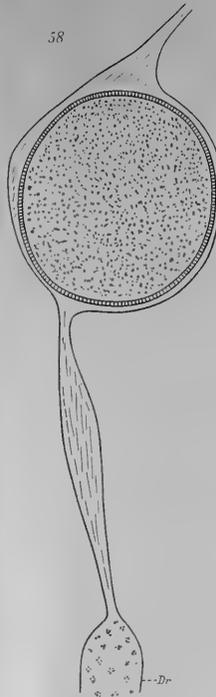
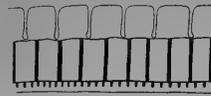
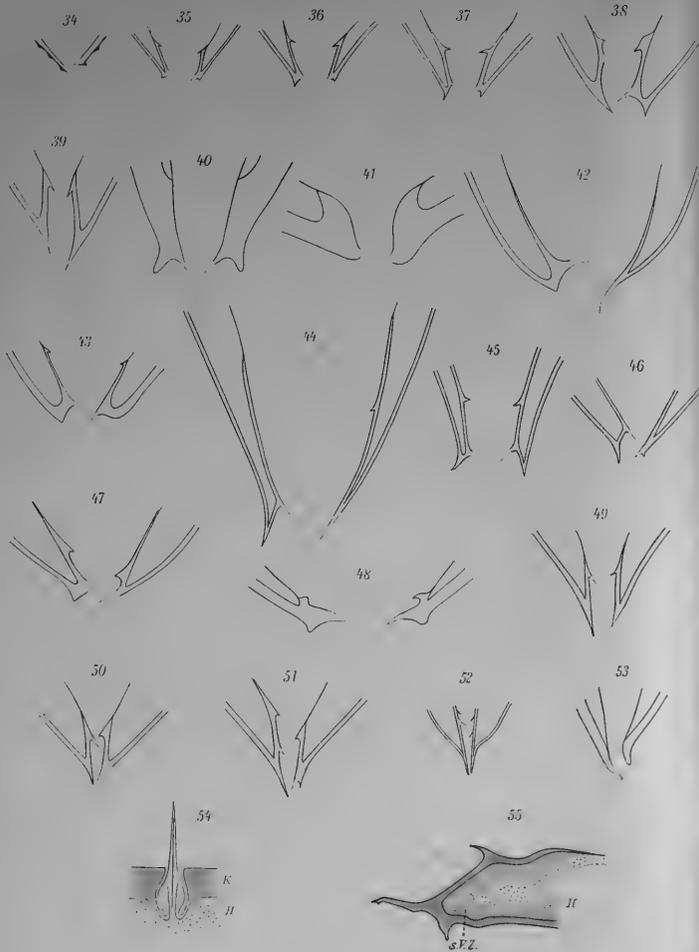




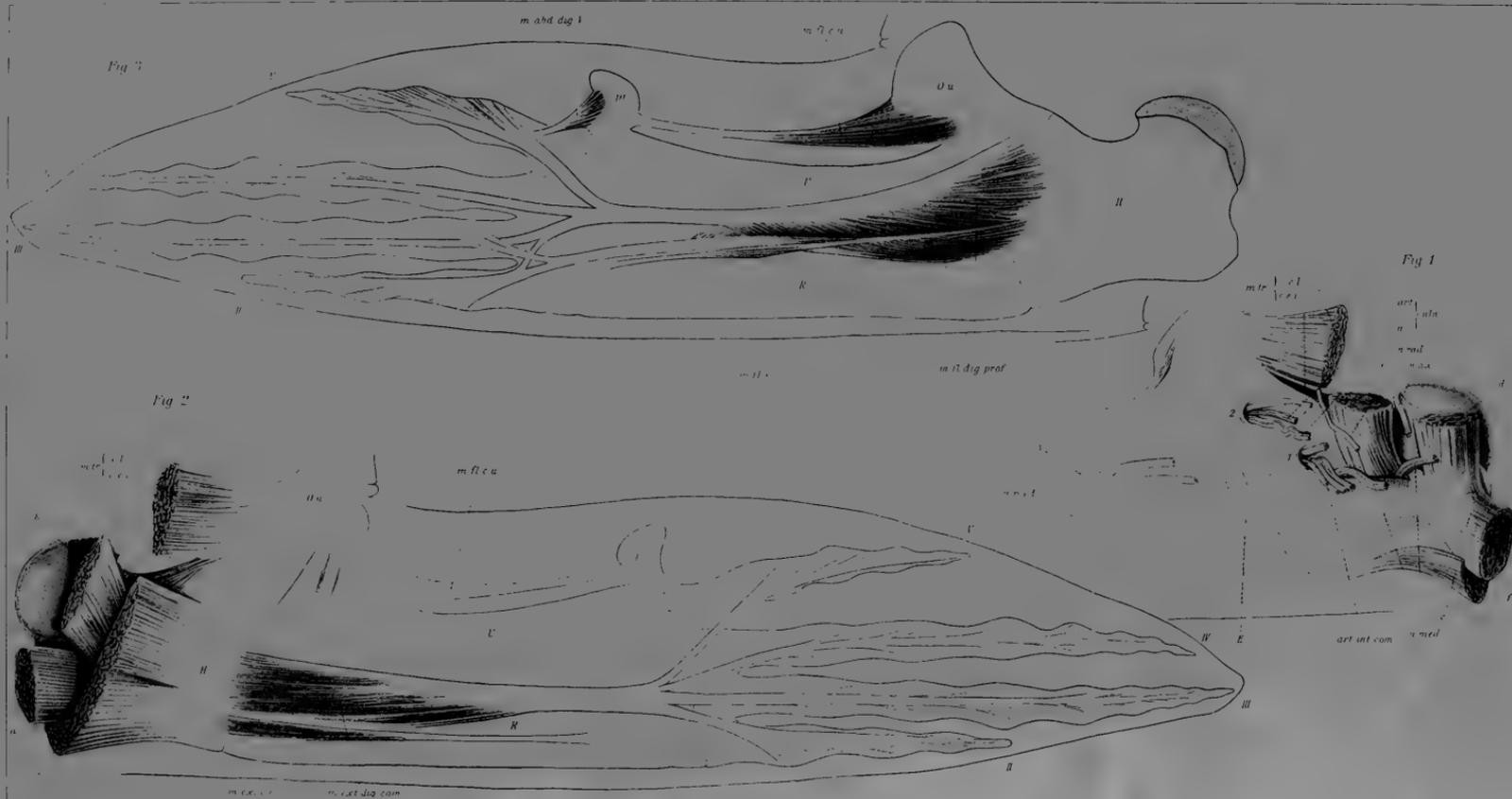


















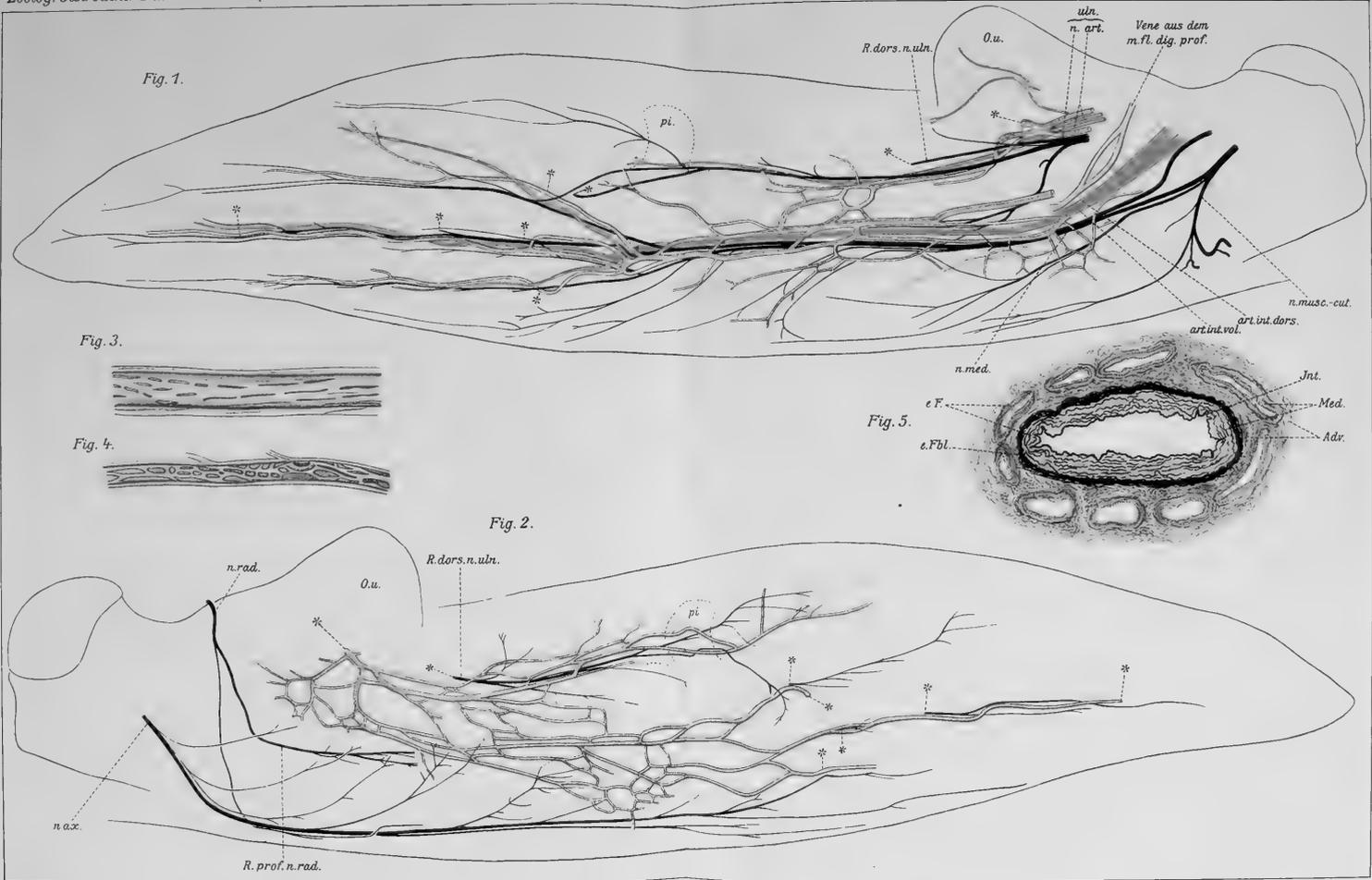








Fig. 1.

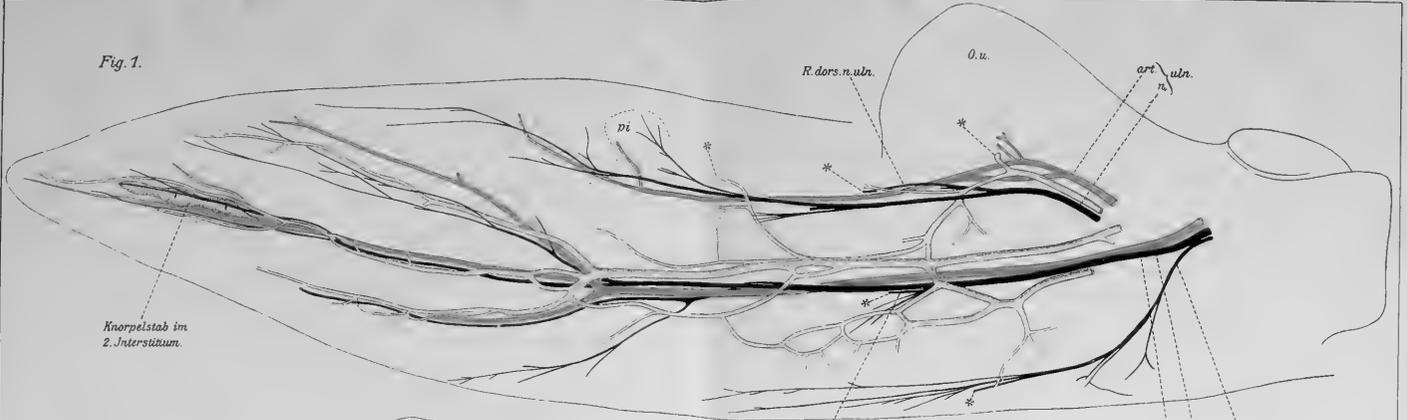
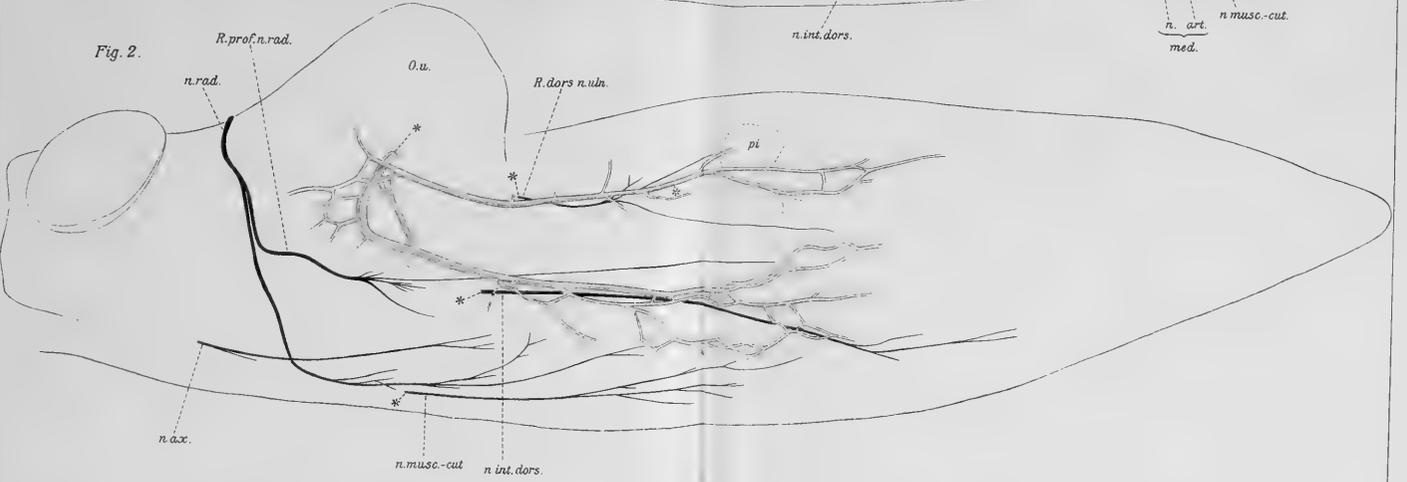


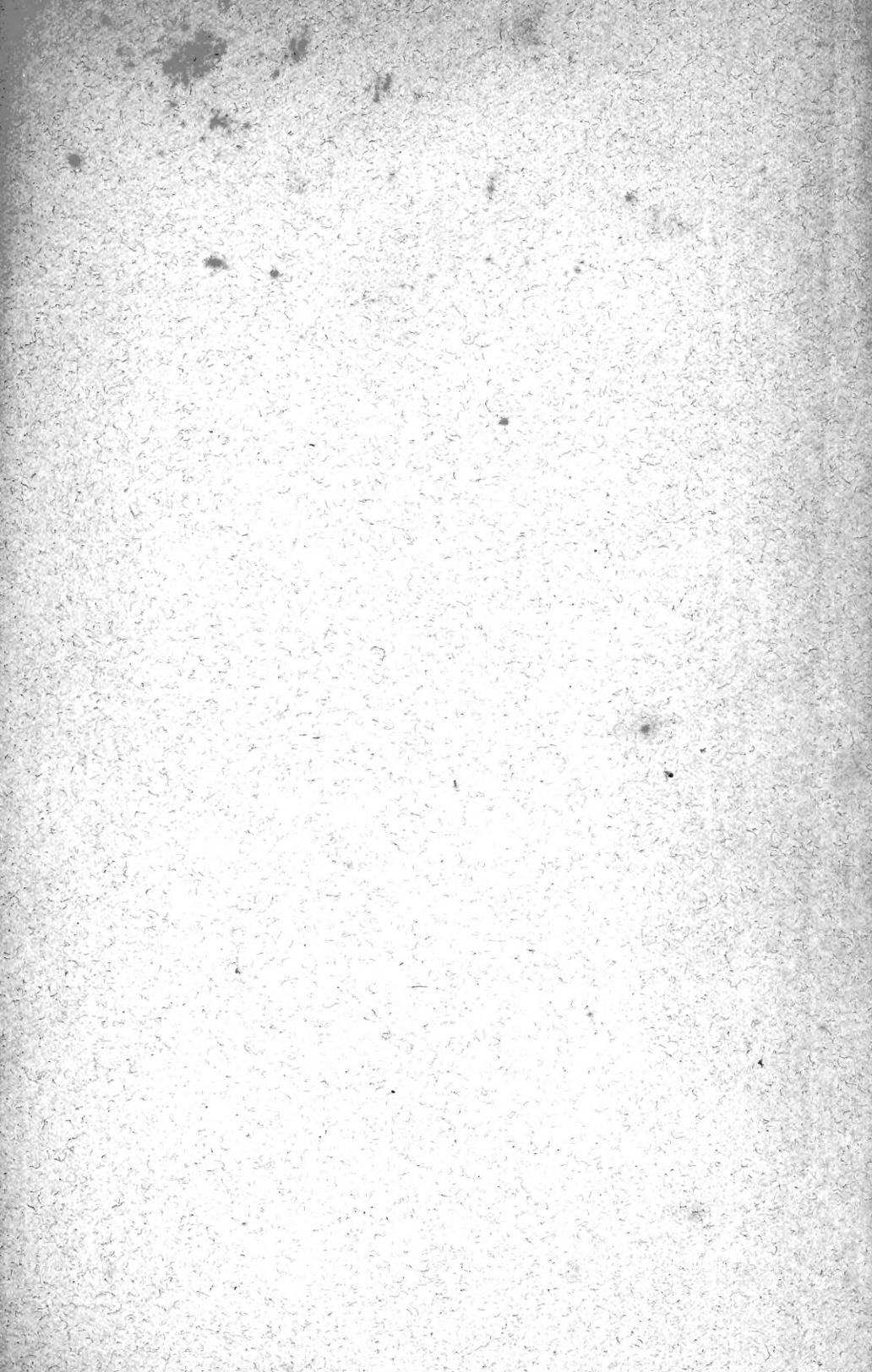
Fig. 2.













MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04639

1617

