





# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTHEILUNG  
FÜR  
ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER THIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

**PROF. DR. J. W. SPENGLER**  
IN GIESSEN.

SIEBZEHNTER BAND.

MIT 36 TAFELN UND 92 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.  
1903.

---

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

---

1604

# Inhalt.

## Heft I und II

(ausgegeben am 10. November 1902).

	Seite
BOENNINGHAUS, GEORG, Der Rachen von <i>Phocaena communis</i> Less. Eine biologische Studie. Hierzu Tafel 1 und 20 Abbildungen im Text . . . . .	1
PÜTTER, AUGUST, Die Augen der Wassersäugethiere. Hierzu Tafel 2—4 und 41 Abbildungen im Text . . . . .	99
BEARD, JOHN, The Origin and Histogenesis of the Thymus in <i>Raja</i> <i>batis</i> . With plates 5—10 and 8 figures in text . . . . .	403

## Heft III

(ausgegeben am 2. März 1903).

PETRUNKEWITSCH, ALEXANDER, Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntniss der natürlichen Parthenogenese. Hierzu Tafel 11—13 . . . . .	481
TOWER, W. L., The Origin and Development of the Wings of Coleoptera. With plates 14—20 and 8 figures in text . .	517
SCHENK, OTTO, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Hierzu Tafel 21—22 und 4 Ab- bildungen im Text. . . . .	573

## Heft IV

(ausgegeben am 12. März 1903).

	Seite
KOTTE, ERICH, Beiträge zur Kenntniss der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefsee-Decapoden. Hierzu Tafel 23—27 . . . . .	619
ALLIS, EDWARDS PHELPS, On certain Features of the Lateral Canals and Cranial Bones of Polyodon folium. With plate 28 and 2 figures in text . . . . .	659
GLAMANN, G., Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntniss der Tracheopulmonaten. Hierzu Tafel 29—34 und 9 Abbildungen im Text . . . . .	679
GROSS, J., Ueber die Sehnervenkreuzung bei den Reptilien. Hierzu Tafel 35 und 36 . . . . .	763

# Der Rachen von *Phocaena communis* Less.

## Eine biologische Studie

von

Dr. med. **Georg Boenninghaus**,

Arzt für Hals-, Nasen- und Ohrenkranke in Breslau.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

---

Hierzu Tafel 1 und 20 Abbildungen im Text.

### Uebersicht.

Einleitung: Allgemeines. Anatomische Uebersicht des Rachengebietes bei den Zahnwalen.

- I. Die basicranio-vertebrale Axe und ihre Beziehung zur Mund- Nasen- und Rachenaxe bei den Säugethieren.
- II. Der Umbau der Nase bei den Zahnwalen.
- III. Grundbegriffe der vergleichenden Anatomie des Rachens.
- IV. Der Rachen von *Phocaena communis*.
  - A. Die Pars superior pharyngis.
    1. Die Knochen der Pars superior.
      - a) Die knöcherne Rachenrinne.
      - b) Das Präsphäenoid.
    2. Die Muskeln der Pars superior.
      - a) *M. pterygo-pharyngeus* seu *M. constrictor pharyngis superior*, *M. palato-pharyngeus* und *M. thyreo-palatinus*.
      - b) *M. salpingo-pharyngeus*.
      - c) *M. levator veli* (pars pharyngea).
      - d) *M. tensor veli seu dilatator tubae* (pars pharyngea).
      - e) *M. stylo-pharyngeus*.
    3. Die Schleimhaut der Pars superior.
  - B. Die Pars inferior pharyngis.
    1. Der Schildknorpel und der *M. crico-thyreoideus*.
    2. Die Muskeln der Pars inferior.
      - a) *M. longitudinalis oesophagi*.
      - b) Die Musculatur des Bodens des Sinus pyriformis.
      - c) *M. laryngo-pharyngeus* seu *M. constrictor pharyngis inferior*.
      - d) *M. hyo-pharyngeus* seu *M. constrictor pharyngis medius*.

- C. Das Vestibulum pharyngis.
1. Zunge und Mundhöhle.
  2. Die Muskeln des Vestibulums.
    - a) M. genio-epiglotticus und M. glosso-epiglotticus.
    - b) M. palato-glossus.
    - c) M. hyo-glossus (pars posterior).
- D. Der Schlingact.
1. Die Vorbereitung zum Schlingact.
  2. Die Erweiterung des Schlundes.
  3. Die Verengerung des Schlundes.
  4. Der Verschluss des Isthmus naso-pharyngeus.
  5. Der Verschluss des Aditus ad laryngem und der Glottis.
- Anhang: Physiologische Schlussbetrachtungen.
1. Kehldeckel und Gaumensegel.
  2. Schlingen und Athmen.
  3. Die Function der Nasensäcke oder Nasennebenhöhlen der Zahnwale.
  4. Die respiratorische Erweiterung der obern Luftwege bei den Zahnwalen.
- Schluss: Convergenzerscheinungen am Schädel anderer Säugethiere.  
 Literaturverzeichniss.  
 Erklärung der Figuren auf der Tafel.

### Einleitung.

Als Herr Prof. KÜKENTHAL mich vor geraumer Zeit mit der Aufgabe betraute, das Ohr der Wale als Forsetzung seiner und seiner Schüler Arbeiten auf dem Gebiete der Walforschung zu untersuchen, begann ich mit dem Mittelohr der Zahnwale. Die merkwürdigen Veränderungen indess, welche die Ohrtrumpete dieser Thiere erlitten, zeigten sich von ähnlichen Veränderungen des Rachens abhängig. So schloss sich der Durchforschung des Mittelohrs diejenige des Rachens an. Aus Gründen der Zweckmässigkeit soll jedoch die Veröffentlichung der Ergebnisse dieser Untersuchungen in umgekehrter Reihenfolge, wie sie selbst geschehen, erfolgen.

Die Arbeit soll eine biologische im weitesten Sinne sein, sie soll also feststellen, welche Veränderungen der Rachen der Zahnwale gegenüber den Durchschnittsverhältnissen bei den Landsäugethieren als den Vorfahren der Wale erlitten, durch welche entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge diese Veränderungen zu Stande gekommen, welche functionelle Veränderungen sich aus den anatomischen ergeben, welche Vortheile sie für das Lehen im Wasser bieten, und endlich, welchem Landsäugethier der Zahnwal im Bau seines Rachens am nächsten stehe. Der letzte Punkt soll hier

gleich erledigt werden: sowohl in der Vielgliedrigkeit seiner Rachenmuskulatur als in der Beziehung seines Rachens zum Kehlkopf steht der Zahnwal dem Pferde nahe, womit natürlich über verwandtschaftliche Beziehungen nichts ausgesagt werden soll.

Der Rachen der Zahnwale hat von jeher eine grosse Anziehungskraft auf die Zootomen, besonders der ältern Zeit, ausgeübt, und nicht die Namen der unbekanntesten unter ihnen sind es, die mit seiner Erforschung verknüpft sind. Wenn wir aber trotzdem bis heute noch sehr weit nicht nur von dem biologischen, sondern auch von dem rein anatomischen Verständniss dieser Gegend entfernt sind, so liegt das nicht zum wenigsten daran, dass bis in die letzten Decennien hinein die nothwendige Voraussetzung für das Verständniss der Umwälzung, welche diese Gegend bei den Zahnwalen erlitten, die vergleichende Anatomie des Rachens der Landsäugethiere, fehlte. Trotzdem wir sie nun durch die Arbeiten RÜCKERT's, v. KOSTANECKI's u. A. heute besitzen, haben selbst die neuesten Lehr- und Handbücher der vergleichenden Anatomie nur wenig oder gar nicht Notiz von ihr genommen. Es mussten daher diese allorts zerstreuten Forschungsergebnisse als weniger bekannt vorausgesetzt und eingehender berücksichtigt werden, als es sonst nöthig gewesen wäre. Trotz dieser Arbeiten blieben aber noch manche Punkte mehr allgemeiner Art übrig, die aufzuklären waren.

Die centrale Lage des Rachens bedingt mannigfache Beziehungen desselben zu den anliegenden Organen, namentlich zur Nase, zum Kehlkopf, zum Mund und zur Ohrtrompete. Die Verschiebung, welche im Rachen der Zahnwale eingetreten, geht daher nicht spurlos an seinen Nachbarn vorüber, und es war daher auch nicht möglich, auf diese Veränderungen keine Rücksicht zu nehmen. Doch ist es nur in so weit geschehen, als sie in directer Beziehung zu jenen des Rachens stehen. Diese ist allerdings bei der Nase recht innig und zeitigte ein abgeschlossenes Capitel über den Umbau der Nase.

Die Methode, welche in Anwendung kam, war die anatomisch-präparatorische, bei schwierigen Muskelpartien mit Benutzung der Lupe. Als Hilfsmethode wurde die Mikroskopie herangezogen, theils um histologische, theils um entwicklungsgeschichtliche Verhältnisse an den in Serienschnitten zerlegten kleinern Embryonen festzustellen. Die Zeichnungen, welche besonders beim Mittelohr äusserst complicirt sind, wurden zum bei weitem grössten Theil

von unserm akademischen Zeichner Herrn Dr. LÖSCHMANN verständnisvoll und künstlerisch ausgeführt.

Das Material war folgendes:

1 Embryo eines Delphins ( <i>Beluga leucas?</i> ), directe Länge	3,7 cm
1 „ von <i>Phocaena communis</i> , directe Länge	7,1 „
1 „ „ „ „ „ „	12,7 „
1 „ „ „ „ „ „	68,0 „
1 Spirituskopf einer sehr jungen <i>Phocaena communis</i> , directe Länge	ca. 90,0 „
5 grössere frische Exemplare von <i>Phocaena communis</i> , directe Länge	105, 114, 114, 116 u. 125 „
Verschiedene skeletirte Schädel von <i>Phocaena communis</i> , besonders eines sehr jungen Exemplars.	

Zum Vergleiche dienen:

Embryonen von verschiedenen Landsäugetern, in Serienschnitte zerlegt, 3 Köpfe vom Pferd, 1 Kopf vom Kalb, 1 Kopf vom Schwein, endlich die Schädelammlung des Zoologischen Instituts. Die *Phocaena*-Embryonen stammten aus dem Privatbesitz des Herrn Professor KÜKENTHAL.

Herrn Prof. KÜKENTHAL spreche ich für die Zuweisung der interessanten Aufgabe und für das nie ermüdende Interesse, welches er deren Lösung in allen Phasen entgegenbrachte, meinen herzlichsten Dank aus.

Es dürfte zweckmässig sein, unsern speciellern Betrachtungen eine anatomische Uebersicht des Rachengebiets bei den Zahnwalen vorangehen zu lassen:

Betrachten wir die anatomischen Verhältnisse des Rachens und seiner Nachbartheile bei den Zahnwalen im Allgemeinen und bei *Phocaena* im Besondern, so bemerken wir eine Fülle von Unterschieden gegenüber den gewohnten Verhältnissen bei den Landsäugethieren. Stellen wir nun einmal diejenigen Unterschiede, welche ohne weiteres in die Augen springen, sowohl am macerirten Schädel, als am Sagittalschnitt des ganzen Kopfes eines Zahnwals fest.

Am Schädel der Zahnwale (Fig. A) fällt zunächst auf, dass die äussern Nasenlöcher nicht an dem gewöhnlichen Ort an der Spitze der Oberkiefer sich befinden und dass Oberkiefer (3) und Zwischenkiefer (1), sowie Gaumenbeine (4) eine compacte, undurchbohrte Knochenmasse, den sog. Schnabel, bilden. Die äussern Nasenlöcher befinden sich vielmehr auf der Stirn (Taf. 1, Fig. 1)

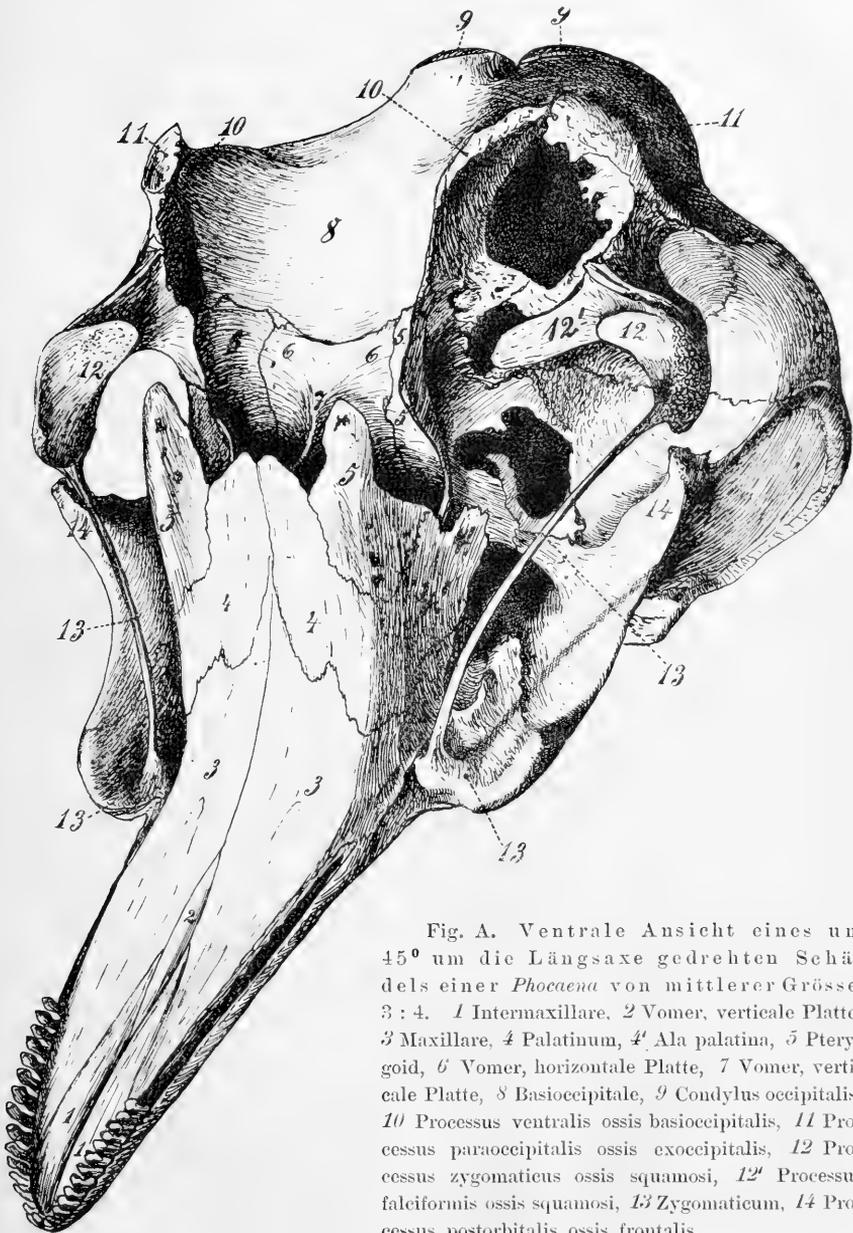


Fig. A. Ventrale Ansicht eines um  $45^{\circ}$  um die Längsaxe gedrehten Schädels einer *Phocaena* von mittlerer Grösse. 3 : 4. 1 Intermaxillare, 2 Vomer, verticale Platte, 3 Maxillare, 4 Palatinum, 4' Ala palatina, 5 Pterygoid, 6 Vomer, horizontale Platte, 7 Vomer, verticale Platte, 8 Basioccipitale, 9 Condylus occipitalis, 10 Processus ventralis ossis basioccipitalis, 11 Processus paraoccipitalis ossis exoccipitalis, 12 Processus zygomaticus ossis squamosi, 12' Processus falciformis ossis squamosi, 13 Zygomaticum, 14 Processus postorbitalis ossis frontalis.

und stellen zwei rundliche, durch ein knöchernes Septum von einander getrennte Oeffnungen, die Aperturæ pyriformes, dar. Sie bilden den Eingang zu zwei knöchernen Röhren, welche ebenfalls durch ein Septum von einander getrennt sind und etwa senkrecht zur Schädelbasis hinabführen, wo sie mit zwei ähnlichen Oeffnungen, den Choanen (Fig. A unterhalb *c*) enden. Die äussern Nasenlöcher sehen direct nach oben, die Choanen mehr nach hinten (Fig. T). Die Röhre selbst sind leicht convex nach vorn gekrümmt, entsprechend der Krümmung der vordern Schädelwand, deren Aussenfläche sie in ihrem ganzen Verlauf eng anliegen. Diese „Nasenrohre“ sind absolut glattwandig. — Die Schädelbasis ist an ihrer untern Fläche ebenfalls sehr abweichend gestaltet. Man kann sie in drei Drittel eintheilen, in zwei seitliche und ein mittleres. Auf der Grenze zwischen dem mittlern und den seitlichen Dritteln erhebt sich jederseits ein sagittal verlaufender, einige Centimeter hoher, scharfer Knochenkamm. Er wird gebildet in seiner hintern Hälfte von einem Processus (Fig. A 10) der Unterfläche des Basioccipitale (*s*), der bei Landsäugethieren unbekannt ist, in seiner vordern Hälfte von dem mächtig entwickelten Pterygoid (*5*), in welchem sich eine tiefe Incisur (Fig. K *e*) befindet. Durch die Knochenkämme wird das mittlere Drittel zu einer mächtigen, glattwandigen Halbrinne umgestaltet, welche die directe Fortsetzung der beiden Nasenrohre nach hinten zu bildet. Die seitlichen Drittel erscheinen im Gegensatz zum mittlern ausserordentlich zerrissen. Nichts von den gewohnten, rundlichen Löchern, welche für den Durchtritt der Nerven und Gefässe bestimmt sind, ist hier zu finden, nur unregelmässige Oeffnungen mit zerfetzten Rändern, in deren hinterster und grösster das Os petrosum vereinigt mit dem Os tympanicum (in Fig. A fehlend) liegt, die vollständig aus dem knöchernen Zusammenhang mit dem Schädel losgelöst sind.

Am Sagittalschnitt eines Kopfes von *Phocaena* (Taf. 1, Fig. 1) bemerken wir nach der Wegnahme der knöchernen „Nasenscheidewand“ (in der Figur nicht weggenommen) zunächst das betreffende Nasenrohr in seinem oben geschilderten Verlauf (punktirt in der Figur, *u*). Es führt nach oben zu dem äussern in der Haut gelegenen nur in der Einzahl vorhandenen Nasenloch, dem sog. Spritzloch (*a*). Zwischen den äussern, knöchernen Nasenlöchern und diesem Spritzloch befindet sich ein System von membranösen Hohlräumen mit sehr derber Wand (*c*). Das Nasenrohr setzt sich unterhalb der Choanen in den Nasenrachenraum fort. Die Wand des-

selben ist bis unten hin vollkommen schlauchförmig. Die Schlauchbildung kommt dadurch zu Stande, dass der weiche Gaumen sich gegen die seitliche Rachenwand nicht, wie bei den Landsäugethieren, in einem Winkel absetzt, sondern dass er unter Abrundung des Winkels in dieselbe übergeht. — Die Schleimhaut des Nasenrachenraums und des Nasenrohrs in seinen untern zwei Dritteln hat ein merkwürdiges Aussehen, denn in ihr befinden sich viele tiefe Grübchen, die den Eindruck machen, als seien sie die Oeffnungen von Schleimhautdrüsen (Taf. 1, Fig. 4). In der Mitte des Nasenrohrs an seiner Aussenwand befindet sich eine kleine, spaltförmige Oeffnung, sie ist die Oeffnung der Ohrtrumpete (Fig. T 2), denn eine in sie eingeführte Sonde schlägt die Richtung gegen das Os tympanicum ein. Sie passirt dabei die Incisur im Pterygoid (Fig. K e), welche offenbar für den Durchtritt der Ohrtrumpete bestimmt ist. — Der Nasenrachenraum endigt unten mit einem ringförmigen Schleimhautwulst (Taf. 1, Fig. 1 bei 14), den man seiner Lage nach für die sehr stark entwickelten Arcus palato-pharyngei halten muss.

Der unterhalb des Ringwulstes gelegene Theil des Rachens verläuft horizontal und ist die geradlinige Verbindung zwischen Mund und Speiseröhre. In ihn ist der Kehlkopf eingebaut, er liegt fast gänzlich unter der Schädelbasis. Epiglottis (Taf. 1, Fig. 1 a<sup>1</sup>) und Aryknorpel (b<sup>1</sup>) sind fast rechtwinklig nach oben abgelenkt und stark verlängert. Ihre Spitzen werden von jenem Ringwulst eng umschlossen. Durch den Einbau von Epiglottis und Aryknorpel wird der Speiseweg in 2 Seitenwege getheilt, welche um die genannten Theile des Kehlkopfs herum führen und hinter ihnen sich wieder zu einem ungetheilten Speiseweg vereinigen.

## I. Die basicranio-vertebrale Axe und ihre Beziehung zur Mund-Nasen- und Rachenaxe bei den Säugethieren.

In der Anatomie des Rachens und seines Nachbargebiets treten bei den Zahnwalen eine ganze Reihe von Momenten allgemeiner Art auf, die, so überraschend sie auch auf den ersten Blick erscheinen, doch nichts anderes vorstellen als den weitem Ausbau von Verhältnissen, die bei den Landsäugethieren schon vorgebildet sind. Dies zu zeigen, ist die Aufgabe des vorliegenden Capitels.

Die vier Knochen, welche die basicraniale Axe zusammensetzen, das Mesethmoid (1 Fig. B—E), das Präsphenoïd (2), das Basisphenoïd (3) und das Basisoccipitale (4) treffen in der Landsäugethierreihe unter sehr verschiedenen Winkeln (LUCÆ) zusammen.

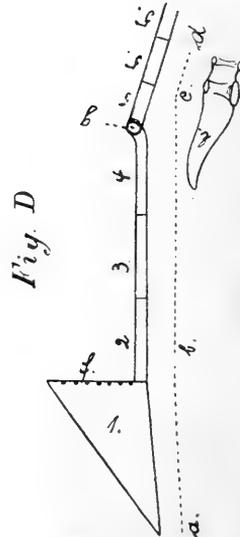
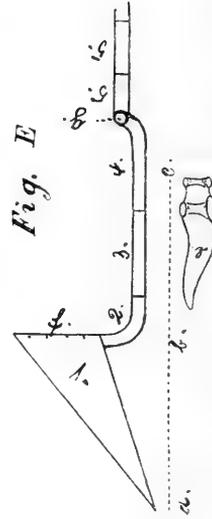
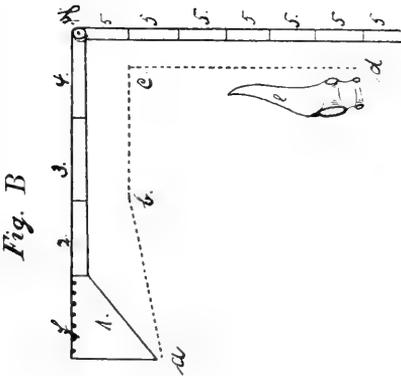
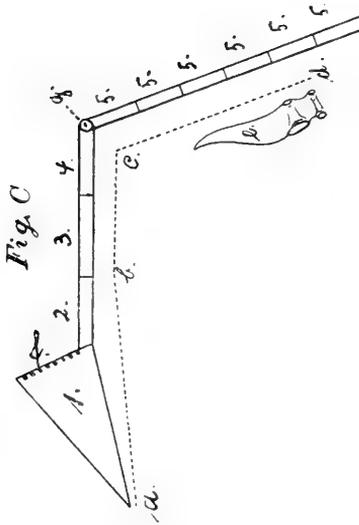


Fig. B—E. Schema der basicranio-vertebralen Axe und der Mund-Nasen-Rachenaxe, Fig. B bei den Primaten, Fig. C bei den Hufthieren, Fig. D bei den Raubthieren, Fig. E bei den Zahnwalen. 1 Mesethmoid, 2 Präsphenoïd, 3 Basisphenoïd, 4 Basioccipitale, 5 Wirbelsäule, *a b c d* Mund- Nasen-Rachenaxe, *e* Kehlkopf, *f* Lamina cribrosa resp. Crista galli, *g* Atlanto-occipital-Gelenk.

(Bei den Zahnwalen bedeutet *a b c* nur die Mund-Rachenaxe, denn die Nasenaxe verläuft getrennt von der Mundaxe zur Stirn, was in Fig. E nicht eingezeichnet ist.)

Auch der Winkel zwischen Basisphenoid und Wirbelsäule (5) ist ein sehr verschiedener. — Die Winkel zwischen den beiden Keilbeinen und dem Hinterhauptsbein sind für die Gestaltung der Mund-Nasen-Rachenaxe (*abcd*) ohne Belang und können daher vernachlässigt werden. Belangreicher aber ist der Winkel zwischen Mesethmoid und Präspnenoid und am belangreichsten derjenige zwischen Basisoccipitale und Wirbelsäule. — Die craniale Kante des Mesethmoids (*f*), die *Crista galli*, steht bei Säugethierembryonen in früher Zeit, solange die Kopfbeuge noch nicht ausgeglichen ist, weit unterhalb (DURSY) der horizontalen Linie, welche man sich als sagittale Axe durch die Keilbeine und das Hinterhauptsbein gelegt denkt, und sieht nach vorn. Erst allmählich richtet sie sich auf. Sie erreicht bei den Primaten, Fig. B, die Horizontale, steht bei den Ungulaten (LUCAE), Fig. C, etwa in der Mitte zwischen der Horizontalen und Verticalen und erhebt sich bei den Raubthieren (LUCAE), Fig. D, und den Zahnwalen, Fig. E, bis zur Verticalen.

Ueber die Zeit der Vollendung dieser Aufrichtung der *Crista galli*, ist nichts Näheres bekannt, doch scheint sie erst nach der Geburt ihre höchste Erhebung zu erreichen. Wenigstens fand ich beim neugeborenen Pferd, Rind und Schwein die *Crista galli* noch in oder unter der Horizontalen. Das letztere Verhältniss besteht auch beim neugeborenen Menschen (Abbildung bei KOLLMANN fig. 147). Hierauf beruht es auch, dass das Gesicht der neugeborenen Säugethiere und des Menschen die Richtung nach unten hat. Bei *Phocaena* vollzieht sich die Aufrichtung früher als bei den Landsäugethieren. Denn beim Embryo von 7,1 cm Länge (Fig. J) beginnt die *Crista galli* oder in dieser Figur die *Lamina cribrosa*, was ja dasselbe sagen will, sich schon über die Horizontale zu erheben, während sie beim Schafsembryo von 6,4 cm (Fig. G) noch in der Horizontalen liegt, doch ist diese Aufrichtung beim *Phocaena*-Embryo anders zu beurtheilen (s. Cap. II) als bei den Landsäugethieren. Beim fast ausgetragenen *Phocaena*-Embryo von 68 cm (Abbildung bei KÜKENTHAL tab. 21) aber steht die *Crista galli* bereits in der Verticalen. Das entspricht der Thatsache, dass die Wale in jeder Beziehung weiter entwickelte Junge zur Welt bringen als die Landsäugethiere. — Zur Aufrichtung der *Crista galli* gesellt sich bei den Zahnwalen und einigen andern Wassersäugethieren eine Drehung im Präspnenoid um die frontale Axe um ca. 90°.

Mit der Aufrichtung der *Crista galli* ist natürlich eine Aufrichtung des ganzen Mesethmoids verbunden und, da das Mesethmoid zusammen mit den Exethmoiden die primordiale Grundlage bildet, auch eine Aufrichtung der Nase in dem Sinne, dass die Nasenlöcher gehoben werden. Dadurch wird aber auch zugleich die Mundöffnung gehoben, und so kommt es zu einer Streckung des vordersten Theiles (*ab*) der Mund-Nasen-Rachenaxe *abcd*, oder, was dasselbe sagt, zur Aufhebung des Winkels *abc*, zwischen Mund-Nase einerseits und Rachen andererseits. (Unter Mund-Nasen-Rachenaxe möchte ich vergleichend-anatomisch die ideale Axe verstehen, welche man vorn durch die zu einer Höhle vereinigt gedachte Mund- und Nasenhöhle *ab* und, nach hinten sich fortsetzend, durch die Rachenhöhle *bcd* sich gelegt denken kann. Der Punkt *b* würde an dem hintern Ende des harten Gaumens liegen, etwa dort, wo die *Spina nasalis posterior* sich befindet.)

Hand in Hand mit der Aufrichtung der *Crista galli* geht nun eine Streckung der Wirbelsäule (RÜCKERT) in der Säugethierreihe vor sich. Sie kommt dadurch zu Stande, dass das hinterste Ende des Hinterhauptbeins mit den Condylen (*g* Fig. B—E) sich um die frontale Axe nach oben dreht (DAUBENTON), so dass bei den Walthieren schliesslich das Hinterhauptsloch direct nach hinten sieht.

Mit dieser Streckung der Wirbelsäule ist natürlich eine Streckung des derselben anliegenden Theils des Rachens (*cd*) verbunden. Sie führt zur Aufhebung des unter dem Atlanto-occipital-Gelenk gelegenen eigentlichen Rachenwinkels *bcd*, so dass in der Reihe der Säugethiere sich allmählich das Stück *ab* und *cd* zur Höhe des Stückes *bc*, dem Fornix des Rachens, erhebt, welche in seiner ursprünglichen Lage liegen bleibt.

Auf diese Weise würde die Mund-Nasen-Rachenaxe beim Wal eine vollkommen gerade Linie bilden, wenn nicht bei diesem Thier die Nasenhöhle von ihrem ursprünglichen Verlauf über der Mundhöhle und parallel mit der Mundhöhle sich getrennt hätte und vom Rachen aus zur Stirn emporstiege. Daher kann man beim Wal nicht von einer Streckung der Mund-Nasen-Rachenaxe sprechen, sondern nur von einer Streckung der Mund-Rachenaxe.

Durch die Streckung der Mund-Nasen-Rachenaxe gelangt der mit dem Rachen fest verbundene Kehlkopf (*e*) allmählich in

eine vollkommen horizontale Lage. Mit der Streckung des Rachens geht aber auch eine Verkürzung des letzteren einher (RÜCKERT). So kommt der horizontal gelagerte Kehlkopf schliesslich (Fig. E) direct unter die Schädelbasis zu liegen. Er wird zugleich dem weichen Gaumen genähert und gelangt mit der Epiglottis hinter denselben (RÜCKERT). Die Epiglottis schiebt sich dabei wie ein Pfeiler in den Speiseweg, d. h. in den Theil des Rachens hinein, welcher Mund und Speiseröhre verbindet, und führt zu einer Zweitheilung dieses Weges, sowohl anatomisch, wie auch physiologisch (beim Schlingact, WALDEYER).

## II. Der Umbau der Nase bei den Zahnwalen.

Beim Zahnwal spielen sich im obern Theil des Rachens und in der Nase Veränderungen ab, die zu einer totalen Umgestaltung des Gesichtsschädels führen. Sie stehen vielfach in so grosser gegenseitiger Abhängigkeit, dass eine Untersuchung des Rachens ohne Berücksichtigung der Nase nicht zu einem Verständniss der Verhältnisse führen würde. Die Untersuchung der knöchernen Nase muss daher einen integrirenden Bestandtheil dieser Arbeit bilden und soll aus praktischen Gründen der Besprechung des Rachens vorangehen.

Wie kommen die knöchernen Nasenlöcher bei den Zahnwalen auf die Stirn? Diese Frage ist es, welche jeder Untersucher dieser Gegend sich zunächst auferlegen wird, und von ihr soll auch unsere Untersuchung ausgehen.

KÜKENTHAL, der einzige Cetologe, welcher dieser Frage sachgemäss nahe trat, wies nach, dass der Oberkiefer von *Phocaena*-Embryonen fast doppelt so schnell wachse wie der übrige Körper, ein Nachweis, der später bei der Besprechung der Zunge und ihres Verhältnisses zur Mundhöhle noch gewürdigt werden wird. Die äussern Nasenöffnungen aber konnten nach KÜKENTHAL'S Ansicht diesem schnellen Wachsthum der Kiefer nicht folgen, blieben an der Stirn zurück und wurden durch gleichzeitig vermehrtes Dickenwachsthum der Oberkiefer auf die Höhe der Stirn gehoben. KÜKENTHAL sah also den Grund für die Lageveränderung der äussern Nasenlöcher in einem vermehrten Wachsthum der Oberkiefer.

Im Atlas von VAN BENEDEN und GERVAIS nun finden sich die Abbildungen zweier seltener Zahnwale, der *Orcella* und *Kogia*

*breviceps*, welche trotz auffallend kurzem Oberkiefer die Nasenlöcher, wie die langschnabligen Zahnwale, auf der Stirn tragen. Dieser theilweise Widerspruch schien mir die Möglichkeit einer andern Auffassung zuzulassen. Sie sieht die bewegende Ursache für die veränderte Lage der Nasenlöcher in der Nase selbst und geht vom Knorpel als dem formbestimmenden Bestandtheil der Nase aus.

Betrachten wir zunächst, was entwicklungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch über das knorpelige Nasengerüst der Landsäugethiere bekannt ist: Im Mesenchym des verdickten Frontpols des häutigen Primordialcraniums, des Stirnfortsatzes der Entwicklungsgeschichte, kommt es schon in sehr früher embryonaler Zeit zur Differenzirung von Knorpel, welcher die erste Anlage des knorpeligen Nasengerüsts darstellt. Etwas später zeigt der Knorpel im Frontalschnitt die Figur eines T, doch mit nach unten heruntergeschlagenem und an den Enden rinnenförmig umgebognem Querbalken. Der Längsbalken (Fig. F 1) gehört der knorpeligen Nasenseidewand, der obere

Teil des Querbalkens (2) dem knorpeligen Nasendach, der seitliche Theil (3) der knorpeligen Nasenseidewand an. Der untere, eingerollte Teil der Seitenwand (4) aber soll rinnenförmiger Knorpel ge-

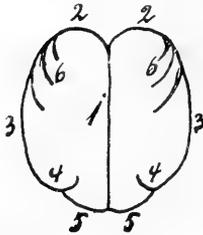


Fig. F. Frontalschnitt durch die Nase eines Landsäugerembryos. Schema. 1 knorpelige Nasenseidewand, 2 knorpeliges Nasendach, 3 knorpelige Nasenseitenwand, 4 „rinnenförmiger“ Knorpel, 5 knorpeliger Nasenboden, 6 knorpelige Siebbeinmuskeln.

annt werden (4). Etwas später bilden sich auf der Innenfläche des Daches und der Seitenwände knorpelige Leisten (6), die entsprechenden Schleimhautfalten als Einlage dienen und die Anlage der Siebbeinmuskeln darstellen (6). Erst nachdem sich der primitive Gaumen geschlossen hat, bildet sich auch zwischen unterer Fläche des rinnenförmigen Knorpels und unterer Kante des Septums Knorpel aus, der knorpelige Nasenboden (5). Jetzt erst bildet dieses Knorpelgerüst ein geschlossnes, zweigetheiltes Rohr, die primordiale, knorpelige Nasenkapsel, mit den vordern Nasenlöchern oder den Nares, den hintern Nasenlöchern oder den primitiven Choanen und dem zwischen ihnen gelegenen primären Cavum nasi. Der Querschnitt dieses Cavum nasi gleicht also jetzt dem Querschnitt eines sagittal septirten Tunnels, in welchen leistenartige Vorsprünge, die rinnenförmigen Knorpel und die Siebbeinmuskeln, hineinragen. — Im lateralen Sagittalschnitt eines Landsäugerembryos (Fig. G), dessen wir zum spätern Vergleich mit dem Zahnwalembryo benöthigen, sehen wir das Dach in einen hintern Theil (1), die Lamina cribrosa, und in einen vordern Theil (2), den später vom Nasenbein bedeckten vordern Theil des Nasendachs geschieden. 3 ist die knorpelige

Nasenseitenwand, 4 der rinnenförmige Knorpel, 5 die Siebbeinmuskeln, 6 der Nasenbodenknorpel. Durch die allmählich sich vollziehende Drehung der Ethmoide (cf. Cap. I) rückt die Nasenspitze nach vorn,

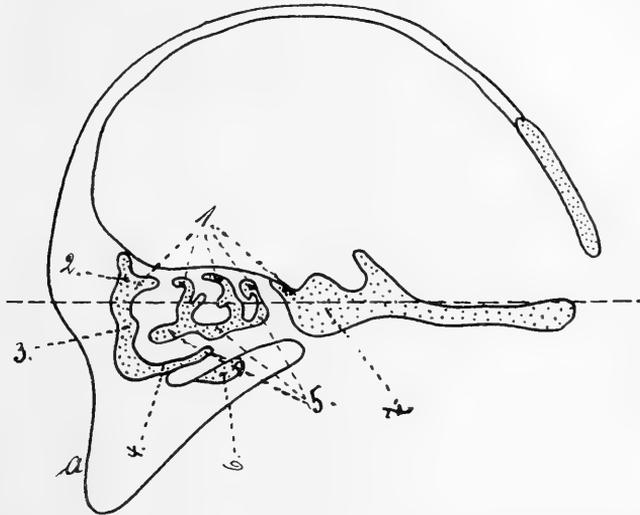


Fig. G. Lateraler Sagittalschnitt durch den Kopf eines Schafembryos von 6,4 S. S. 4 : 1. 1 Lamina cribrosa (knorpl. Nasendach, hinterer Theil), 2 knorpliges Nasendach, vorderer Theil, 3 knorplige Nasenseitenwand, 4 „rinnenförmiger Knorpel“, 5 knorplige Siebbeinmuskeln, 6 knorpliger Nasenboden, 7 knorpliges Präsphenoïd, a Lage des äussern Nasenlochs.

und die primären Choanen stellen sich schräg von vorn unten nach hinten oben. Unter ihnen bildet sich nun das secundäre Cavum nasi oder der Nasenrachengang der Entwicklungsgeschichte aus. Es hat von Anfang an knöcherne Wandungen und wird seitlich vorn von den aufsteigenden Aesten der Oberkiefer (cf. Fig. L) begrenzt, seitlich hinten von den aufsteigenden Fortsätzen der Gaumenbeine und unten von den horizontalen Fortsätzen der Oberkiefer und der Gaumenbeine (secundärer Gaumen); septirt wird es durch den Vomer. Die vorderen Oeffnungen sind identisch mit den primitiven Choanen, die hintern Oeffnungen bilden die secundären Choanen oder kurzweg die Choanen der Anatomie. — Die knorplige Nasenkapsel erfährt nun mancherlei Veränderungen. Ihr hinterer Theil verknöchert, und es wird der hintere Theil des knorpligen Septums zur Lamina perpendicularis, der hintere Theil des Daches zur Lamina cribrosa, der hintere Theil der Seitenwand zur Lamina papyracea des Siebbeins und der hintere Theil des rinnenförmigen Knorpels zum Maxilloturbinale. — Der mittlere Theil der knorpligen Nasenkapsel aber erhält eine knöcherne Bedeckung, am Dach durch die Nasenbeine, an den Seiten durch

die Thränenbeine, den vordern Theil der aufsteigenden Aeste der Oberkiefer und die aufsteigenden Aeste der Zwischenkiefer, am Boden durch die Gaumenfortsätze der Zwischenkiefer (primärer Gaumen). Der Knorpel unter diesen Knochen kann im spätern Leben bleiben, aber auch schwinden (SPURGAT). — Der vorderste Theil der Nasenkapsel bleibt Zeit Lebens knorplig, macht aber in der Säugethierreihe eine grosse Menge verschiedner Reductionen durch (SPURGAT). Es ist nicht ein Theil an ihm, der nicht gelegentlich bindegewebig ersetzt werden könnte, mit Ausnahme der knorpligen Umsäumung der Nasenlöcher, welche SPURGAT den Annulus cartilagineus nennt. Er wird innen vom Septum gebildet, oben von den Cartilagine alares (constante Abspaltung aus dem Nasendach) und aussen, sowie seitlich unten von dem vorderen nicht zur ütern Muschel gewordenen Theil des rinnenförmigen Knorpels, der Cartilago navicularis. Unten schliesst der vorderste Theil des Bodenknorpels den Ring, doch kann dieser Theil des Annulus fehlen, und der Annulus ist jetzt unten geöffnet, z. B. bei den Primaten.

Nach dieser Uebersicht über die Verhältnisse bei den Landsäugethieren wird es uns nicht schwer fallen, die Verhältnisse bei den Zahnwalen zu verstehen. Drei Factoren sind es, welche die knöchernen Nasenlöcher bei den Zahnwalen auf die Stirn bringen:

#### 1) Die Reduction der Exethmoide.

Wir gehen von einer grob mechanischen Vorstellung allgemeiner Natur aus: Man stelle sich die Aufgabe, an einem kurzen, septirten Tunnel, der an der Stirn liegenden ersten Anlage der Nasenkapsel, die vordern Oeffnungen, die Nares, weiter nach vorn zu verlegen, wo sie im spätern Leben liegen. Man wird das machen durch gleichmässige Verlängerung der Scheidewand, des Daches, der Seitenwände und des Bodens des Tunnels nach vorn. Das ist der Plan, nach welchem der Ausbau der Landsäugernase erfolgt. Verlängert man nun ganz allein die Scheidewand, lässt aber die übrigen Bestandtheile des Tunnels an der Stirn in ihrer ursprünglichen Kürze liegen, so erhalten wir den Plan, nach welchem die Zahnwalnase gebaut ist. Oder mit andern Worten: Von den knorpligen Bestandtheilen der Zahnwalnase wächst allein in normaler (oder, genauer gesagt, in übermässiger) Weise das Septum, das Mesethmoid. Die eigentliche Nasenkapsel aber, die Exethmoide, werden zwar angelegt, bleiben aber rudimentär. — Den Beweis hierfür liefern uns unsere Präparate. Die Durchsicht der Frontalschnitte der Nase des 3,7 cm langen Delphinembryos, von denen

man die charakteristischsten in KÜKENTHAL's Werk abgebildet findet, zeigt schon, wie im spätern Leben der Zahnwale, ein langes wohl ausgebildetes, bis in die Nasenspitze reichendes knorpliges Septum (Fig. H 1). Die eigentliche Nasenkapsel dagegen ist, entsprechend den bereits weit zurückliegenden Nasenlöchern, stark verkürzt und in ihren Componenten erheblich reducirt. Vorhanden ist zwischen Nasenloch und Präsphenoïd jederseits ein sehr kurzes Nasendach (2) und eine sehr kurze Nasenseitenwand (3). Von ihr geht eine schmale Knorpelspanne aus, welche das häutige Nasenloch von

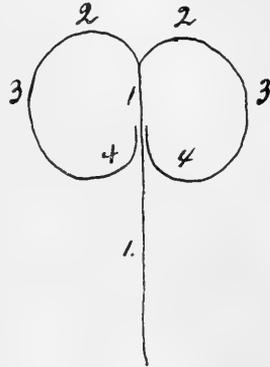


Fig. H. Horizontalschnitt durch die Nase eines Zahnwalembryos. Schema. 1 knorplige Nasensecheidewand, 2 knorpliges Nasendach, 3 knorplige Nasenseitenwand, 4 „rinnenförmiger Knorpel“.

aussen her umgreift. Sie geht in eine dicke und sehr breite Knorpelplatte (4) über, welche dem Septum mit ihrer Breitseite dicht anliegt. Sie ist das verbreiterte Endstück der Knorpelspanne, entspricht also der *Cartilago navicularis* der Landsäugethiere und bildet in Ermanglung des Bodenknorpels nicht nur die untere Umsäumung des Nasenlochs, sondern auch den ganzen Boden der kurzen knorpligen Nasenkapsel. Dies sowie der Umstand, dass diese Platte nicht mit dem Septum verwachsen ist, ist für unsere spätere Betrachtung von grosser Wichtigkeit. Ausser dem Bodenknorpel kommen nicht zur Anlage die knorpligen Siebbeinmuscheln. — Beim 7,1 und noch mehr beim 12,7 cm langen *Phocaena*-Embryo ist das Nasendach mit Ausnahme der *Lamina cribrosa* und die Nasenseitenwand bereits so erheblich reducirt, dass das kurze primäre *Cavum nasi* so gut wie geschwunden ist. Der Rest von Dach und Seitenwand sowie die Spange mit Endplatte stellt somit eigentlich nur noch einen *Annulus cartilagineus* dar, welcher das häutige Nasenloch umgiebt. Dieser *Annulus* mit sammt der *Lamina cribrosa* bilden also in diesem Stadium bereits das Rudiment der ganzen *Exethmoide* (KÜKENTHAL). Im lateralen Sagittalschnitt der Fig. J sieht man die *Lamina cribrosa* (1), durch welche beim 3,7 cm langen Embryo *Olfactoriusfasern* treten (KÜKENTHAL), die aber später verschwinden. Darüber bemerkt man den obern Theil der Spange (2),

darunter den untern Theil derselben (3), hierunter die lateralste Spitze der Seitenplatte, welche sehr dick ist (4). — Doch die Reduction der knorpligen Nasenkapsel geht weiter:

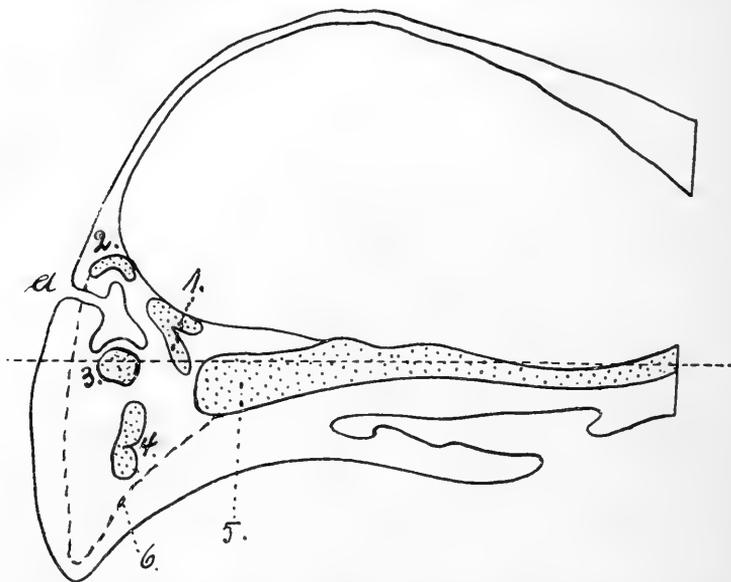


Fig. J. Lateraler Sagittalschnitt durch den Kopf eines *Phocoena*-Embryos von 7,1 directer Länge. Es ist der Schnitt gewählt, der die knorplige Nase in stärkster Entwicklung zeigte. 4 : 1. 1 Lamina cribrosa, 2 oberer Theil der Knorpelspange, 3 unterer Theil der Knorpelspange, 4 knorplige Seitenplatte (lateralster Theil). 5 knorpliges Prä-sphenoid, 6 knorpliges Nasenseptum, a äusseres Nasenloch.

Beim 68 cm langen *Phocaena*-Embryo sind von den ganzen Exethmoiden nur noch die Lamina cribrosa und die Seitenplatten übrig, die, gut präparirbar, als linsengrosse, nach hinten aussen concave Gebilde der vordern, vom Zwischenkiefer gebildeten Umsäumung der Apertura pyriformis lose aufliegen. — Beim erwachsenen Thier ist die Lamina cribrosa natürlich verknöchert. Die knorpligen Seitenplatten aber sind zu Bohnengrösse herangewachsen und finden sich fest eingekleilt zwischen Zwischenkiefer und Nasenseptum am vordern Rande der Apertura pyriformis vor. Diese merkwürdigen Knorpel sind vielfach beschrieben worden, KÜKENTHAL erkannte in ihnen zuerst den Rest der knorpligen Nasenseitenwand, und nach dem jetzigen Standpunkt unseres Wissens müssen wir sie als denjenigen Theil der Nasenseitenwand betrachten, welchen man die *Cartilago*

*navicularis* nennt. Er verknöchert bei ältern Thieren in geringer Ausdehnung an seiner Spitze. K. E. v. BAER fasste diese Verknöcherung als vorderste Spitze des rudimentären Maxilloturbinale auf, und in der That hat diese Auffassung die grösste Wahrscheinlichkeit für sich. Denn *Cartilago navicularis* und Maxilloturbinale bilden ja ursprünglich ein Continuum, die rinnenförmige Umbiegung der Seitenwand der knorpeligen Nasenkapsel.

2) Die Drehung der Exethmoide. Die geschilderte Reduction der Exethmoide bewirkt lediglich ein Liegenbleiben der knöchernen Nasenlöcher an der Basis der Stirn unter Beibehaltung ihrer alten Richtung nach vorn. Die Richtung nach oben erhalten sie aber erst durch eine entsprechende Drehung der reducirten Exethmoide, welche also nicht minder wichtig ist als die Reduction selbst und deshalb ebenfalls genauer untersucht werden muss.

Die in Cap. I geschilderte Erhebung der *Crista galli* bei den Raubthieren und bei den Walen in die Verticale wird durch zwei entwicklungsgeschichtliche Prozesse vollbracht. Erstens dreht sich, wie auch bei den übrigen Säugethieren, das ganze Ethmoid in seiner Verbindungslinie mit dem Präsphäenoid nach oben; dadurch wird die *Crista galli* der Verticalen genähert, doch nicht in die Verticale gebracht, wie eine einfache geometrische Construction das lehrt. Zweitens wächst der vordere obere Theil des sich drehenden Mesethmoids erheblicher als das übrige Mesethmoid; hierdurch aber wird die Drehung der *Crista galli* in die Verticale erst vollendet. — Die Exethmoide nun, mit dem Mesethmoid eng verbunden, folgen bei den Raubthieren dieser Verbreiterung des Mesethmoids durch vermehrtes Wachsthum in die Höhe. Bei den Zahnwalen aber ist die Sache anders. Da bei ihnen Mangels der Bodenknorpel der untere Rand der Exethmoide nicht mit dem untern Rande des Mesethmoids verbunden ist, folgen die Exethmoide in toto der sich drehenden *Crista* unter Beibehaltung ihres kreisähnlichen Querschnitts nach oben. Der *Annulus* wird also unter Entfernung vom untern Rande des Mesethmoids nach oben gedreht, folglich auch das vom *Annulus* eingeschlossene Nasenloch und das primäre *Cavum nasi*. So verläuft das kurze röhrenförmige primäre *Cavum nasi* zur Stirn unter Divergenz von Nasenboden und Munddach, welche bei allen übrigen

Säugethieren einander parallel verlaufen. — Fig. J zeigt uns nun folgendes Stadium dieses Processes: Das Mesethmoid (6) hat sich noch nicht sehr gedreht, denn seine orale Spitze sieht noch, wie auch bei dem 6,4 cm langen Schafembryo, nach unten; dagegen ist es abweichend vom Schaf in seinem vordern, obern Theil schon beträchtlich gewachsen, so dass die Crista galli die Horizontale bereits erheblich überschritten hat. Der Annulus cartilagineus (2, 3, 4) hat sich von der Spitze bereits erheblich entfernt und sich nach oben gedreht, so dass das Nasenloch (a) nicht mehr wie beim Schaf nach vorn unten, sondern nach vorn oben sieht.

3) Die Drehung des Präsphenoïds. Zu dieser Drehung der Exethmoide gesellt sich nun eine Drehung des Präsphenoïds. Dadurch erst werden die nach oben gedrehten Nasenlöcher auf die Höhe der Stirn erhoben und in ihre definitive Lage gebracht. Doch das Präsphenoïd ist ein Knochen, welcher bereits der Region des Rachens angehört, deshalb soll dieser dritte Punkt bei unserm eigentlichen Thema, dem Rachen, abgehandelt werden.

Nach diesen mannigfachen Betrachtungen, zu welchen uns die Frage, wie die Nasenlöcher der Zahnwale auf die Stirn gelangten, Veranlassung gab, unterliegt nun das Verständniss der knöchernen Nase, deren Kenntniss die Voraussetzung für die folgende Betrachtung des Rachens bildet, gar keinen Schwierigkeiten mehr, besonders wenn wir den lateralen Sagittalschnitt durch die Nase einer erwachsenen *Phocaena* (Fig. K) von derselben Stellung aus betrachten, von welcher aus wir die Nase der Landsäugethiere zu betrachten pflegen, d. h. von vorn her, also mit nach unten gewandtem Nasenboden *a b*. Wir finden nun im Grossen und Ganzen die Verhältnisse der Landsäugethiere wieder, doch fehlen manche Primordial- wie Deckknochen, und die restirenden Knochen nahmen zum Theil eine erhebliche Lage- und Formveränderung vor: Die Apertura pyriformis wird wie bei den Landsäugethieren unten von dem horizontalen Ast (1), daran anstossend seitlich vom aufsteigenden Ast des Zwischenkiefers (1'), darüber vom aufsteigenden Ast des Oberkiefers (2') und oben von der ventralen Kante des rudimentären Nasenbeins (4) gebildet. Das letztere stösst nicht nur mit seinem frontalen (dorsalen) Ende, wie bei den Landsäugethieren, an das Stirnbein an, sondern es liegt in ganzer Ausdehnung dem Stirnbein auf, weil es der stützenden Nasenscheidewand entbehrt, welche es bei den Landsäugethieren vom Stirnbein entfernt

hält. Doch ist hiermit natürlich nicht gesagt, dass die Nasenscheidewand fehlt. Sie ist vielmehr dem Nasenbein nur als Stütze entzogen, und zwar dadurch, dass die Nase eine Ortsveränderung

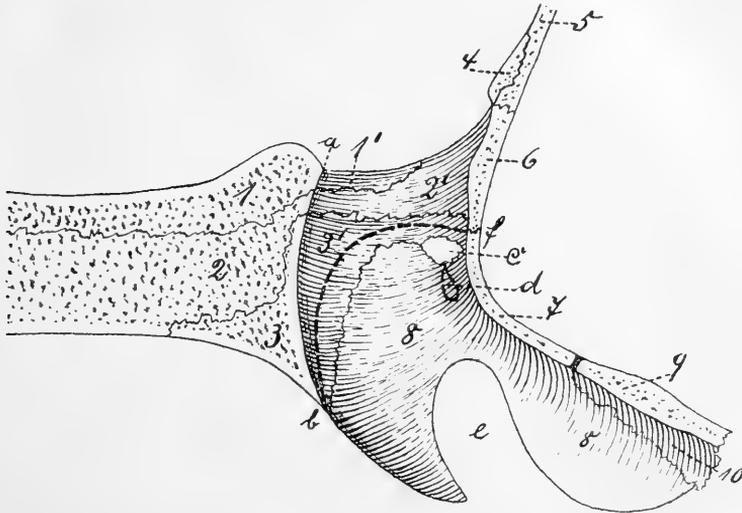


Fig. K. Lateraler Sagittalschnitt durch das Nasen- und Rachenrohr einer sehr grossen *Phocaena*. 1 : 1. 1 Intermaxillare, horizontaler Ast, 1' Intermaxillare, verticaler Ast, 2 Maxillare, horizontaler Ast, 2' Maxillare, verticaler Ast, 3 Palatinum, horizontaler Ast, 3' Palatinum, verticaler Ast incl. Processus sphenoidalis, 4 Nasale, 5 Frontale, 6 Lamina cribrosa, 7 Prärsphenoid, 8 Pterygoid, 9 Basisphenoid, 10 Processus pterygoideus ossis alisphenoidei, a Spina nasalis anterior, b Spina nasalis posterior, c Knochenlücke für eine Vene, d Orificium pharyngeum tubae Eustachii, e Incisura pterygoidea (pro tuba Eustachii), bf Choanalfäche.

durch die Drehung der Exethmoide erfahren hat, welche indess die Nasenscheidewand nicht mitmachte. — Das Dach der knöchernen Nase wird allein von der Lamina cribrosa (6) gebildet, denn die innere Fläche des Nasenbeins, welche bei den Säugern sonst den vordern Theil des knöchernen Nasendachs bildet, liegt aus dem oben angegebenen Grunde dem Frontale auf. — Die Seitenwand der knöchernen Nase wird allein von den aufsteigenden Aesten des Zwischenkiefers (1'), des Oberkiefers (2') und des Gaumenbeins (3') gebildet. Es fehlt also die Lamina papyracea des Siebbeins, und deshalb stösst der aufsteigende Ast des Oberkiefers direct und in ganzer Ausdehnung an die Lamina cribrosa an. Es fehlt ferner das Thränenbein, wie allgemein angenommen wird. Man hätte es zu suchen etwa vor der Knochenlücke c. Diese Gegend ist sehr dünn und vielfach dehiscens, möglich also, dass eines dieser hier liegenden

Knochenplättchen als Thränenbein aufzufassen ist. — Der Boden der knöchernen Nase wird, wie bei den Landsäugethieren, von dem horizontalen Ast des Zwischenkiefers (1), des Oberkiefers (2) und des Gaumenbeins (3) gebildet. Diese Aeste sind zu Deckknochen des sonst hier nicht vorhandenen Mesethmoids geworden. Sie decken dasselbe in seiner ganzen Länge bis zur oralen Spitze und füllen so den ganzen dreieckigen Raum zwischen Nasenboden und Munddach aus, an deren beider Bildung sie indess, wie bei den Landsäugethieren, betheiligte sind. Hierbei haben diese 3 sonst plattenförmigen Fortsätze eine erhebliche Umgestaltung erfahren. Der Gaumenbeinast ist zu einem dicken, pyramidenartigen Knochen geworden, der Oberkieferast ist erheblich verdickt und verlängert, der Zwischenkieferast ist zu einem langen, spangenförmigen Knochen ausgezogen, welcher den Oberkieferast dorsal deckt. — Siebbeinmuscheln fehlen der knöchernen Nasenhöhle vollständig. Von der knöchernen, untern Muschel ist nach K. E. v. BAER'S Auffassung nur das vorderste Ende vorhanden, welches der Apertura pyriformis aufliegt. So bildet die knöcherne Nasenhöhle ein kurzes, vollkommen glattes Knochenrohr, welches nach hinten zu durch das knöcherne Halbrohr des Rachens (siehe später) weiter fortgesetzt wird. — Die knöcherne Nasenscheidewand (Taf. 1, Fig. 1) besteht oben aus der Lamina perpendicularis (*k'*), in dem grössern untern Theil aber aus der stark vergrösserten Crista praesphenoidalis (*i'*), welche bei den Landsäugethieren nur die bescheidene hintere Fortsetzung der Nasenscheidewand unter das Präsphäenoid vorstellt. Doch hiervon, sowie vom Vomer, im Capitel über das Präsphäenoid mehr. Die knorpelige Nasenscheidewand (*d*) ist entsprechend der knöchernen Nasenscheidewand sehr hoch und schiebt, wie bei vielen Säugern, über die Lamina perpendicularis hinweg einen schmalen Fortsatz (Processus frontalis septi cartilaginei) zum Frontale, welcher durch die Drehung der Nasenrohre zum dorsalen Theil des Septums der letztern geworden ist.

Das unseptirte äussere Nasenloch der Zahnwale, dieses Unicum, verdankt nach KÜKENTHAL'S Ansicht einer Reduction der dorsalen Kante des knorpeligen Septums seinen Ursprung, die schon in sehr früher Zeit einsetzt. Denn schon bei dem 3,7 cm langen Embryo liegt die dorsale Kante eine Spur unterhalb des Niveaus der häutigen Umsäumung der Nares, und an der Kante des Knorpels sieht man auch eine Verdichtung des Mesenchymgewebes, welche den Ein-

druck macht, als sei hier etwas reducirt. Nach meiner Ansicht ist der Grund für das Zurückweichen des Septums weniger in der Reduction des Knorpels zu suchen, die, nach der geraden, dorsalen Kante des ganzen Septums beim erwachsenen Thier (Taf. 1, Fig. 1 *d*) zu urtheilen, keine erhebliche sein kann, als in folgenden 2 Momenten, die sich vielleicht zur Reduction addiren: 1) Die Nasenhöhle dreht sich, das Septum dreht sich nicht mit, es bleibt zurück, wodurch ja auch dem Nasenbein, wie erwähnt, die Stütze entzogen wird. Diese Drehung tritt erst in späterer embryonaler Zeit ein, im Gegensatz zu dem folgenden Moment, welches bereits sehr früh sich geltend macht. 2) Die primäre knorpelige Nasenkapsel bleibt zwar rudimentär, nicht aber die Schleimhaut, welche dieselbe auskleidet. Sie wächst in der normalen Weise, drängt sich aus der rudimentären Nasenkapsel heraus, gelangt über das Niveau des rudimentären Annulus cartilagineus und macht ihre bekannten Faltungen, die Muscheln, welche aber bei dem rudimentären Zustand der Exethmide ohne knorpelige resp. knöcherne Einlage bleiben, mit alleiniger Ausnahme der untern Muschel, die eine sehr kleine, knorpelige Einlage (KÜKENTHAL) in frühester embryonaler Zeit besitzt. Es wächst aber nicht mit die Schleimhaut, welche die Septumkante bekleidet. So kommt es zu jenem merkwürdigen Aufbau von Weichtheilen auf der Apertura pyriformis, der unseptirt bleibt. Daher kommt nach meiner Ansicht das einheitliche Nasenloch.

Weiter aber auf diesen Bau einzugehen, erübrigt sich durch die Untersuchung KÜKENTHAL'S. — KÜKENTHAL homologisirte auch die drei Muscheln in einwandfreier Weise. Als untere Muschel ist nach ihm jenes System von Faltungen im eigentlichen Spritzsack (Taf. 1, Fig. 1 *b*) anzusehen, was schon deshalb äusserst wahrscheinlich ist, weil diese Faltungen sich an die Knöchelchen der Cart. navicularis ansetzen, die K. E. v. BAER mit Recht als vorderstes, allein verknöchertes Ende der untern Muscheln ansieht. KÜKENTHAL beschreibt auch 2 glattwandige Blindsäcke in der obern Nebenhöhle des Aufbaues, welche vielleicht mit echten Nasennebenhöhlen (Keilbein- und Stirnbeinhöhle) zu homologisiren sind, da diese ja entwicklungsgeschichtlich nichts weiter darstellen als sackartige Ausstülpungen der Nasenschleimhaut in die Knorpelkapsel, die später eine knöcherne Umhüllung erhalten, welche beim Zahnwal natürlich fortfällt. Als Kieferhöhle (+ mittlerer Nasengang) wäre der Spritzsack zu betrachten.

### III. Grundbegriffe der vergleichenden Anatomie des Rachens.

Für eine Arbeit, welche den Versuch macht, so enorm verschobene Verhältnisse, wie sie der Rachen von *Phocaena* zum grossen Theil bietet, durch Entstehung aus den anatomischen Durchschnittsverhältnissen der Landsäugethiere zu erklären, bildet es die nothwendige Voraussetzung, dass die Grundbegriffe der vergleichenden

Anatomie des Rachens feststehen. Leider aber ist in dieser Beziehung noch das Meiste unklar, und diese Lücke muss daher zunächst ausgefüllt werden.

Am Rachen, Schlundkopf oder Pharynx unterscheiden wir die Rachenwand vom Rachenraum. Der Rachen beginnt nach allgemeiner Auffassung an den Choanen und endigt am unteren Rande des Ringknorpels. Während also die untere Grenze genau bestimmt ist, ist es die obere nicht. Denn was versteht man unter Choanen? Eine Frage, welche für die vorliegende Arbeit von ganz besonderer Bedeutung ist.

Die Lehrbücher der menschlichen und vergleichenden Anatomie nennen Choanen die hintern oder innern Löcher oder Oeffnungen der Nase, welche von ihr in den Rachen führen. Eine präzisere Definition des Begriffes Choanen aber konnte ich in keinem der in grösserer Anzahl durchgesehenen Lehrbücher finden. Entwicklungsgeschichtlich jedoch nennt v. MIHALKOVICS Choanen das, was „zwischen hinterm Rande der Gaumenplatte des Oberkiefers und zwischen Promontorium des Präspheoid“ liegt. Ob aber diese Choanen etwas Räumliches oder etwas Flächenhaftes seien, sagt auch v. MIHALKOVICS nicht. Choane kommt von *χεῖσθαι*, sich ergiessen, und *χόανος* heisst Blasrohr. Etymologisch wäre Choane also räumlich zu fassen und hiesse etwa so viel wie der Thorweg, welcher von der Nase in den Rachen führt. Allein der Sprachgebrauch hat nach meinem Gefühl den ursprünglichen Begriff verlassen und betrachtet die Choane als Fläche. Als Choanalebene soll nun diejenige transversale Ebene (Fig. La) betrachtet werden, welche man sich einerseits durch den hintersten Punkt der sagittalen Mittellinie des harten Gaumens (1, 2) gelegt denkt, also durch die Spina nasalis posterior, wo eine solche vorhanden ist, andererseits durch die untere Grenze zwischen Siebbein (8) und Präspheoid (9). Diese Ebene ist bei allen Landsäugethieren am sagittal durchsägten Schädel leidlich genau zu ziehen und liegt bald direct frontal, bald mit ihrem obern Ende mehr nach vorn, bald mehr nach hinten geneigt. Sie scheidet die geschlossenen Knochenrohre der Nase (vor a) von dem je nach der Länge des Schädels sehr verschieden langen, ventral offenen knöchernen Halbcanal des Rachens (hinter a), dessen Seitenwände bei allen Säugethieren von (0) den Processus pyramidales (sphenoidales) des aufsteigenden Astes der Gaumenbeine (3), von den Pterygoiden (4) und von den Proc.

pterygoidei (5) der Alisphenoide, dessen Basis von dem Präsphenoïd (7) und vom vordersten Theil des Basisphenoids (6) gebildet wird. Sie deckt sich auch offenbar mit dem, was v. MIHALKOVICS entwicklungsgeschichtlich unter Chaone verstanden wissen will, und erweist sich als werthvoller Führer selbst durch das Wirrsal von Knochenverschiebungen bei den Zahnwalen.

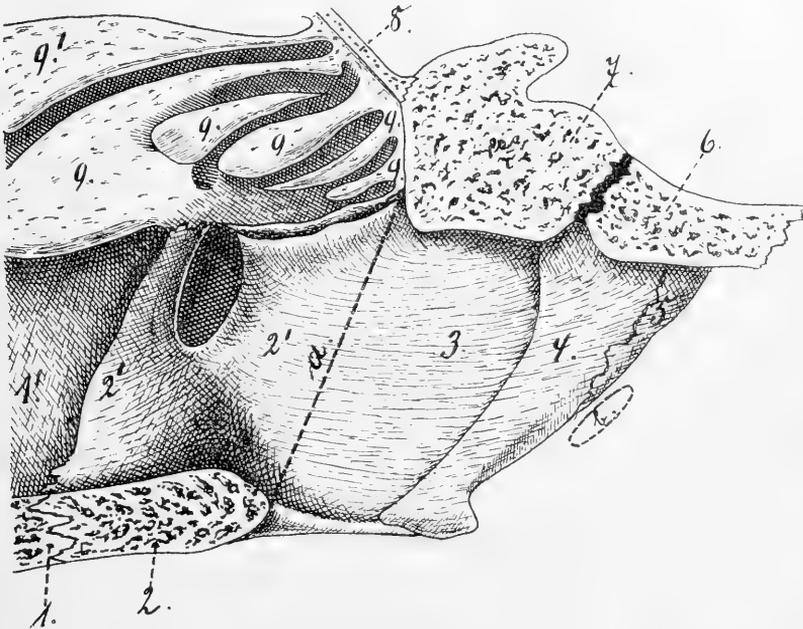


Fig. I. Lateraler Sagittalschnitt durch die hintere Nasengegend eines jungen Ochsens. 1 : 1. 1 Maxillare, horizontaler Ast, 1' Maxillare, verticaler Ast, 2 Palatinum, horizontaler Ast, 2' Palatinum, verticaler Ast, 3 Processus sphenoidalis ossis palatini, 4 Pterygoid, 5 Processus pterygoideus ossis alisphenoidei, 6 Basisphenoid, 7 Prä-sphenoïd, 8 Lamina cribrosa, 9 Ethmoturbinalia, 9' Nasoturbinale, a Choanalebene, b Ostium pharyngeum tubae Eustachii.

Man theilt nun den also umgrenzten Rachenraum seit der grundlegenden Arbeit LUSCHKA's „über den Schlundkopf des Menschen“ in drei über einander gelegene Abtheilungen ein, in welche man sich den Raum beim Schluckact getheilt denken kann. Der oberste Raum, welcher hinter der Nasenhöhle liegt, ist das Carvum pharyngo-nasale, der Nasenrachenraum. Er wird vom mittlern Theil durch das beim Schlingen bis zur Horizontalen erhobene Gaumensegel geschieden. Der mittlere Raum,

welcher hinter der Mundhöhle liegt, ist das Cavum pharyngo-orale, der Mundrachenraum. Er wird vom untern Theil durch eine Horizontalebene geschieden, welche man sich durch den Körper und die grossen (hintern) Zungenbeinhörner gelegt denkt und zwar bei auf den Kehlkopfeingang hinab gesenktem Kehldeckel, einer Stellung, wie sie beim Schluckact besteht. Der untere Raum, welcher hinter dem Kehlkopf liegt, ist das Cavum pharyngo-laryngeum, der Kehlkopfrachenraum. Diese Eintheilung ist in der menschlichen Physiologie und in der klinischen Medicin eine absolut zweckentsprechende. Wenn nun aber die menschliche Anatomie sich dieser Theilung angeschlossen hat und ihr entsprechend die Rachenwand in eine Pars nasalis, eine Pars oralis und eine Pars laryngea pharyngis eintheilt, so hat das nicht dieselbe Berechtigung, denn diese Eintheilung entspricht keiner natürlichen Gliederung, wie sie durch anatomische Verhältnisse der Rachenwand selbst, vor allen Dingen durch die Anordnung von Muskeln oder Schleimhautfalten gegeben ist. Vergleichend-anatomisch aber lässt sich mit der beim Menschen üblichen Eintheilung überhaupt nichts anfangen, denn eine Pars oralis hat immer zur Voraussetzung, dass die Mundaxe in einem Winkel zur Rachenaxe steht. Wenn dieser aber immer stumpfer wird und schliesslich ganz verschwindet, wenn mit andern Worten Mund- und Rachenaxe in einer geraden Linie liegen, wie bei vielen Säugethieren, wenn ferner hierbei die Rachenaxe schliesslich parallel mit der Horizontalen verläuft, welche man sich durch Zungenbeinkörper und hintere Zungenbeinhörner gelegt denkt, so kann von einer Pars oralis überhaupt nicht mehr die Rede sein.

Von ähnlichen Erwägungen geleitet, hat RÜCKERT nach einer vergleichend-anatomisch brauchbareren Eintheilung des Rachens gesucht. Sie geht von dem in Ruhe befindlichen Rachen aus, wie er sich uns an der Leiche präsentirt, und theilt diesen Rachen in zwei über einander gelegene Theile ein. Die Grenze zwischen beiden wird durch die hintern Gaumenbogen, durch die Arcus palato-pharyngei, gebildet, welche die Verlängerung des weichen Gaumens nach hinten vorstellen. Diese Grenze ist glücklich gewählt, denn sie hat sowohl anatomische wie entwicklungsgeschichtliche Berechtigung, weil die Arcus palato-pharyngei in der ganzen Säugethierreihe gut ausgebildet sind, im Allgemeinen dem untern Rande des M. palato-pharyngeus entsprechen und die Fortsetzung der Scheidewand bilden, welche in Form des harten und weichen Gaumens den gemeinsamen Mund-

rachenraum in einen Mundrachen- und einen Nasenrachenraum abtheilt. Dieser guten morphologischen Abgrenzung gab RÜCKERT nun eine physiologische Bezeichnung und nannte den über dem Gaumensegel und den hintern Gaumenbogen gelegenen Theil den Luftweg, den untern Theil aber den Speiseweg. Ganz abgesehen von andern Erwägungen, ist diese Benennung für die wenigsten Fälle zutreffend und stimmt vielleicht nur beim Wal, wovon später mehr (cf. Capitel „Kehldeckel und Gaumensegel“). Ich möchte daher die Benennung der von RÜCKERT abgegrenzten Theile des Rachens ändern und ohne Berücksichtigung der Physiologie den obern Theil der Rachenwand einfach die Pars superior, den untern Theil die Pars inferior, den obern Rachenraum das Cavum superius, den untern das Cavum inferius pharyngis nennen. Ich möchte hinzufügen, dass diese Benennung der thatsächlichen Lage der beiden Theile zu einander bei allen Säugethieren entspricht, denn selbst bei vollkommen gestrecktem Mundrachenwinkel liegt die in die Nase mündende Pars superior höher als die in den Mund mündende Pars inferior, weil die Nasenhöhle stets höher liegt als die Mundhöhle. — Die Ebene, welche durch die hintern Gaumenbogen gelegt wird und welche das Cavum pharyngis superius vom Cavum pharyngis inferius trennt, ist der Isthmus naso-pharyngeus.

Zwischen Mund und Rachen liegt nun ein Raum, welchen man anatomisch mit demselben Recht dem Mund wie dem Rachen zuthellen kann. Im erstern Fall könnte man ihn hintern Mundraum nennen, im letztern nennt man ihn das Vestibulum pharyngis. Diese Bezeichnung ist die bessere, denn der Raum theilt als reiner Speiseweg die physiologische Bestimmung des Rachens. Die Grenzen, am Menschen bestimmt, lassen sich vergleichend-anatomisch nicht vollkommen beibehalten: Die vordere Grenze ist der Isthmus faucium oder besser Isthmus oro-pharyngeus, d. d. die Ebene, welche man sich beim Menschen durch die vordern Gaumenbogen, die Arcus glosso-pharyngei, gelegt denkt. Wenn aber die Arcus, wie bei vielen Säugerthieren, fehlen, kann man sie sich durch eine Linie ersetzt denken, welche von dem Gewölbe des weichen Gaumens vor der Vereinigung der hintern Gaumenbogen zu den hintern Seitenrändern der Zunge hinab verläuft. Die hintere Grenze wird beim Menschen vom Isthmus naso-pharyngeus gebildet. Das hat bei ihm und den Primaten einen Sinn, denn bei ihnen erreichen die hintern Gaumenbogen nicht die hintere Rachenwand, und die Con-

tinuität des Cavum pharyngis superius und inferius wird durch dieses so umgrenzte Vestibulum nicht unterbrochen. Wenn aber, wie bei den meisten Säugethieren, die hintern Gaumenbogen die hintere Rachenwand nicht nur erreichen, sondern sie sogar circular umgeben, so schiebt sich der zwischen vordern und hintern Gaumenbogen gedachte Raum wie ein Keil zwischen Cavum pharyngis superius und inferius ein, wodurch eine vollkommene Trennung dieser Räume entstände, was doch nicht beabsichtigt ist. Man muss also die hintere Grenze vergleichend-anatomisch weiter nach vorn legen, und man würde sie zweckmässig durch die Lig. pharyngo-epiglottica (TOURNAI) legen können, wenn diese nicht zu vielen Säugethieren fehlten. Am geeignetsten will es mir nun erscheinen, wenn man die Grenzebene durch die Epiglottis selbst bestimmt und sie transversal durch die sagittale Medianlinie der Vorderfläche der Epiglottis legt. So soll es auch bei der spätern Betrachtung des Vestibulums von *Phocaena* geschehen. — Der Boden dieses so zwischen Isthmus oro-pharyngeus und vorderer Epiglottisebene liegenden Vestibulum pharyngis wird nun vom Zungengrund und dem zwischen diesem und der Epiglottis gelegenen Sinus glosso-epiglotticus gebildet. Die Seitenwände des Vestibulums werden von den Seiten des weichen Gaumens und von den in denselben liegenden Gaumenmandeln gebildet.

Was ist weicher Gaumen? Dass der weiche Gaumen, das Gaumensegel, Velum palatinum, die fibro-musculöse, mit Schleimhaut überzogene Platte sei, welche die segelartige Verlängerung des harten Gaumens nach hinten bildet und mit einem freien Saum endigt, darüber ist noch niemand anderer Ansicht gewesen als RAWITZ. Dieser neueste Arbeiter auf dem Gebiete des *Phocaena*-Rachens nennt nicht nur denjenigen Theil der Rachenwandung den weichen Gaumen, welcher diesen Namen wirklich verdient, sondern zieht auch die Seitenwände und die Rückwand des Rachenschlauchs, soweit sie sich dem weichen Gaumen anschliessen, mit in den Begriff des weichen Gaumens hinein und kommt so zu der Behauptung, dass der weiche Gaumen bei *Phocaena* einen — Schlauch bilde! Zwar hatte CUVIER dieselbe Anschauung, doch das war 100 Jahre früher.

#### IV. Der Rachen von *Phocaena communis*.

##### A. Die Pars superior pharyngis.

Die untere Grenze der Pars superior des Rachens wird nach vorstehender Erörterung von den hintern Gaumenbogen gebildet,

welche bei *Phocaena* sowohl vorn wie hinten in einander übergehen und so einen geschlossenen Ring darstellen. Diese Ringbildung findet sich nur bei einigen Landsäugethieren vor, nach RÜCKERT beim Pferd, beim Hasen und beim Fischotter, nach GEGENBAUR und HOWES auch bei einer Anzahl von Aplentaliern. Bei allen übrigen bisher untersuchten Landsäugethieren sind die hintern Gaumenbogen, wie beim Menschen, hinten nicht geschlossen. — Die hintern Gaumenbogen erreichen nun bei *Phocaena* eine Mächtigkeit, wie sie auch nur annähernd von keinem Landsäugethiere erreicht wird, und RAWITZ nennt diese Bildung daher mit Recht den Ringwulst. Während der Wulst hinten und vorn unmittelbar in die hintere Rachenwand resp. den weichen Gaumen übergeht, ist er von den Seitenwänden des Rachens durch je eine dorsal geöffnete, tiefe Bucht abgesetzt. Diese seitlichen Nasopharyngealtaschen sind weiter nichts als die extreme Weiterbildung der schon bei den Säugethieren mit ringförmigen Gaumenbogen vorhandenen seichtern Gebilde und haben nichts mit jener unpaaren, blindsackartigen, gleichnamigen Bildung der hintern Rachenwand des Schweins (LOTHES) gemeinsam, welche in derselben bis zum Anfang des Oesophagus verläuft.

Die obere Grenze der Pars superior des Rachens wird von den Choanen gebildet. Die Choanalebene ist bei *Phocaena* nach demselben Princip wie bei den Landsäugethieren (Cap. III) zu construiren, jedoch mit einiger durch die Verschiebung der Knochen nothwendig gemachten Modification, wovon sogleich die Rede sein wird.

## 1. Die Knochen der Pars superior.

### a) Die knöchernerne Rachenrinne.

Vergleichen wir die vordere Hälfte (s. Einleitung) der knöchernen Rachenrinne von *Phocaena* (Fig. K) mit der Rachenrinne des Kalbes (Fig. L), so finden wir dieselben Knochen wieder, jedoch in gänzlich verschiedener Anordnung.

An den Knochen der Schädelbasis von *Phocaena* fällt uns zunächst an diesem, seitlich von der Mittellinie geführten Schnitt die plattenartige Dünne auf. Sie ist eine Theilerscheinung der hochgradigen Reduction, welche den ganzen Hirnschädel der Wale, mit Ausnahme der in der sagittalen Mittellinie gelegenen Partie (Taf. 1, Fig. 1), befallen hat. Das Basisphenoid (Fig. K 9) ist, abgesehen von der Reduction, der einzige unveränderte Knochen dieser Gegend.

An seiner ventralen Fläche bemerkt man den niedrigen Proc. pterygoideus (10) des lateral vom Basisphenoid gelegenen Alisphenoids zum Vorschein kommen. Das Präspnenoid (7) ist stark gekrümmt und sieht mit seiner concaven Fläche nach hinten oben. Das Pterygoid (8) ist plattenförmig verbreitert und verlängert. Es trägt die schon erwähnte, den Zahnwalen eigene tiefe Incisur (e) für den Durchtritt der Tube, welche vom Os tympanicum durch diese Incisur zum Ostium pharyngeum tubae (d) emporsteigt. Der aufsteigende Ast des Palatinums und der Proc. sphenoidalis des erstern, welche beim Kalb eine breite Knochenplatte darstellen (Fig. L 2' u. 3), sind zu einem sehr schmalen Processus reducirt (Fig. K 3'), an dessen aboralem Ende eine individuell verschieden grosse Knochenlücke (c) sich befindet, durch welche eine grosse Vene in die Knochenrinne des Rachens eintritt.

Wo sind nun bei *Phocaena* die Choanen zu suchen? Die Spina nasalis posterior wird bei *Phocaena* vom Vomer gebildet, welcher, abweichend von den Landsäugethieren, den hintern Rand der Palatina überragt (Taf. 1, Fig. 1 f). Das geschieht bald nur äusserst wenig, bald aber mehr, wie in der genannten Figur. Der obere Richtpunkt aber, der Treffpunkt der hintern untern Kante des Siebbeins und vordern untern Kante des Präspnenoids (s. Fig. L), ist dadurch etwas verschoben, dass das Präspnenoid reducirt ist und die Siebbeinmuskeln fehlen. Er wird daher ohne wesentliche Fehlerquelle dorthin verlegt werden können, wo (Fig. K f) Präspnenoid und Lamina cribrosa zusammenstossen. Die transversale Ebene nun, welche man durch diesen Punkt und die Spina nasalis posterior legen würde, würde nicht ganz den Anforderungen einer Choanalebene entsprechen, denn sie würde den vordersten obersten Theil der Pterygoide zur Nasenhöhle schlagen. Die Pterygoide aber gehören stets zum Rachen. Wir müssen daher annehmen, die Choanalebene sei unter Beibehaltung ihrer Richtpunkte durch die Drehung des Präspnenoids und der consecutiven Drehung der Pterygoide nach oben ausgebaut, und müssen in Folge dessen diejenige Fläche als Choanalfläche betrachten, welche von der Spina nasalis posterior aus, parallel mit der Naht zwischen Palatinum und Pterygoid, derart zum Treffpunkt von Präspnenoid und Lamina cribrosa gelegt ist, dass durch diese Fläche der aufsteigende Theil des Palatinums wie beim Kalb in zwei Theile zerlegt wird, von

denen der eine als Nasentheil des aufsteigenden Astes zur Nase, der andere aber als eigentlicher Proc. sphenoidalis zum Rachen gehört (Fig. K, Linie *bf*).

Was man bisher bei den Walen als Choanen betrachtete, entspricht etwa derjenigen transversalen Fläche, welche man sich durch die untere Kante des Vomers (Taf. 1, Fig. 1) gelegt denkt. Gegen diese Choanfläche besteht ein gewichtiges Bedenken, welches schon K. E. v. BAER hatte: Die pharyngeale Mündung der Ohrtrumpete liegt oberhalb derselben, in der Nase. Es spricht aber ganz gegen unsere anatomische Anschauung, dass diese Oeffnung in der Nase liegen könne. v. KOSTANECKI andererseits verlegte die Choanalebene zu weit nach oben, etwa durch die Naht zwischen aufsteigendem Oberkiefer- und Gaumenbeinast. Er wählte diese Linie, weil bis hierhin die Rachenmuskulatur hinaufreicht. Ich betrachte aber die Muskelbündel, welche jenseits unserer Choanen vom Nasenboden entspringen, als solche, welche von der Rachenfläche des Gaumenbeins auf seine Nasenfläche übergreifen haben. Dieses Uebergreifen ist ja bei den Säugethieren an andern Orten ein sehr häufiges. Bei *Phocaena* bekommt dadurch die Rachenmuskulatur in ihrem schräg von oben vorn nach hinten unten gerichteten Verlauf eine günstigere Zugrichtung. Die Choanalebene aber, nach v. KOSTANECKI's Princip angelegt, würde den grössten Theil des secundären Cavum nasi zum Rachen schlagen. Das aber geht nicht an.

Die knöchernerne Rachenrinne ergänzt bei *Phocaena* erst das hinten oben schräg abgestutzte und daher sehr kurze Cavum nasi zu einem längern geschlossenen Knochenrohr. Wurde also dieses ganze Rohr vor Beginn unserer speciellen Untersuchungen, dem allgemeinen Gebrauch folgend, kurz als Nasenrohr bezeichnet, so soll es im weitern Verlauf derselben mit seinem wahren Namen, dem knöchernen Nasen- und Rachenrohr, belegt werden.

#### b) Das Prärsphenoid.

Das Prärsphenoid, bei den Landsäugethieren mehr oder minder gerade, hat bei den Walen eine Krümmung um die frontale Axe von etwa  $90^{\circ}$  erlitten. Diese Veränderung ist so augenfällig, dass man sich wundern muss, wenn sie in kurzen, klaren Worten bisher nicht ausgesprochen worden ist, denn was hier und dort (K. E. v. BAER, FLOWER) darüber gesagt ist, geht über den Werth einer Andeutung nicht hinaus.

Diese Krümmung erfolgt schon im Mutterleibe, aber nicht sehr früh, denn beim 7,1 cm langen *Phocaena*-Embryo ist das Präsphenoïd noch gerade (Fig. J 5), beim 68 cm langen Embryo aber ist seine Krümmung bereits vollendet. Den Process der Krümmung aber können wir, als nach dem Princip des ungleichmässigen Wachstums erfolgend, correct als Drehung bezeichnen. Das Präsphenoïd hat sich also gedreht, und zwar derart, dass sein vorderes, an das Ethmoid stossendes Ende sich nach oben gewandt hat, dass sein hinteres, an das Basisphenoïd stossendes Ende stehen geblieben ist.

Bei der centralen Lage des Präsphenoïds ruft diese Drehung nun mannigfache Verschiebungen am Schädel hervor, und zwar sowohl am Primordialknorpel als an den Deckknochen: Die Lamina perpendicularis und durch dieselbe die schon vorher gedrehten Exethmoïde (cf. Umbau der Nase) werden auf die Höhe der Stirn gehoben. Hierbei wird der Winkel, welcher sich durch die Drehung der Exethmoïde zwischen diesen und dem Präsphenoïd in früher embryonaler Zeit bereits gebildet hatte (Fig. J), wieder aufgehoben. Die Hebung der Exethmoïde aber ist um so grösser, als mit der Drehung des Präsphenoïds zugleich eine Verlängerung desselben stattfindet, wie aus dem Vergleich des Präsphenoïds von *Phocaena* mit demjenigen etwa gleich grosser Landsäugethiere hervorgeht. Mit den Exethmoïden kommt auch das Nasenloch auf die Höhe der Stirn, ein Vorgang, dessen ja bereits beim Umbau der Nase Erwähnung geschah. So wird aus der geraden Linie, in welcher noch bei dem kleinen Embryo (Fig. M) Ohröffnung, Augenspalte und Nasenloch, wie bei den Landsäugethiern das ganze Leben hindurch, liegen, beim grossen Embryo (Fig. N)

Fig. M.



Fig. N.

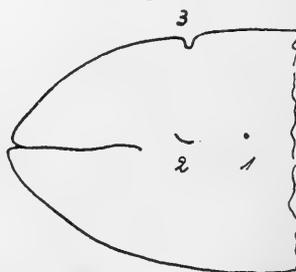


Fig. M. *Phocaena*-Embryo von 7,1 cm directer Länge. 1 : 1. 1 äussere Ohröffnung, 2 Lidspalte, 3 äussere Nasenöffnung.

Fig. N. *Phocaena*-Embryo von 68 cm directer Länge. Stark verkleinert. Bezeichnungen wie in Fig. M.

ein rechter Winkel. — Die Orbitosphenoide machen, da sie eigentlich nur die seitliche Verlängerung des Präspnenoids sind, die Drehung des Präspnenoids mit, und so wird die ganze vordere Schädelpartie nach hinten gedreht. Die gleichzeitig erfolgende Drehung des hintersten Theils des Basioccipitale aber bringt die hinterste Partie des Schädeldachs nach vorn. So kommt es zu der Annäherung der Frontalia an die Supraoccipitalia (Taf. 1, Fig. 1 *l. o.*), zur streifenartigen Verschmälerung der Parietalia und zu ihrer gänzlichen Verdrängung aus der sagittalen Mittellinie des Schädels. Die Drehung der Orbitosphenoide ist nun nichts Neues, denn sie erfolgt schon bei den Landsäugethieren, aber nicht um die frontale, sondern um die sagittale Axe. Hieraus resultirt eine Verschmälerung des Vorderkopfs bei den Landsäugethieren, und die Verbreiterung des Vorderkopfs bei den Walen ist die Folge von der Unterlassung der Drehung um diese Axe. Doch weiter auf diese interessanten Verhältnisse einzugehen, würde hier zu weit führen, im Ganzen genommen aber muss man sagen, dass die Verkürzung, Verbreiterung und Erhöhung des Walschädels die Folge der Drehung jener Knochen der Schädelbasis um die frontale Axe ist. — Auch die Deckknochen, welche direct mit dem Präspnenoid in Verbindung stehen, werden entsprechend verändert: die horizontalen Vomerplatten und ebenso die Pterygoide (Fig. K 8) werden gedreht und stark verlängert.

Schon K. E. v. BAER machte die Bemerkung, dass bei der Drehung des Vorderkopfs der Vomer sich nicht mitgedreht habe. Das ist zweifellos richtig, nur liegt die Ursache für die Nichtdrehung des Vomers nicht in diesem Deckknochen, sondern in der Crista des primordialen Präspnenoids. Doch was ist bei *Phocaena* Crista praesphenoidalis? Bricht man bei einem jugendlichen *Phocaena*-Schädel den das Nasen- und Rachenrohr in seinen untern zwei Dritteln septirenden papierdünnen Vomer weg, so kommt unter demselben ein Knochen zum Vorschein, der ungleich dicker und fester ist als der Vomer und den eigentlichen Kern des Septums bildet. Am Sagittalschnitt sieht man diesen dicken Knochen ohne Grenze (Taf. 1, Fig. 1 *i*<sup>1</sup>) in das Präspnenoid übergehen und muss ihn deshalb für einen Theil des letztern halten. Nach oben zu geht er in die Lamina perpendicularis (*k*<sup>1</sup>) des Mesethmoids über, nach vorn grenzt er an das knorplige Nasenseptum (*d*). Dieser merkwürdige, spornartige Auswuchs des Präspnenoids ist, obwohl er sich bei Landsäugethieren in dieser oder auch nur ähnlicher Anordnung

nicht vorfindet, bisher fast ganz übersehen worden. Nur im Atlas von VAN BENEDEN u. GERVAIS ist er in einer besondern Figur abgebildet, doch fehlt die Benennung, weil die Autoren offenbar nicht wussten, was sie aus ihm machen sollten. Die Erklärung aber für diesen Auswuchs giebt uns die Entwicklungsgeschichte: Am knorpligen Primordialcranium der Säugethiere besteht das vordere Keilbein aus zwei Platten, einer horizontalen und einer verticalen, die der erstern an ihrer Unterfläche sagittal aufsitzt und deshalb gleichsam die Verlängerung des Mesethmoids unter das Präsphenoïd darstellt. Im Frontalschnitt erscheint also das primordiale Präsphenoïd als ein T. Unter die Winkel des T schiebt sich nun von vorn her die Knorpelkapsel der Exethmoide mit ihren beiden hintern, zu soliden Zipfeln ausgezogenen Enden, die später durch die von der Nase hinein wachsende Schleimhaut ausgehöhlt werden, verknöchern, mit dem Präsphenoïd verwachsen und die Keilbeinhöhlen umschliessen. Die obere Wand und das Septum der Keilbeinhöhlen gehören also entwicklungsgeschichtlich sowohl dem Präsphenoïd als den Exethmoiden an, die untere und äussere Wand dagegen verdanken ihren Ursprung ausschliesslich den Exethmoiden. Diese Darstellung entspricht im Wesentlichen der Auffassung DURSÿ's (siehe seinen Atlas, tab. 7, fig. 14 u. 15, und tab. 8, fig. 8—10, nebst entsprechendem Text), jenes wenig gewürdigten Forschers, dessen staunenswerth correcte, mit den primitivsten Mitteln ausgeführte Untersuchungen noch heute als maassgebend für unsere Grundanschauungen von der Entwicklung der Säugethiernase gelten müssen. Bei *Phocaena* legen nun die Exethmoide nur eine höchst rudimentäre Knorpelkapsel an (s. Cap. II), die dazu schon bald wieder verschwindet; die wuchernde Schleimhaut der Nase dringt auch gar nicht in diese Kapsel ein, weil sie in den Zustand des Vordringens und Sichfaltens erst zu einer Zeit geräth, in welcher die Exethmoide längst reducirt sind. Daher kann es bei *Phocaena* auch gar nicht zu einer knöchern umgrenzten Keilbeinhöhle kommen, das Präsphenoïd aber kann keine Apposition durch die Exethmoide erhalten und besteht das ganze Leben hindurch in seiner primären T förmigen Gestalt fort. Der sagittale Sporn des Präsphenoïds aber ist die ursprüngliche Scheidewand der Keilbeinhöhlen, das Septum praesphenoïdale oder die Crista praesphenoïdalis.

Die Crista praesphenoïdalis der Zahnwale zeichnet sich durch ihre Härte und Dicke vor derjenigen der Landsäugethiere aus

Beides ist gerade hier auffallend, die Härte deshalb, weil die übrigen Schädelknochen der Zahnwale ein sehr lockeres Gefüge haben, die Dicke deshalb, weil ein dünnes Septum bei der ohnedies schon sehr grossen Enge der Athemrohre vortheilhafter für die Respiration gewesen wäre. Beides muss daher wohl einem wichtigen Zweck dienen, und dieser ist in der Architectur des Schädels der Zahnwale gegeben. Denn durch die enorme Reducirung des Jochbogens (Fig. A 13) und die Durchbrechung der Stirngegend seitens der Nasenlöcher ist die Verbindung zwischen Hirnschädel und Gesichtsschädel derartig geschwächt, dass eine anderweitige feste Verbindung beider zur Nothwendigkeit wurde. Sie wird zum Theil erreicht durch die plattenartige Uebereinanderschlebung der Proc. frontales der Maxillen über das Stirnbein, zum Theil aber durch die Kräftigung der Crista. Wegen ihrer Kürze aber könnte auch die verstärkte Crista keine wirksame Befestigung des Gesichtsschädels an den Hirnschädel abgeben, würde sie sich nach vorn nicht mit der ebenfalls sehr verstärkten Vomerschlebe verbinden. Auch diese Verstärkung des Vomers erfüllt erst dadurch vollkommen ihren Zweck, dass er durch sein stellenweises Hinunterreichen bis zur Mundfläche des harten Gaumens, an der Crista nasalis posterior und eine Strecke weiter nach vorn (siehe Taf. 1, Fig. 1 f, auf welcher indess die Vomerschlebe wegen der medianen Führung des Schnitts nicht sichtbar ist) fest mit den übrigen Knochen des Schnabels verankert ist. So bildet Crista sphenoidalis und Vomer eine kräftige Schlebe, welche die Festigkeit der Verbindung von Gesichtsschädel und Hirnschädel wesentlich erhöht.

Die Crista praesphenoidalis zeichnet sich ferner durch ihre Höhe aus, die so gross ist, dass sie ganz im Gegensatz zu den sonst gewohnten Verhältnissen die Höhe der Lamina perpendicularis bei weitem übertrifft. Dieses vermehrte Wachstum in die Höhe ist von demselben Gesichtspunkt aus zu beurtheilen wie das vermehrte Wachstum des Mesethmoids in seinem vordern obern Theil (cf. Cap. Umbau der Nase), d. h. so wie das vermehrte Wachstum des Mesethmoids zur Drehung der Exethmoide führte, so führte das vermehrte Wachstum der Crista praesphenoidalis zur Drehung der horizontalen Platte des Prä-sphenoids. Die gleichzeitige Krümmung dieser Platte aber unterstützte nur deren Drehung. Wir sehen also, welche wichtige Rolle beim Zahnwal die sonst so unbedeutende Crista praesphenoidalis spielt.

Betrachten wir nun die sog. *Crista praesphenoidalis*, die hintere Verlängerung des Mesethmoids unter das Präsphenoïd, als zum Mesethmoid gehörig, was ja den natürlichen Verhältnissen mehr entspricht, als wenn wir sie, wie üblich, zum Präsphenoïd rechnen, so leuchtet es ohne weiteres ein, dass die *Crista praesphenoidalis* sich als Bestandtheil des Mesethmoids der Drehung des eigentlichen Präsphenoïds gar nicht anschliessen kann. Denn das Mesethmoid bleibt ja umgedreht und muss es bleiben, weil sonst das Munddach ebenfalls nach oben gedreht und die Mundöffnung, wie die Nasenöffnung, an der Stirn liegen würde, was ja ein Unding wäre.

Recapitulation: Fassen wir nun die in diesem Capitel und im Capitel über den Umbau der Nase beschriebenen Vorgänge in grossen Zügen zusammen, so ergiebt sich, dass der ganze Umbau der vordern Hälfte des Kopfs bei den Zahnwalen im Wesentlichen durch Veränderungen des Ethmoids erfolgt, welche entgegengesetzter Natur sind: Das Mesethmoid zeigt vermehrtes, die Exethmoide dagegen vermindertes Wachsthum. Ersteres führt zur Erhöhung und Verkürzung der vordern Hälfte des Hirnschädels und zur Bildung des Schnabels, letzteres führt zur aboralen Verlegung der Apertura pyriformis und ihrer Drehung nach oben, zum Aufbau jenes merkwürdigen, buchtenartigen Apparats auf der Apertura pyriformis und zur Bildung des einheitlichen Nasenlochs.

## 2. Die Muskeln der Pars superior.

Die Musculatur der Pars superior des Rachens ist bisher von allen Autoren als ein einheitliches Ganzes betrachtet und *M. palatopharyngeus*, von RAWITZ, gemäss seiner Anschauung vom weichen Gaumen, *M. palatinus* genannt worden. Und doch, vergleicht man die Innenfläche des Muskelschlauchs (Taf. 1, Fig. 2) mit seiner Aussenfläche (Taf. 1, Fig. 3), so bemerkt man sofort, was auch schon K. E. v. BAER und RAPP auffiel, dass der Verlauf der Muskelfasern auf beiden Flächen ein verschiedener ist. Das legt doch die Wahrscheinlichkeit nahe, dass der Schlauch auch aus verschiedenen Muskeln bestehe, allein keiner der Untersucher machte sich an seine Zergliederung heran, obwohl mancher von ihnen, z. B. K. E. v. BAER, STANNIUS und RAWITZ über ein genügend reichliches Material, speciell an Phocänen, verfügten, um die Zergliederung mit Erfolg durchsetzen zu können. Diese Unterlassung liegt nicht weniger an der schwierigen Zugänglichkeit der Rachengegend als an der

schwierigen Auffassung der total verschobenen Verhältnisse, besonders in der Pars superior. Bedürfte es noch eines Beweises für diese Schwierigkeiten, so ist es die Thatsache, dass STANNIUS, einer der classischen ältern Zergliederer, in seiner Abhandlung über die Musculatur des Braunfisches alle Muskeln der *Phocaena* beschrieb, mit Ausnahme derjenigen der Pars superior (und einiger Beckenmuskeln), und dass RÜCKERT, der Begründer der vergleichenden Myologie des Rachens, den Rachen durch die ganze Reihe der Säugethiere hindurch untersuchte, mit Ausnahme des Wals, ohne dass es auch ihm an Walmaterial gefehlt hätte.

Nicht die gleiche Schwierigkeit fanden MACALISTER und später MURIE bei *Globiocephalus melas*, denn nach ihrer Beschreibung besitzt dieser Zahnwal die Muskeln des Rachens in ungefähr derselben Anordnung wie die Landsäugethiere. Das ist um so auffallender, als der Schädel von *Globiocephalus* dieselben Differenzen gegenüber dem Landsäugethierschädel aufweist wie die Schädel der übrigen Zahnwale. Die Art und Weise der Homologisirung der Muskeln aber fordert geradezu zum Widerspruch heraus. Ich habe deshalb die Resultate der beiden Forscher in Folgendem nur wenig berücksichtigen können.

Die erste Schwierigkeit liegt, wie gesagt, in der mangelhaften Zugänglichkeit des Rachens, der theils im knöchernen Nasen- und Rachenrohr, theils in der hintern knöchernen Halbrinne der Schädelbasis (cf. Einleitung) versteckt liegt. Um ihn zugänglich zu machen, erschien es mir am zweckmässigsten, am abgeschnittenen Kopf von *Phocaena* zunächst den ganzen Zungenbeinapparat auf einer Seite vom Unterkiefer und der Schädelbasis zu lösen, dann die Rachenhälfte dieser Seite sowohl aus dem knöchernen Nasen- und Rachenrohr als aus der hintern knöchernen Halbrinne der Schädelbasis heraus zu präpariren, weiter den Schädel sagittal zu durchsägen und dann noch das knöcherne Nasenrachenseptum der bisher intacten Rachenseite mit Einschluss eines Theils der angrenzenden Knochen zu entfernen. Spaltet man endlich noch den Rachenschlauch dorsal in der Mittellinie und präparirt die Schleimhaut der Pars superior vom Muskelschlauch ab, was wegen der festen Verbindung von Schleimhaut und Muskelschlauch nicht leicht ist, so hat man jetzt einen freien Einblick in den Rachenschlauch gewonnen, wie er in Taf. 1, Fig. 2 dargestellt ist, und dabei den Vortheil, dass der Schlauch wenigstens auf einer Seite noch in Verbindung mit dem Knochen, also in seiner natürlichen Lage ist. Jungdliches Material verdient wegen seiner leichtern Präparirbarkeit und bessern Abgrenzung der Muskeln von einander den Vorzug. Die Lupe ist besonders an der Mündung der Ohrtrompete nicht zu entbehren.

Die zweite Schwierigkeit liegt in der nicht leichten Homologisirbarkeit der Rachenmuskeln. Sie muss von den Verhältnissen bei den Landsäugethiern ausgehen, wie sie durch die

Untersuchungen RÜCKERT's für die Rachenmusculatur und v. KOSTANECKI's für die Tubengaumenmusculatur festgelegt sind. Diese zeigen, dass in der ganzen Reihe der Landsäugethiere, mit Ausnahme einiger Aplacentalier, die den Rachen constituirenden Muskeln dieselben sind und dass sich Differenzen nur auf das Hinzukommen neuer Muskelzüge zu den alten beschränken. Bei dieser conservativen Neigung der Rachenmusculatur war es nun von vorn herein wahrscheinlich, dass man bei *Phocaena* die typischen Landsäugethiermuskeln wiederfinden würde, allerdings in gänzlich verschiedener Anordnung, hervorgerufen durch die Drehung des knöchernen Nasen- und Rachenrohrs nach oben. Denn soweit hierdurch Ansatzpunkte von Rachenmuskeln verschoben werden, müssen letztere natürlich mit verschoben werden und eine ganz andere Richtung bekommen. Betroffen wird hiervon in erster Linie der *M. constrictor superior* seu *M. pterygo-pharyngeus*, welcher sich bei *Phocaena*, wie überall, am Pterygoid befestigt, und zwar am oralen Ende desselben, welches ja mit dem Präsphenoïd nach oben gedreht und verlängert wird. Der *Constrictor superior* aber, innig mit dem ganzen Rachenschlauch verbunden, muss den letztern so weit in die Höhe ziehen, bis er mit seinem obern Ende an das *Septum osseum* der Rachenrohre anstösst, wodurch die Bewegung des Rachenschlauchs zum Stehen kommen muss. Nicht zum Stehen aber kommt die Drehung des Pterygoids, und jetzt muss das obere Ende des Rachenschlauchs in seinen seitlichen, sich an das Pterygoid ansetzenden Theilen in die Länge gezogen werden. So kommt es zur Bildung langer Seitenzipfel am obern Umfang des muskulösen Rachenschlauchs, welche sich hoch in die knöchernen Nasen- und Rachenrohre hinein erstrecken. — Ursprünglich war ich der Ansicht, dass die Bildung der Seitenzipfel als Hemmungsbildung aufzufassen sei, indem das *Septum osseum* die Vereinigung des obern Theils des Muskelschlauchs in frühester embryonaler Zeit verhindert habe, indess ist der Rachenschlauch schon vollkommen gebildet, ehe noch die Drehung des Präsphenoïds erfolgt, wie das der 7,1 cm lange Embryo zeigt. Auch die Thatsache, dass die Anlage der Musculatur ganz allgemein derjenigen des Knorpels und Knochens vorausgeht, würde dieser Annahme entgegenstehen. Es muss daher bei der Entstehung der Zipfel durch Zug bleiben.

Vor Eintritt in das eigentliche Thema möchte ich noch einige Worte über die verschiedene Möglichkeit, Muskeln zu

homologisiren, vorausschieken, weil darüber die Ansichten zur Zeit noch sehr aus einander gehen.

1) Wir wissen, dass die Anlage der Musculatur metamer erfolgt und dass mit jedem Myotom ein motorischer Nerv in Beziehung tritt. Wollen wir also einen Muskel bestimmen, so können wir das thun durch die Bestimmung des zugehörigen Nerven nach seiner Austrittsstelle an der Schädelbasis oder an der Wirbelsäule. Wenn nun aber aus dem Myotom, wie in der Regel, mehrere Muskeln sich bilden, so versorgt auch der eine Nerv mehrere Muskeln. Man kann dann vom Nerven aus nicht mehr einen bestimmten Muskel homologisiren, sondern nur eine bestimmte Muskelgruppe. Wenn nun aber die Innervation der Muskelgruppe gar nicht von einem isolirten Nerven, sondern von einem Nervenplexus aus geschieht, an dessen Bildung mehrere Nerven sich betheiligen, so ist die Homologisirung eines bestimmten Muskels durch seinen motorischen Nerv vollends unmöglich. So ist es nun beim Rachen: Die gesammte Rachenmusculatur, einschliesslich des Levator veli, wird, beim Menschen wenigstens, bei welchem diese Verhältnisse bisher allein genügend durchforscht sind, vom Plexus pharyngeus innervirt, welcher vom Vagus und Accessorius gebildet wird. Nur der Tensor veli wird als Abkömmling der Kiefermusculatur vom Nerven des Mandibularbogens, dem 3. Ast des Trigemini, innervirt. Zweifelhaft ist es nur noch, ob die Gaumenmusculatur nicht auch noch Zweige vom Facialis erhält. Wenn nun bei den Säugethieren die Innervation des Rachens dieselbe ist wie beim Menschen, was ja wahrscheinlich ist, so lässt sich kein einziger Rachenmuskel, mit Ausnahme des Tensor veli, vom Nerven aus homologisiren. Diese Möglichkeit der Homologisirung des Tensor veli und noch mehr die Entscheidung, ob der Muskel, welchen ich als Constrictor medius pharyngis betrachte (cf. später), auch wirklich vom Plexus pharyngeus innervirt wird, hätten allein schon die Präparation der Rachenerven bei *Phocaena* wünschenswerth gemacht, jedoch misslang der erste Versuch, und ein zweiter musste wegen Mangels an weiterm Material unterbleiben. Das Eine aber lehrte mich der erste Versuch, dass diese Präparation beim Zahnwal sehr schwierig ist, weil bei der gänzlich subcranialen Lage des Rachens die Schädelbasis in ganzer Ausdehnung Stück für Stück abgetragen werden muss.

2) Die zweite Möglichkeit der Homologisirung eines Muskels bieten uns seine Ansatzpunkte. Diese sind, wie tausendfältige Erfahrung (cf. BRONN) gelehrt hat, in der ganzen Säugethierreihe äusserst constant, und Abweichungen beziehen sich im Allgemeinen nur auf Gewinnung neuer Ansatzpunkte unter Beibehaltung der alten. Diese Art der Homologisirung einzelner Muskeln versagt nur unter ganz besondern Umständen und hat sich daher das allgemeine Bürgerrecht erworben. Auch beim Rachen können wir einen ausgedehnten Gebrauch von ihr machen, denn die Ansatzpunkte der Rachenmuskeln sind vergleichend-anatomisch ebenfalls sehr constant, wie RÜCKERT nachwies. Auf diese Weise konnte daher die Homologisirung der meisten Rachenmuskeln von *Phocaena* erfolgen.

3) Die dritte Möglichkeit der Homologisirung von Muskeln liegt in immer wiederkehrenden Beziehungen zu andern schon bekannten Muskeln, sei es durch die Lage, sei es durch Faseraustausch. Diese Homologisirung ist besonders wichtig für solche Muskeln, welche, wie die Pharynxmuskeln, nur einen fixen Ansatzpunkt haben. Von ihr wurde Gebrauch gemacht bei der Abgrenzung des *M. constrictor superior* durch seine Lage zum *M. stylopharyngeus*, bei der Homologisirung des *M. levator veli* durch seinen Faseraustausch mit dem *M. palato-pharyngeus* und des *M. thyropharyngeus* mit dem *M. crico-thyreoideus*.

a) *M. pterygo-pharyngeus seu constrictor pharyngis superior*, *M. palato-pharyngeus* und *M. thyreo-palatinus*.

Die Innenfläche des muskulösen Rachenschlauchs von *Phocaena* wird mit Ausnahme der schmalen Randbezirke von einem einzigen ausgedehnten, dicken Muskel (Taf. 1, Fig. 2 1) gebildet, dessen Fasern, so lange sie in den engen, knöchernen Nasen- und Rachenrohren liegen, parallel von oben nach unten verlaufen, dann aber, an ihrer Entfaltung nicht mehr gehindert, fächerartig in schön geschwungenen Zügen derart gegen die hintere Rachenwand ausstrahlen, dass die untersten Faserzüge schliesslich circulär verlaufen. An der Hinterwand gehen die Fasern beiderseits in einander über, bilden also keine Raphe im Gegensatz zu den Landsäugethieren, was schon RÜCKERT beschrieb. Dieser Muskel ist nun weiter dadurch ausgezeichnet, dass sich nahe seinem untern Ende von seiner Innenfläche ein kräftiger, ca. 1 cm breiter, wieder vollkommen ringförmig geschlossener Muskel (Taf. 1, Fig. 2 6) erhebt, und zwar dergestalt, dass sein unterer Rand ohne Abgrenzung in den grossen Rachenmuskel übergeht, sein oberer scharfer Rand aber seitlich weit von ihm absteht und seitliche, nach oben geöffnete tiefe Taschen bildet. Dieser Ringmuskel bildet die Einlage jenes früher beschriebenen Schleimhautwulstes, des *Arcus palato-pharyngeus*, welcher den oberen Theil der Epiglottis und der Aryknorpel (Taf. 1, Fig. 2 b) eng umschliesst.

In dieser Anordnung wurde der ganze Muskelschlauch mehrfach, zuletzt von RAWITZ, übereinstimmend beschrieben und *M. palato-pharyngeus*, von RAWITZ aber fälschlich *M. palatinus* genannt. Diese Homologisirung allein mit dem *M. palato-pharyngeus* ist nun keine berechnete. Wir lassen die Ansatzpunkte entscheiden: Der Muskel entspringt in den knöchernen Nasen- und Rachenrohren, und zwar lateral vom obersten Theil des Pterygoids, oral aber von der ganzen,

die vordere Wand des knöchernen Nasen- und Rachenrohrs bildenden hintern Fläche der Gaumenbeine bis hinunter zur *Spina nasalis posterior*. Frei von Musculatur und nur von Periost bekleidet ist die aborale, von den horizontalen Platten des Vomers (Fig. 1 6) und die mediane von seiner verticalen Platte (Fig. 1 7) gebildete Wand der Rachenrohre, im theilweisen Gegensatz zu v. KOSTANECKI, welcher den Muskel auch von der verticalen Platte des Vomer entspringen lässt. — Das untere Ende des Schlauchs setzt sich an den Seitenspangen des Schildknorpels an, und zwar an ihrer Innenfläche, abweichend von DUBOIS, welcher sie an der Aussenfläche inseriren lässt.

Was kann das nun für ein Rachenmuskel sein, welcher vom Pterygoid, vom Palatinum und vom Thyreoid entspringt? Vom Pterygoid kommt der *M. pterygo-pharyngeus*, vom Palatinum der *M. palato-pharyngeus*, vom Thyreoid der *M. thyreo-pharyngeus*. Wir haben es also nach der Homologisirung vermittels der Ansatzpunkte mit einem, ursprünglich aus diesen drei Muskeln entstandenen Muskel zu thun.

Lässt aber die ganze Configuration dieser drei Muskeln bei den Landsäugethieren unsere Homologisirung wahrscheinlich erscheinen? Ganz gewiss, denn diese drei Muskeln bilden auch bei den Landsäugethieren im Grunde genommen nur einen Muskel, dessen Theile nur schärfer von einander getrennt sind. Im Einzelnen aber verhält sich die Sache bei den Landsäugethieren nach RÜCKERT und v. KOSTANECKI folgendermaassen: Der untere Rand des *M. pterygo-pharyngeus* geht vollkommen continuirlich in den obern Rand des *M. palato-pharyngeus* über, und zwar in die *Pars externa* desselben, welche von der fibrösen Gaumenplatte, der Verlängerung des horizontalen Palatinumasts nach hinten entspringt, d. h. also von einer frontalen Ursprungslinie. Diese *Pars externa* wird nach innen zu bedeckt von der *Pars interna* des *M. palato-pharyngeus*, welche von der ganzen Raphe des weichen Gaumens, also in einer sagittalen Linie entspringt, nach unten aber den freien Rand der *Pars externa* continuirlich fortsetzt. Der untere Rand der *Pars interna* endet frei in der Ansatzlinie des *Arcus palato-pharyngeus*. Er ist nach unten gerichtet und dringt nur selten, z. B. bei den Primaten, ein Stück weit in die Schleimhautduplicatur des *Arcus* vor. — So bilden der *M. pterygo-pharyngeus* und der *M. palato-pharyngeus* mit seiner *Pars externa* und *interna* eigentlich einen einzigen Constrictor, welchen man füglich den Constrictor

der Pars superior pharyngis nennen könnte. Vom untern Rande dieses Constrictors lösen sich nun bisweilen einige Bündel ab, welche nicht zur Hinterwand verlaufen, sondern seitlich zum Schildknorpel herab ziehen. Diese Verlängerung der Pars interna M. palato-pharyngei nach unten, welche bisher nur beim Menschen und beim Pferde bekannt ist, hat man mit dem Namen des M. thyreo-palatinus belegt. Es bildet somit der Thyreo-palatinus zusammen mit dem Pterygo-pharyngeus und Palato-pharyngeus auch bei den Landsäugethieren einen einzigen zusammenhängenden Muskel.

Bemerkenswerthe, aber nicht principielle Abweichungen zwischen diesem Muskel der Landsäugethiere und *Phocaena* sind nun folgende: 1) Der M. pterygo-pharyngeus verläuft bei *Phocaena* nicht mehr transversal, sondern sehr schräg um das Rachenrohr herum, in Folge der zipfelartigen Ausziehung des obern Endes des Rachenschlauchs. Auch ist er sehr schmal, denn nur ein kleiner Theil des gesammten Rachenmuskels entspringt vom Pterygoid, und auch die Einsenkung des M. stylo-pharyngeus in den Rachenschlauch, welche bei den Landsäugethieren schon im Palato-pharyngeus erfolgt, geschieht sehr weit oben. Alles in allem kann man daher nur die hintersten, obersten Züge des grossen Rachenmuskels als den M. pterygo-pharyngeus ansehen. 2) Die Pars externa m. palato-pharyngei entspringt bei *Phocaena* direct von der hintern Kante des harten Gaumens, weil diesem Thier eine fibröse Gaumenplatte fehlt. Sie hat aber ihren Ursprung auf die Nasenbodenfläche des Palatinums ausgedehnt, denn sie ist durch den Zug des sich drehenden Pterygoids mitsammt dem Pterygo-pharyngeus in das Rachenrohr hinaufgezogen. Der Muskel hat auf diese Weise — Beibehaltung des alten und Erwerbung neuer Ansatzpunkte — eine grosse Ausdehnung erlangt und bildet den grössten Theil des Constrictors der Pars superior. 3) Als Pars interna m. palato-pharyngei ist der längliche, mediale Muskel an der Rückfläche des weichen Gaumens (Taf. 1, Fig. 2 5) mit Einschluss des Ringmuskels zu betrachten. Wie bei den Landsäugethieren entspringt er, bei *Phocaena* nur auffallend schmal, durch eine sagittale Linie in eine rechte und eine linke Hälfte geschieden, von der ganzen Raphe des weichen Gaumens, setzt sich nach oben in den Levator veli (siehe später) fort und wird nach unten zum mächtigen Ringmuskel des Arcus palato-pharyngeus. Dieser Ringmuskel zeichnet sich dadurch aus, dass er bis in den freien Saum der Schleimhaut-

duplicatur des Arcus vordringt. Da dieser Saum aber überall dort, wo der Arcus gut entwickelt ist, z. B. beim Pferd, nach oben sieht, sieht auch der untere Rand des Palato-pharyngeus, abweichend von den Landsäugethieren, nach oben. 4) Der *M. thyreo-palatinus* (in keiner Figur eingezeichnet) ist bei dem Hochstand des Schildknorpels bei *Phocaena* sehr kurz, denn es stösst der Arcus palato-pharyngeus mit seinem untern Rand beinahe an den Schildknorpel. Der Muskel setzt sich bei *Phocaena* auf der Innenfläche des Schildknorpels an, weil er offenbar bei der ausserordentlichen Reduction der Schildknorpelplatten (s. später) auf der Aussenfläche keinen Platz fand. 5) Die ganze Pars superior pharyngis ist durch die Drehung und Verlängerung des Präsphenoïds stark in die Länge gezogen. Hierdurch ist die Bildung der Rückwand der Pars superior eine andere geworden. Bei den Landsäugethieren nämlich deckt, von hinten her gesehen, der Constrictor inferior zum Theil den Constrictor medius, der Constrictor medius aber zum Theil den Constrictor superior. Die Constrictoren liegen also, um das bekannte Bild zu gebrauchen, wie die Züge eines halb ausgezogenen Fernrohrs über einander. Bei *Phocaena* ist aber der Constrictor superior durch die Verlängerung der Pars superior pharyngis vollständig aus dem medius resp. inferior herausgezogen. In diese so entstehende Lücke tritt nun der Palato-pharyngeus ein, welcher ja die directe Fortsetzung des Constrictor superior nach unten bildet. So sehen wir denn auf der Aussenfläche der Pars superior (Taf. 1, Fig. 3 3) den Palato-pharyngeus im mittlern Längsdrittel frei zu Tage liegen, im vordern und hintern Drittel aber von andern, später zu besprechenden Muskeln bedeckt.

Die Function dieser Muskeln der Pars superior besteht in der Compression der Sinus pyriformes beim Schlingact, wovon bei diesem mehr. — Die Function des Ringmuskels des Arcus palato-pharyngeus besteht ganz allein in der Compression des Kehlkopfeingangs beim Schlingact.

#### b) *M. salpingo-pharyngeus*.

Von der untern Umrandung der pharyngealen Tubenmündung nimmt ein Muskel seinen Ursprung (Taf. 1, Fig. 2 2), welcher, wie der Constrictor superior, schräg von oben und lateral nach unten und medial zieht. Aus dem knöchernen Rohr des Rachens herausgetreten, legt er sich zunächst eine Strecke lang nur an seinen Partner an (cf. Fig.), verschmilzt aber schliesslich mit ihm (cf. Fig.).

An der Bildung der Innenfläche des Rachenschlauchs ist nur ein schmaler Streif von ihm theilhaftig (cf. Fig.). Auf der Aussenfläche (Taf. 1, Fig. 3 2) aber wird der Muskel breiter und liegt dem vereinigten Constrictor superior und Palato-pharyngeus nach aussen zu breit auf. Er ist in Wirklichkeit nicht so scharf gegen diesen Muskel abgesetzt, wie es in der Figur gezeichnet ist, vielmehr gehen Bündel von einem zum andern Muskel über. Die Absetzung ist aber, besonders auf dem Durchschnitt des Schlauchs (Taf. 1, Fig. 4 7) und auf seiner Aussenfläche, eine so scharfe, dass über die Selbständigkeit dieses Muskels gar kein Zweifel bestehen kann. Trotzdem ist er bisher nicht beschrieben. Nach unten zu stösst er mittels einer leichten Inscriptio tendinea (Taf. 1, Fig. 3 i) und unter starker Verdünnung an den obern Theil eines Muskels, welcher seine Verlängerung nach unten bildet und als *M. longitudinalis oesophagi* (cf. später) aufzufassen ist.

Die Beziehung des Muskels zur Tubenmündung, sein Verlauf im hintersten, obersten Theil des Rachenschlauchs berechtigen uns dazu, ihn als *M. salpingo-pharyngeus* anzusehen. Ein *Salpingo-pharyngeus* ist bisher nur beim Menschen, beim Hirsch und beim Pferd bekannt. Er stellt im Grunde genommen nur einen Faserzug dar, welchen die Pars externa des Palato-pharyngeus vom Tubenostium her erhält. Auch bei *Phocaena* ist er, wie gesagt, vielfach mit des Pars externa des Palato-pharyngeus verbunden, doch erreicht er bei diesem Thier eine besondere Grösse und Selbständigkeit.

Der Muskel hat hier wie überall die Function, bei der Eröffnung des Tubenostiums mitzuwirken.

#### c) *M. levator veli* (Pars pharyngea).

Aus dem obern Winkel der pharyngealen Tubenöffnung kommt ein Muskel (Taf. 1, Fig. 2 3), welcher den obern Ansatz des Rachenschlauchs am Pterygoid und am Palatinum von hinten nach vorn in einem spitzen Bogen umkreist, dann an der vordern Nasenwand (Nasenboden), dicht am Septum liegend, hinuntersteigt und schliesslich nach dem Austritt aus dem Nasen- und Rachenrohr in die entsprechende Hälfte der Pars interna des *M. palato-pharyngeus* (Taf. 1, Fig. 2 5) ohne sichtbare Grenze übergeht. Der Muskel ist am Tubenwinkel schmal, wird sehr bald breiter und erreicht schon bei seinem Uebergang in die longitudinale Richtung seine definitive Breite, welche er im weitem Verlauf beibehält. In

seinem strangförmigen Aeussern, wie in der Zartheit und hellern Färbung seiner Fasern stimmt er so vollständig mit der Pars interna des M. palato-pharyngeus und dessen Fortsetzung, dem muskulösen Ringwulst, überein, dass die Gesammtheit dieser Muskeln den Eindruck eines zusammengehörigen Muskelsystems macht.

Zur Homologisirung des Muskels ist es zunächst zu betonen nothwendig, dass er nicht am obern Tubenwinkel beginnt, sondern die Fortsetzung eines die ganze Tube durchlaufenden äusserst dünnen Muskels ist, wie ich das später gelegentlich der Abhandlung über das Mittelohr von *Phocaena* noch zu zeigen habe. Nicht minder wichtig ist die Thatsache, dass am untern Ende des Muskels nur die oberflächlichen Fasern in die Fasern derselben Seite der Pars interna des M. palato-pharyngeus übergehen, dass aber die ganze Masse der tiefern Fasern die Mittellinie kreuzt (cf. Fig.). Ein grosser Theil der gekreuzten Fasern geht in den contralateralen Muskelwulst des Arcus palato-pharyngeus über. — Diese Momente genügen aber zur Homologisirung des Muskels. Denn bei allen Landsäugethieren, wie auch bei *Phocaena*, kommen aus der Tube 2 Muskeln, der M. tensor veli und levator veli. Der Levator veli aber ist derjenige Muskel, welcher mit seinen hintern Fasern stets in die contralaterale Hälfte der Pars interna des M. palato-pharyngeus übergeht (v. KOSTANECKI), und desshalb kann unser Muskel nur der Levator veli sein. Ob aber die Fasern auch, wie bei den Landsäugethieren, zum Theil schlingenförmig in die Fasern des Levator der andern Seite übergehen, liess sich bei ihrer starken Verflechtung nicht constatiren.

Dieser so als Levator veli homologisirte Muskel ist schon von ALBERS als besonderer Muskel erkannt worden, denn auf einem Querschnitt des Rachenschlauchs ist der Muskel in seiner charakteristischen Querschnittsfigur (Taf. 1, Fig. 4 5) eingezeichnet. Benannt oder beschrieben aber ist er von ALBERS noch nicht. Erst v. KOSTANECKI untersuchte ihn genauer und hielt ihn für den M. medialis veli, d. h. den mittlern, bei vielen Thieren wulstförmig verdickten Rand der Pars interna des M. palato-pharyngeus, welcher in der menschlichen Anatomie den Namen des M. azygos führt. Charakteristisch für diesen M. medialis ist nach v. KOSTANECKI der Um-

stand, dass seine Fasern nicht die Mittellinie überschreiten. Da sie das aber bei *Phocaena* zum grossen Theil thun, kann es sich hier nicht um den M. medialis veli handeln, ganz abgesehen davon, dass der M. medialis doch nicht an die Tube herantreten würde. Der Unterschied zwischen der Auffassung von v. KOSTANECKI und der meinigen ist, genauer präcisirt, folgender: v. KOSTANECKI hält meinen Levator veli und meine Pars interna des M. palato-pharyngeus, soweit sie dem weichen Gaumen anliegt, für den M. medialis veli, d. h. den verdickten medialen Rand der Pars interna des M. palato-pharyngeus. Consequenter Weise müsste dann die seitlich von diesem M. medialis gelegene, von mir als Pars externa betrachtete Muskelpartie des Rachenschlauchs die Pars interna sein, welche keinem Landsäuger fehlt. Die Pars externa aber müsste dann bei *Phocaena* vollkommen fehlen, wie das nach v. KOSTANECKI bei den Landsäugethieren nicht selten ist. Hiermit aber würde die sicher nachgewiesene Existenz des M. salpingo-pharyngeus im Widerspruch stehen, denn der Salpingo-pharyngeus ist im Grunde genommen nur ein abgesprengter Faserzug der Pars externa. Den Levator veli aber lässt v. KOSTANECKI bei den Zahnwalen vollständig fehlen, ein Schluss, der durch das Vorkommen des Levator bei allen Landsäugethieren der Wahrscheinlichkeit entbehrt. — Auch RAWITZ beschäftigte sich mit dem in Betracht kommenden Muskel und scheint ihn auch für den Medialis veli zu halten, denn er sagt, dass die „Wülste die Verwachungsstellen der ventralen Gaumenfläche anzeigen“.

Die Pars pharyngea des M. levator veli hat also seine Hauptcharacteristica, d. h. sein Kommen aus der Tubenöffnung und seine Kreuzung mit der Pars interna des M. palato-pharyngeus, beibehalten. Im Uebrigen aber unterscheidet er sich von der Pars pharyngea des gleichen Muskels der Landsäugethiere in folgenden Punkten: 1) Der Verlauf der Pars pharyngea von der Tubenöffnung bis zum weichen Gaumen ist bei den Landsäugethieren ein gestreckter, bei *Phocaena* aber ein bogenförmiger. Dieser Verlauf ist ihm gegeben durch die Drehung des Nasen- und Rachenrohrs und die daraus resultirende Lageveränderung der Tube. Würde aber bei *Phocaena* der Verlauf des Muskels ebenfalls ein gestreckter sein, so würde er in höchst unzuweckmässiger Weise (cf. Figur) das Rachenrohr kreuzen. 2) Bei den Landsäugethieren hat die Pars pharyngea des Levator keinerlei Verbindung mit dem Knochen. Bei *Phocaena* aber setzt sie sich an den aufsteigenden Ast des Palatinums, also noch oberhalb

des obern Ansatzes des Rachenschlauchs (cf. Taf. 1, Fig. 3 8) an. Dieser neu erworbene Ansatz ist aber zur Beibehaltung der bogenförmigen Verlaufsrichtung des Muskels absolut nothwendig.

Function: Wie immer Heber des Gaumensegels.

d) *M. tensor veli seu dilatator tubae* (Pars pharyngea).

Am untern Rande der vordern Tubenlippe, sich anschliessend an den Ursprung des Salpingo-pharyngeus, verlassen einige zarte Muskelzüge das Tubenostium (Taf. 1, Fig. 2 4) und strahlen zwischen die Fasern des Constrictor superior schräg aus, ohne dass es gelänge, sie zwischen diesen Fasern eine grössere Strecke weit zu verfolgen. — Schon v. KOSTANECKI hat sie gefunden und als Tubenursprung des Palato-pharyngeus gedeutet, d. h. wohl als Salpingo-pharyngeus.

Die Fasern gehen aber in den zweiten, bisher unbekanntem sehr dünnen Muskel der Ohrtrumpete über, welcher im Verein mit dem Levator die ganze Ohrtrumpete durchzieht, worüber ebenfalls beim Mittelohr Genaueres berichtet werden soll. Dieser zweite Muskel der Ohrtrumpete muss aber als Dilatator tubae oder Tensor veli betrachtet werden, ein Muskel, welcher zusammen mit dem Levator veli die Musculatur der Ohrtrumpete bei den Landsäugethieren bildet und nur bei einigen niedern Landsäugethieren fehlt. Aus diesem Grunde betrachte ich die vom Tubenostium schräg in den Rachen ausstrahlenden Muskelfasern als die Pars pharyngea des Dilatator tubae oder Tensor veli. Sie strahlen auch in der Richtung gegen den weichen Gaumen aus, wo sich der Tensor bei allen Landsäugethieren befestigt. Ob aber die Tensorfasern den weichen Gaumen auch erreichen, lässt sich, wie gesagt, nicht constatiren.

Function: Wie überall Dilatator tubae, doch bei *Phocaena* nicht der ganzen Tube, sondern nur ihres Ostium pharyngeum, worüber Näheres später in der Abhandlung über das Mittelohr berichtet werden soll.

e) *M. stylo-pharyngeus*.

Die Aussenfläche des vom *M. palato-pharyngeus* gebildeten Gaumensegels wird bei *Phocaena* noch von einem unpaaren, sehr kräftigen Muskel bedeckt (Taf. 1, Fig. 3 1), welcher mit je einem Zipfel von der untern Hälfte des Nasenbodens entspringt und sich mit je einem Schenkel an den hintern Theil der Styloide (*d*) ansetzt.

Die freie Aussenfläche des Muskels ist längs gestreift und ohne Raphe, die Innenfläche aber entbehrt einer bestimmt ausgesprochenen Faserrichtung, da sie mit der Aussenfläche des Palato-pharyngeus in ganzer Ausdehnung fest verwachsen ist. Der Seitenrand des Muskels hebt sich überall scharf gegen den Palato-pharyngeus ab. Sein Ansatz an den Styloiden befindet sich an ihrer innern Fläche, etwa gegenüber dem Tuberculum styloideum (Fig. Q g), von welchem der M. stylo-glossus bei *Phocaena*, wie bei allen Säugethieren, entspringt. Seine scharf gespannten untern Schenkel begrenzen mit ihrer medianen Kante den tunnelartigen, vordern Eingang in die Pars inferior pharyngis (Taf. 1, Fig. 3 c).

Dieser seltsame Muskel ist schon von CUVIER und ALBERS gesehen worden. CUVIER theilt ihn nach einer kleinen, skizzenhaften Zeichnung in einen längern obern und in einen kurzen untern Theil. Den letztern nennt er gelegentlich M. stylo-thyreoides, während der Muskel auf der Zeichnung selbst ohne Benennung ist. ALBERS aber bildet in einem prächtigen Kupferstich den styloidalen Theil des Muskels ab, lässt ihn aber ebenfalls ohne Benennung. Offenbar sahen beide Autoren den Muskel nicht vollständig, weil er bei den verschiedenen Manipulationen, welche man mit dem Rachen vornehmen muss, ehe man den Muskel sieht, leicht nahe seinem styloidalen Ende abreisst. Um so rühmender muss es hervorgehoben werden, dass MURIE den Muskel bei *Globiocephalus melas* richtig beschreibt, benennt und abbildet.

Der Muskel, welcher vom Styloid entspringt und sich in den Rachenschlauch einsenkt, kann nur der bei allen Landsäugethieren vorhandene Stylo-pharyngeus sein.

Dieser M. stylo-pharyngeus unterscheidet sich bei *Phocaena* in mancher Hinsicht von demjenigen der Landsäugethiere: 1) Bei den Landsäugethieren ist er stets paarig und dringt an der Seitenfläche des Pharynx, zum Theil auch an seiner Hinterfläche durch den Spalt zwischen Constrictor superior und medius in die Rachenmuskulatur ein, um theils im Palato-pharyngeus aufzugehen, theils an den Schildknorpeln und der Seite der Epiglottisbasis sich zu befestigen (RÜCKERT). Bei *Phocaena* aber liegt er zu einem Muskel vereinigt an der Vorderfläche des Rachenschlauchs, eine Thatsache, für die sich ein Grund schwer denken lässt. Auch ist, wegen seiner festen Verwachsung mit der Vorderwand des Rachenschlauchs eine Pars pharyngea und laryngea nicht unterscheidbar.

2) Sein Verlauf ist bei den Landsäugethieren mit gestreckter Mundrachenaxe ein horizontaler, vom hinten liegenden Styloid zum vorn liegenden Rachen gerichteter, bei den Landsäugethieren mit winkliger Mundrachenaxe, vor allen Dingen also bei den Primaten, ein von hinten oben aussen, nach vorn unten innen gerichteter. Bei *Phocaena* aber verläuft er gerade umgekehrt von hinten unten nach vorn oben, eine Verlaufsänderung, die natürlich dadurch herbeigeführt wurde, dass die Einsenkungsstelle in den Rachenschlauch durch die Drehung und Verlängerung des Prä-sphenoids emporgehoben wurde.

Function: Bei den Landsäugethieren besteht sie in der Erweiterung des Isthmus naso-pharyngeus beim Schlingact unter gleichzeitiger Hebung des Kehlkopfs (cf. Capitel Erweiterung des Schlundes). Der Muskel ist also (RÜCKERT) der Antagonist des Palato-pharyngeus und auch des Glossopharyngeus. Von dieser Function kann bei *Phocaena* nicht mehr die Rede sein. Zwar spannt er durch die Anordnung seiner Schenkel den Eingang in die Pars inferior des Rachens, aber nach Art eines Ligaments, also unabhängig von seinem Contractionszustand. In der Hauptsache aber ist er Heber des Styloids und hiermit indirect Heber des Hyoids und unterstützt so den *M. mylohyoideus* (cf. Capitel Vorbereitung zum Schlingact).

### 3. Die Schleimhaut der Pars superior.

Wie in der Einleitung kurz erwähnt, befinden sich in der Schleimhaut der Pars superior pharyngis bei *Phocaena* viele Grübchen. „Die grössern dieser Schleimgruben zeigen“, um mich der Schilderung von K. E. v. BAER anzuschliessen, „auf ihrem Boden wieder kleine Oeffnungen, welche Mündungen kurzer und weiter Canäle sind. Nach dem Ringmuskel hin liegen die Oeffnungen reihenweise in länglichen Hauptgruben, eine Sonde lässt sich 2—5 Linien tief einführen.“ Auch HUNTER beschreibt schon die Verzweigung dieser Grübchen. Die Grübchen sind meist oval, im Allgemeinen von dorsal nach ventral, im obern Theil aber gegen die Tubenöffnung hin gerichtet (Taf. 1, Fig. 4), bis stecknadelkopfgross und verleihen der Schleimhautoberfläche ein ebenso zierliches wie überraschendes Aussehen, das sich nirgends im Thierreich wiederfindet. Glatt, oder genauer nur mit leichten Längsfalten versehen, ist allein die Schleimhaut auf dem mächtig hervorspringenden Levatorwulst, auf dem Ringwulst und auf dem *M. salpingo-pharyngeus*.

Der bisher unbekannte feinere Bau der Schleimhaut (Fig. O) ist folgender:

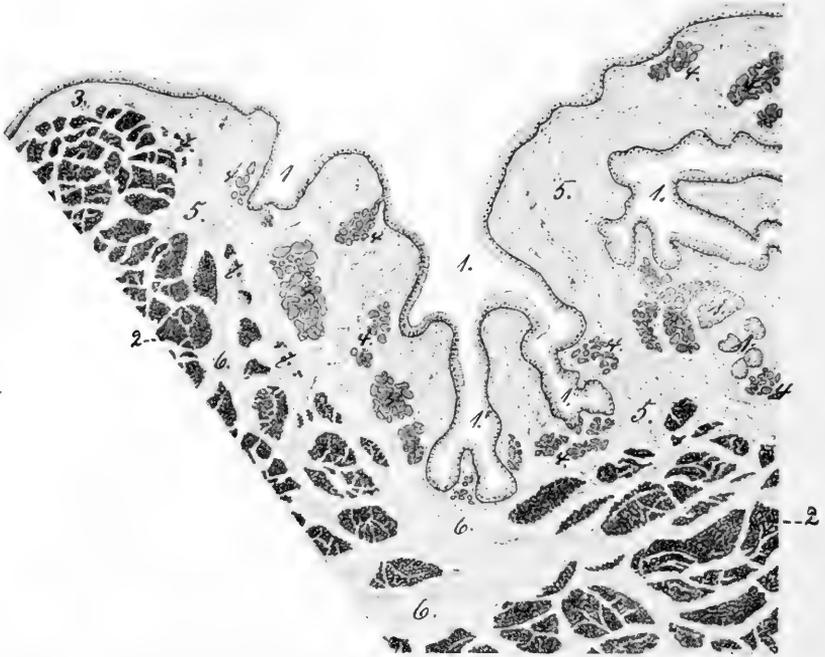


Fig. O. Querschnitt durch die Wand der Pars superior pharyngis eines 68 cm langen *Phocaena*-Embryos. 1 Schleimhautgrube bei 1' bis auf die Musculatur vordringend, 2 Rachenmusculation durch Spirituswirkung geschrumpft, 3 Levatorwulst, 4 Schleimdrüsen, 5 Mucosa von fibröser Structur, ohne Vermittlung einer Submucosa direct in das intermusculäre Bindegewebe übergehend, 6 intermusculäres Bindegewebe, durch den Zug der geschrumpften Muskelbündel aus einander gezerrt, 7 in die Mucosa abirrende Muskelfibrillen.

Die Schleimhaut ist sehr fest mit der Musculatur verbunden. Der Grund hierfür ist ein zweifacher. Einmal strahlen oberflächliche Muskelbündel in die Schleimhaut aus (7), und zweitens senkt sich das sehr fibrillenreiche Bindegewebe (5) der Schleimhaut breit in die intermusculären Septa (6) hinein, so dass eine Submucosa sich nicht abgrenzen lässt. Das ist nun nichts Besonderes, denn auch das Pferd und das Kalb, welche von mir untersucht wurden, zeigen dasselbe Verhalten. In der Literatur findet sich nicht einmal bei OPPEL etwas über diesen Punkt, und nur RÜCKERT hat ihm die gebührende Aufmerksamkeit (Pferd, Mensch) geschenkt.

Eine zweite Eigenthümlichkeit dieser Schleimhaut bei *Phocaena* besteht in Folgendem: Die Grübchen (Fig. O 1), welche von den

Hauptgruben nach der makroskopischen Beobachtung v. BAER's sich abzweigen, dringen so weit gegen die Musculatur vor und selbst in sie hinein, dass zwischen dem Fundus der Einsenkungen und der Musculatur sich nur eine ganz dünne, aus einigen Fibrillen bestehende Bindegewebsschicht befindet. Beim Pferd und Kalb ist die Sache anders. Beim Pferd ist die Schleimhaut des Nasenrachens in eine grosse Anzahl tiefer Längsfalten gelegt. Jede dieser Falte besteht wieder aus einer Anzahl seichter, ebenfalls längs gerichteter Fältchen. Die tiefen Längsfalten aber dringen auch unverhältnissmässig weit gegen die Musculatur vor, doch ist der Raum zwischen letzterer und dem Fundus der Falten noch 5—10mal so gross wie bei *Phocaena* und gewährt noch Platz für die Einlagerung einer Schleimdrüse. — Das Kalb hat nur sehr flache, kleine, mit blossem Auge noch gerade sichtbare, weit von einander stehende Grübchen, ohne bestimmte Reihenordnung. Diese Grübchen kannte schon v. BAER und brachte sie in Wort und Bild in Parallele mit den Gruben bei *Phocaena*. Doch führte ihn der Wunsch, die Aehnlichkeit zu zeigen, zu einer starken Uebertreibung der Zahl und Deutlichkeit der Grübchen. — Immerhin aber lassen sich die Bildungen von Kalb, Pferd und *Phocaena* als stufenweise Verstärkung desselben Processes in Parallele stellen.

Ein dritter Punkt, welcher der Besprechung bedarf, sind die Drüsen (A). Besonders die ältern Cetologen vermutheten nämlich, dass die Grübchen Drüsenausführungsgänge seien. Zu so weiten Ausgängen hätten aber riesige Drüsen gehören müssen. RAWITZ aber konnte sich an seinem Material nicht einmal von ihrer Existenz überhaupt „mit Sicherheit überzeugen“, und es wäre ja auch nicht beispieillos, dass, so absurd es auch klingt, eine Schleimhaut keine Schleimdrüsen besässe. So z. B. ist im Mittelohr ihre Anzahl so gering, dass die Drüsen hier lange Zeit überhaupt geleugnet wurden, und im Oesophagus besitzen nach OPPEL Katze, Kaninchen, Meerschweinchen und andere Säuger überhaupt keine Drüsen. *Phocaena* hat aber im Nasenrachen Schleimdrüsen, jeder Schnitt weist ihrer eine ganze Anzahl auf, nur sind sie erheblich reducirt im Verhältniss zu den Drüsen bei Pferd und Kalb. Sie münden theils auf die Oberfläche der Schleimhaut aus, theils in die, wie die Oberfläche, mit geschichtetem Flimmerepithel ausgekleideten, grubenartigen Einsenkungen, nie aber in den Fundus der Grube, da dieser direct an die Musculatur stösst. Unter diesen

Umständen kann wohl nicht die Rede davon sein, dass die Gruben lediglich oder in der Hauptsache als Drüsenausführungsgänge anzusehen sind.

Fragen wir uns nach der bisher unbekanntten Bedeutung dieser abweichenden Beschaffenheit der Nasenrachenschleimhaut: Die feste Verwachsung mit der Musculatur, wie sie bei den Säugethieren allgemeiner verbreitet zu sein scheint, hat zur Folge, dass die Schleimhaut sich dem Contractionszustand der Musculatur sofort und ohne Faltenbildung anpasst. Nach vollendetem Schlingact also (siehe diesen) ist die Schleimhaut sofort wieder in ihrem alten Zustand, und die Respiration kann sofort wieder von Statten gehen. Hätte die Schleimhaut aber an dieser Stelle eine Submucosa, so würde sie sich bei der Contraction der Pars superior in Falten legen, deren Ausgleich nicht so schnell erfolgt, wie es für eine sofortige, ungestörte Respiration nothwendig ist. — Einer weitern Erklärung bedarf die Grubenbildung in der Rachenschleimhaut von *Phocaena*. Die Gruben zeichnen sich zunächst durch ihre Tiefe aus. Sie haben hierin ein Seitenstück in dem Vordringen des Epithels im Magen und Darm vieler Thiere wenigstens bis zur Muscularis mucosae, bei der japanischen Tanzmaus aber bis zur Ringmusculatur (cf. Zeichnungen bei OPPEL). In der Breite aber stehen sie beispiellos da. Man muss diese Gruben daher nicht als gewöhnliche Epitheleinsenkungen betrachten, sondern als etwas Aussergewöhnliches, etwa als Aussparungen der Schleimhaut. Ihr Vorkommen in dem ebenso aussergewöhnlichen, mit Musculatur ausgestatteten Knochenrohr der Nase und des Rachens muss mit dieser Oertlichkeit in Beziehung stehen. Wenn nämlich die Musculatur in einem so engen Rohr sich contrahirt, müsste die Schleimhaut, die sich wegen ihrer festen Verwachsung mit ihrer Unterlage nicht in Falten legen kann und es auch nicht soll, stark zusammengedrückt werden, um sich dem verkleinerten Durchmesser des Muskelrohrs anzupassen. Eine Zusammenpressung aber gerade dieser Schleimhaut ist nicht leicht möglich, weil sie eine auffallend feste, fibröse Grundsubstanz besitzt. Die grubenartige Aussparung der Schleimhaut aber umgeht die Pressung, denn sie lässt eine Verkleinerung der Oberfläche durch einfaches Aneinanderschieben der Grubenwände ohne Pressung zu. — Es ist aber möglich, dass die Falten beim Pferd und die Grübchen beim Kalb ebenfalls als Aussparung der

Schleimhaut aufzufassen sind, die hier nur nicht in dem Grade wie bei *Phocaena* nöthig ist, weil der Krümmungsradius des Rachenschlauchs bei diesen Thieren ein viel grösserer ist.

## B. Die Pars inferior pharyngis.

Bereits in der Einleitung wurde die allgemeine anatomische Uebersicht der Pars inferior pharyngis gegeben. Auch ihrer Abgrenzung von der Pars superior, vom Vestibulum pharyngis und vom Oesophagus wurde bereits im Capitel III gedacht. Hiernach ist als obere Grenze der Isthmus naso-pharyngeus zu betrachten, als vordere Grenze die Frontalebene, welche durch die vordere verticale Medianlinie der Epiglottis gelegt wird, als hintere Grenze aber die Frontalebene, welche auf der hintern Kante des Cricoids senkrecht zu seiner dorsalen Fläche errichtet wird. Dieses so abgegrenzte Cavum pharyngis inferius stellt nun bei *Phocaena* ein kurzes, horizontales Rohr dar. Man kann sich dasselbe durch zwei sagittale Ebenen in ein mittleres und zwei seitliche Drittel getheilt denken. In der vordern Hälfte des mittlern Drittels sind pfeilerartig die Epiglottis und die Aryknorpel aufgerichtet. Die hintere Hälfte des mittlern Drittels liegt über der dorsalen Platte des Cricoids (Taf. 1, Fig. 1 *d'*). Die seitlichen Rohrdritteln sind die Sinus pyriformes, auch Sinus pharyngo-laryngei oder Schlundfurchen genannt.

Der Sinus pyriformis ist der längliche Raum, der bei allen Säugethieren jederseits zwischen Aussenwand des obern Kehlkopfraums und der seitlichen Rachenwand liegt. Die Aussenwand des obern Kehlkopfraums wird von der äussern Seitenfläche der Epiglottis gebildet, ferner von der Aussenfläche der Plica ary-epiglottica und des Aryknorpels und von der dorsalen Seitenfläche der Cricoidplatte. Der Boden des Sinus dringt spaltförmig zwischen Aussenwand des obern Kehlkopfraums und Innenwand der Thyreoidseitenplatte ein, welche ja die Aussenwand des obern Kehlkopfraums umfasst und mehr oder minder weit seitlich überragt.

Die Thyreoidplatte aber hat bei *Phocaena* eine sehr merkwürdige Veränderung erlitten, die in ihrem biologischen Werth bisher unbeachtet geblieben ist.

### 1. Der Schildknorpel und der *M. crico-thyreoideus*.

Bringt man den Schildknorpel des Kalbes (Fig. P) mit demjenigen der *Phocaena* (Fig. Q) in eine identische Lage, so bildet er zwar hier wie dort eine ventral geschlossene, dorsal geöffnete, tiefe Rinne mit oralem Eingang und aboralem Ausgang, im Einzelnen

aber unterscheiden sich beide Schildknorpel sehr erheblich von einander:

Beim Kalb bilden beide Platten (*b*), aus denen man sich den Schildknorpel zusammengesetzt denken kann, ausgedehnte, flächen-

Fig. P.

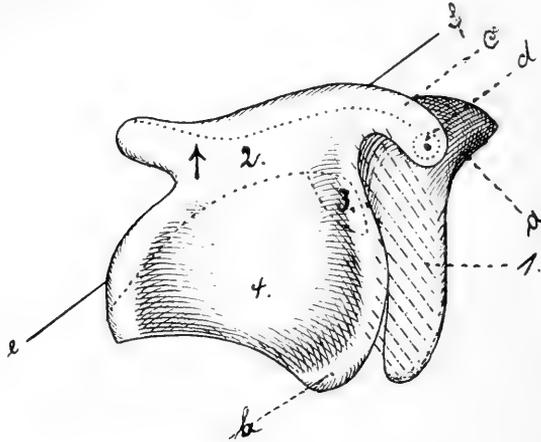


Fig. Q.

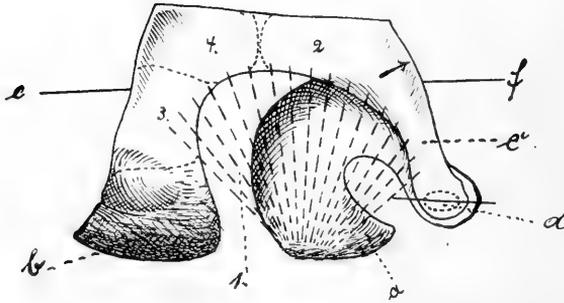


Fig. P. Linke Seitenansicht des Cricoids und Thyroids eines Kalbes. 1 : 1. *a* Cricoid, *b* Thyreoid, *c* hinteres Horn des Thyroids, *d* Cricothyreoidverbindung, *e—f* Boden des Sinus pyriformis, 1 *M. erico-thyreoides*, 2 *M. constrictor pharyngis inferior* (der Pfeil giebt die Richtung des Muskels an), 3 *M. thyreo-hyoideus*, 4 *M. sterno-thyreoides*.

Fig. Q. Linke Seitenansicht des Cricoids und Thyroids einer *Phocaena* nach Drehung um  $45^{\circ}$  um die sagittale Axe derart, dass die ventrale Partie hervorkommt, die dorsale aber zurückweicht. 1 : 1. Dieselbe Benennung wie in Fig. P.

förmige Gebilde. Bei *Phocaena* aber ist an den Platten ein erhebliches Stück ausgespart, so dass sie Spangen gleichen, an denen man je einen horizontalen Schenkel, je einen verticalen Schenkel

und je ein Mittelstück unterscheiden kann, welches mit dem Mittelstück der andern Spange in Verbindung tritt.

Der Knorpel selbst ist beim Kalb dick und deshalb wenig elastisch. Bei *Phocaena* aber ist er am Mittelstück und an der an das Mittelstück anstossenden Partie des verticalen Spangenschenkels selbst bei alten Thieren bis zum Durchscheinen dünn und deshalb in diesen Theilen federnd.

Beim Kalb ist der Schildknorpel ohne Naht, bei *Phocaena* aber hat er Nähte, welche individuell sehr variiren. Fig. R



Fig. R. Compositionsbild des Thyreoids, aus 4 *Phocaena*-Thyreoiden zusammengestellt. Ventrale Fläche, die obere Kante ist die orale. 1 Mittelstück des Thyreoids, 2 Seitenstücke des Thyreoids.

stellt die ventrale Fläche eines Compositionsbildes von 4 Schildknorpelmittelstücken dar. Zunächst kann in der Mittellinie in ihrem oralen Theil eine kurze Naht vorhanden sein. Eine solche Naht kommt bei keinem andern Säugethier vor und spricht gegen die Auffassung des Mittelstücks als Copula des 4. und 5. Visceralbogens (DUBOIS). Ferner kann sich das Mittelstück durch eine orale Naht mit dem Seitenstück verbinden, die kurz oder lang, gerade oder gezackt sein kann. Diese Naht entspricht wohl der bisher nur beim Schnabelthier (DUBOIS) gefundenen Seitennaht. Das Gewebe der Naht besteht aus kernarmem, straffem Bindegewebe, das ohne scharfe Grenze in den Knorpel ausstrahlt. Durch die Persistenz dieser Nähte im Verein mit der Verdünnung des Mittelstücks und der verticalen Spangenschenkel aber ist eine Elasticität des hyalinen Knorpels erreicht, wie sie sonst nur durch Einwebung von elastischen Fasern (Epioglottis) in die Grundsubstanz des Knorpels erreicht wird.

Beim Kalb ist, wie überall, ein vorderes und ein hinteres (*c*) Schildknorpelhorn vorhanden. Bei *Phocaena* fehlt das vordere Horn, das hintere (*c*) dagegen ist stark ventralwärts verlängert. Durch diese Verlängerung erfuhr seine Verbindung (*d*) mit dem Cricoid eine starke ventrale Verschiebung. Das Cricoid aber, da es, fest mit der Trachea verbunden, in seiner ursprünglichen Lage mit nach vorn und hinten sehender Ringöffnung liegen blieb, passte sich der Verschiebung seiner Verbindung mit dem Thyreoid

dadurch an, dass es einen besondern, ventralwärts gerichteten Processus articularis (s. Figur) an seinem hintern Umfang bildete.

Das Kalb hat ein rundliches Crico-thyreoidgelenk (*d*) mit frontaler Axe. *Phocaena* aber hat, wie die Monotremen (DUBOIS), eine Syndesmosis crico-thyreoidica (*d*) und zwar mit sagittaler Axe und walzenförmig umgebildetem Endstück des hintern Schildknorpelhorns.

Beim Kalb verläuft der Boden (*ef*) des Sinus pyriformis von vorn unten unter allmählicher Abflachung nach hinten oben. Bei *Phocaena* aber fällt die Abflachung wegen der Senkung der Crico-thyreoidverbindung fast fort, und der Boden (*ef*) des Sinus pyriformis läuft von vorn nach hinten. Beim Kalb ist der Boden des Sinus pyriformis schmal, spaltförmig, bei *Phocaena* aber ist er breit, rinnenförmig. Diese Verbreiterung des Sinus ist erzielt theils durch horizontalere Lage der Seitenplatten, theils durch Verschmälerung der Epiglottis und der Aryknorpel in frontaler Richtung. — Beim Kalb ist der Bodenraum wegen der geringen Elasticität des Schildknorpels unveränderlich. Bei *Phocaena* aber kann er schon durch leichten Fingerdruck auf die Schildknorpelplatten verengert und erweitert werden. Das ist ermöglicht durch die federnde Beschaffenheit des verticalen Spangenschenkels und des Mittelstücks sowie durch die Beweglichkeit des hintern Horns gegen das Cricoid um die sagittale Axe.

Diesen vergleichend-anatomischen Daten über den Schildknorpel von *Phocaena* noch anatomische Einzelheiten hinzuzufügen, hat wenig Zweck und ist auch unmöglich, denn im Einzelnen ist der Schildknorpel durch seine verschieden starke Reduction so viel Variationen unterworfen, dass von einer Einheitlichkeit des Details, wie beim menschlichen Schildknorpel, gar nicht die Rede sein kann. Um nur ein Beispiel anzuführen, so kann der aborale Rand des Mittelstücks (Fig. R 1) bald zu einer langen Spitze ausgezogen, bald aber abgerundet sein. Das aber und Anderes übersah RAWITZ vollkommen, als er eine rein anatomische Schilderung des Schildknorpels, „so wie es in der Menschenanatomie gebräuchlich ist“, entwarf.

Die Veränderung nun, welche der Boden des Sinus pyriformis bei *Phocaena* erlitt, ist eine nothwendige Folge der hohen Lage des Kehlkopfs bei diesem Thier. Denn je höher in der Säugethierreihe der Kehlkopf gehoben wird, um so näher rückt der Schildknorpel an die obere Grenze der Pars inferior pharyngis, die Arcus palato-pharyngei, heran, und um so niedriger wird die Pars inferior pharyngis. Compensirt wird

nun die daraus resultirende hochgradige Verengerung des Speiseweges durch die oben geschilderte Verbreiterung des Bodens des Sinus pyriformis, durch die Erweiterungsfähigkeit des Bodens und durch die Tieferlegung seines hintern Theils, welche durch Tieferlegung des Crico-thyreoidgelenks erzielt ist.

Zwischen dieser extremen ventralen Lage des Gelenks bei *Phocaena* und der extremen dorsalen Lage beim Kalb und auch beim Menschen sowie beim Schwein steht das Pferd in der Mitte mit seiner Lage der Crico-thyreoidverbindung an der Seite der Cricoidspange unter gleichzeitiger Verlängerung des hintern Horns des Thyreoids, entsprechend dem stärkern Hochstand seines Kehlkopfs. Weiteres Material zur Verfolgung dieser interessanten Frage aber fehlte mir. Jedoch geben die zahlreichen Abbildungen von MAYER eine Fülle von verwendbaren Vergleichspunkten. So z. B. scheint ein ähnliches, spangenförmig reducirtes Thyreoid der Seehund zu haben; das vordere Schildknorpelhorn fehlt auch dem Schwein; das Crico-thyreoidgelenk steht bei vielen Thieren noch tiefer als beim Pferd, so tief wie bei *Phocaena* steht die Crico-thyreoidverbindung beim Riesenkänguruh.

Von grosser Wichtigkeit ist auch die vergleichende Betrachtung des *M. crico-thyreoides* (Fig. P u. R 1). Beim Kalb verbindet dieser Muskel, wie bei allen Placentaliern — er fehlt, nach DUBOIS, den Aplacentaliern — die einander zugekehrten äussern Flächen des Cricoids und Thyreoids mit einander in der in Fig. P angedeuteten Weise. Durch seine Contraction wird die aborale Kante des Thyreoids über die orale des Cricoids gezogen, und strittig ist nur, ob einer der Knorpel und welcher von ihnen hierbei an seinem Platze bleibt. Durch diese Verschiebung der beiden Knorpel gegen einander wird, wie bekannt, das Stimmband gespannt. — Bei *Phocaena* nun ist der Ansatz des Muskels an der dem Cricoid zugewandten Kante des Thyreoids derselbe geblieben, nur hat sich die Kante in ihrem vordern obern Theil sagittal gespalten („Muskeleindruck“! von RAWITZ), weil sie ungespalten bei ihrer Schmalheit dem sehr kräftigen Muskel offenbar nicht genügend grosse Ansatzfläche geboten hätte. Dadurch aber, dass die Kante dieses Knorpels durch den Process der Reduction der Schildknorpelplatte und der ventralen Verlängerung ihres hintern Horns ihre Sförmige Krümmung verloren und eine halbkreisförmige angenommen hat, hat sich auch die Ansatzlinie des Muskels zu einem Halbkreis umgeformt. Dem entsprechend sehen wir den Muskel von der ventralen Aussenfläche der Cricoidspange aus

fächerförmig nach oben gegen die Kante des Thyreoids ausstrahlen. So lautet auch die Beschreibung von STANNIUS und DUBOIS, und RAWITZ ist wohl derselben Ansicht, drückt sich aber unverständlich aus. — Die Function des Muskels besteht nicht mehr in einer Näherung des Thyreoids und Cricoids, oder, wie RAWITZ meint, in einer Hebung der Spange des Cricoids; das letztere ist schon deshalb unmöglich, weil bei *Phocaena* das Cricoid im Gegensatz zu den Landsäugern feststeht (cf. Capitel „Erweiterung des Schlundes“). Sie besteht vielmehr in einer Abduction der seitlichen Schildknorpelspannen in der Weise, wie es beschrieben wurde. Dadurch erfolgt eine active Erweiterung des bei *Phocaena* zum ausschliesslichen Speiseweg gewordenen Sinus pyriformis, jedenfalls ein sehr zweckdienlicher Vorgang gerade in dieser durch den Einbau der Epiglottis und der Aryknorpel so engen Passage.

So hat denn der *M. crico-thyreoides* einen exquisiten Functionswechsel erfahren. Er ist aus dem Dienst der Phonation in denjenigen der Deglutition getreten (cf. Capitel „Erweiterung des Schlundes“). Die dadurch verwaiste Stelle des Spanners der Stimmbänder aber bleibt unbesetzt, denn die Wale entbehren der Stimmbänder (CUVIER).

KÖRNER fand beim Riesenkänguruh sowohl das Stimmband als auch den *M. crico-thyreoides* fehlend. Bei *Phocaena* fanden wir den Mangel des Stimmbandes mit einem Functionswechsel dieses Muskels verbunden. Das ist ein fernerer Beweis für die innigen biologischen Wechselbeziehungen zwischen Stimmband und *M. crico-thyreoides*.

## 2. Die Muskeln der Pars inferior.

Die einzige Wand der Pars inferior, welche bei *Phocaena* nicht von dem Knorpelgerüst des Kehlkopfs gebildet wird, ist nach der soeben gegebenen Beschreibung die dorsale. Ihre vordere Hälfte wird von der ventralen Fläche des Ringwulstes (Taf. 1, Fig. 1) mit dem von ihm umschlossenen Isthmus naso-pharyngeus gebildet. Ihre hintere Hälfte wird auf ihrer Innenfläche von einem bisher gänzlich verkannten Muskel gebildet, dem:

### a) *M. longitudinalis oesophagi*.

Entfernt man die Schleimhaut der dorsalen Wand der hintern Hälfte der Pars inferior, so tritt ein Muskel zu Tage, welcher bei

den Landsäugethieren hier nicht zu finden ist. Denn hier liegt bei den letztern der circular gefaserte *M. constrictor pharyngis medius* und *inferior*. Unser Muskel bei *Phocaena* aber ist längs gefasert, er kommt auch aus dem Oesophagus und ist also der *M. longitudinalis oesophagi* (Taf. 1, Fig. 1 18; Fig. 2 7; Fig. 3 4). Er setzt sich mit seinem obern dorsalen Ende an die schon beschriebene *Inscriptio tendinea* (Taf. 1, Fig. 3 i) fest, an welche sich der *M. salpingo-pharyngeus* mit seinem untern Ende ansetzt. Seitlich entsendet er auch einige Züge zur Kante des hintern Horns des Schildknorpels. Ventral setzt er sich mit seinen mittlern Bündeln breit an die dorsale Fläche des *Cricoids* (Taf. 1, Fig. 2 a) und der *Arytanoide* (b) fest, mit seinen seitlichen Zügen geht er in die *Musculatur* des Bodens des *Sinus pyriformis* (cf. nächsten Abschnitt) über (Taf. 1, Fig. 2 9). Er bildet somit wie immer einen schlauchförmigen Muskel.

Es fragt sich nun, wie dieser Muskel, welcher sonst in der Höhe des *Cricoids* beginnt, mit seinem obern dorsalen Ende in diese so weit gegen die *Pars superior* vorgeschobene Position gekommen ist. Zur Beantwortung dieser Frage recurriren wir am besten auf den Menschen, der in dieser Beziehung von LUSCHKA genau untersucht ist. Aus der Schilderung LUSCHKA's und aus seinen tabb. 7, 8, 10—12 geht Folgendes hervor: Vom *Palato-pharyngeus*, sowohl seiner *Pars externa* wie *interna*, kommen Muskelbündel, welche sich nicht mit denen der andern Seite *constrictor*artig vereinigen, sondern sehr schräg, fast longitudinal an der hintern Rachenwand weit abwärts ziehen, um sich in der Höhe der *Cricoidplatte* an eine breite, aber kurze *Aponeurose* anzusetzen, welche, wie der *Palato-pharyngeus*, den *Constrictoren* von innen her aufliegt. Nach RÜCKERT ist die Sache bei den Landsäugethieren ebenso. In diese schrägen Züge des *M. palato-pharyngeus* geht auch, seiner Richtung nach zu urtheilen, schliesslich der *Salpingo-pharyngeus* über, welcher ja nichts weiter ist als der Ursprung der *Pars externa m. palato-pharyngei* von der Tube. Man kann also auch sagen, der *M. salpingo-pharyngeus* setze sich an die *Aponeurose* des *M. palato-pharyngeus* an. Aus dem untern Ende der *Aponeurose* aber nimmt ein Theil des *M. longitudinalis oesophagi* seinen Ursprung. Wie beim Menschen die *Aponeurose*, so liegt nun bei *Phocaena* die *Inscriptio tendinea* zwischen *M. salpingo-pharyngeus* und *M. long. oesophagi*. Aus diesem Grunde muss man die *Inscriptio* als die verkürzte *Aponeurose* des Pa-

lato-pharyngeus aufzufassen, was um so wahrscheinlicher ist, als am Rachen eine Inscriptio tendinea, wie an den Bauchmuskeln als Zeichen der Entstehung aus mehreren Myomeren, nicht vorkommt. Bei der Drehung und Verlängerung des Präspheoids zog nun, wie man annehmen muss, der *M. salpingo-pharyngeus* vermittels der Inscriptio den *M. long. oesophagi* weit in die Höhe. Dieser Bewegung des Oesophagus nach oben wurde aber schliesslich ein Ende dadurch gesetzt, dass das dorsale Ende des *M. long. oesophagi* an der Schädelbasis einen fixen Ansatzpunkt (s. Fig. S 4) gewann.

Das weite Hinaufreichen der Speiseröhrenmuskulatur war schon CUVIER bekannt. Wenigstens kann man das aus seiner flüchtigen, aber treffenden Skizze schliessen. Im Uebrigen aber ist unsere Kenntniss über diesen Muskel bisher sehr mangelhaft und erstreckt sich nur auf die seitlichen Züge, welche vom hintern Horn des Thyreoids kommen. STANNIUS entdeckte sie und sagt von ihnen kurz und treffend: „Vom absteigenden Horn des Schildknorpels erstrecken sich abwärts steigende Muskelbündel zum Schlundkopf.“ RAWITZ fand diese Bündel wieder und theilte sie in drei Abtheilungen ein, von denen aber zwei nach seiner Schilderung sich unserm Constrictor inferior (s. später) zugesellen und als Theile dieses Muskels aufzufassen sind.

Die Function des *M. long. oesophagi* besteht in einer Verkürzung der hintern Pharynxwand und des Oesophagus. Näheres siehe unter „Erweiterung des Schlundes“.

#### b) Die Muskulatur des Bodens des Sinus pyriformis.

Die Beschreibung dieser Muskulatur reiht sich am besten an diejenige des *M. oesophagi* an: Der Boden des Sinus pyriformis von *Phocaena* hat eine nicht unbedeutende Muskelschicht. Sie ist ausschliesslich longitudinal gefasert, bildet vorn die hintere Fortsetzung des dem Vestibulum angehörenden *M. genio-epiglotticus* und *M. glosso-epiglotticus*, geht hinten in die ventrale Hälfte des *M. long. oesophagi* über, schliesst sich seitlich an den untern Rand des *M. thyreo-palatinus* an und bedeckt median die Basis der Epiglottis und der Aryknorpel bis zu ziemlicher Höhe. Der Muskel ist nicht selbständig, sondern bildet lediglich die Fortsetzung des *M. genio-epiglotticus*, *glosso-epiglotticus* und *longit. oesophagi* (partis ventralis) über ihren gewöhnlichen Ansatz hinaus. In diesem Sinne ist auch die Ansicht DUBOIS' richtig zu

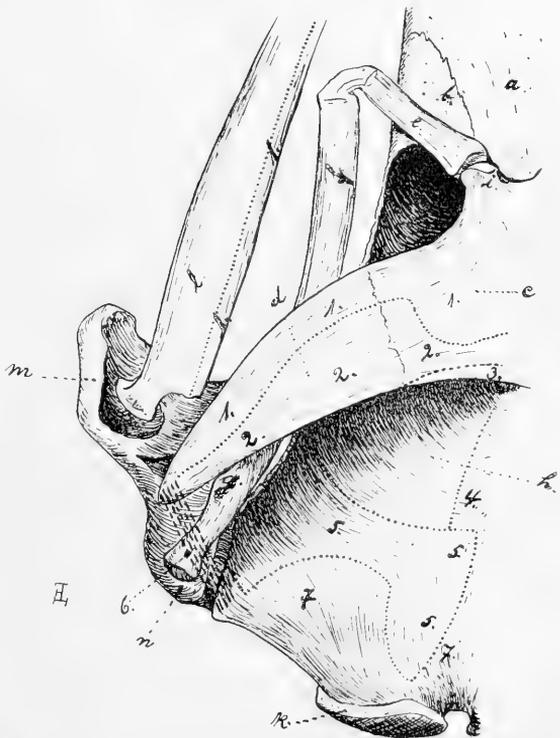
stellen, welcher einem Muskel, der scheinbar unserm Thyreo-palatinus entspricht, auch an der Epiglottis entspringen lässt.

Function: Herunterdrücker des Bodens des Sinus pyriformis beim Schlingact (cf. Abschnitt „Erweiterung des Schlundes“).

c) *M. laryngo-pharyngeus* seu *M. constrictor pharyngis inferior*.

Nach aussen von der Pars dorsalis *m. longit. oesophagi* liegt ein kräftiger Muskel mit ausgesprochen circulärer Faserung. Er entspringt von der hintern Hälfte der horizontalen Thyreoidspange und von dem hintern Horn des Thyreoids, und zwar von ihrer äussern Fläche (Fig. Q 2). Sein Faserverlauf geht nach oben gegen das Occiput. Während die innern, dem *M. oesophagi* anliegenden Fasern die Pars inferior in ihrem hintern obern Theil circular umgreifen, setzen sich die äussern Fasern an die hintere Hälfte der knöchernen Halb-

Fig. S. Schädelbasis und Zungenbeinapparat einer sehr grossen *Phocaena*. 3:4. *a* Palatinum, *b* Pterygoid, *c* Basihyoid, *d* Thyreoid, *e* Epihyoid, *f* Stylohyoid, *g* Tuberculum stylohyoideum, *h* Basioccipitale, *i* Ceratohyoid, *k* Condylus occipitalis, *l* Mandibula, *m* Processus zygomat. ossis squamosi, *n* Processus paraoccipitalis, 1 *M. mylo-hyoideus*, 2 *M. sterno-hyoideus*, 3 *M. thyreo-hyoideus*, 4 *M. longitudinalis oesophagi*, 5 *M. constrictor pharyngis inferior*, 6 *M. constrictor pharyngis medius* (?), 7 *Mm. recti capitis et sceleni*.



rinne der Schädelbasis (Fig. S 5) zwischen *M. oesophagi* (4) und den *Mm. recti capitis* (7) fest. Der Muskel nimmt die knöcherne Halbrinne mit Ausnahme eines medialen schmalen Streifens in ihrer ganzen Breite bis hinunter zum Kamm des Processus der Unter-

fläche des Basioccipitale (cf. Einleitung) ein und hinterlässt an seiner Ansatzfläche einen bei erwachsenen Individuen deutlichen Muskeleindruck.

Der Muskel, welcher vom Thyreoid entspringt und den Pharynx constrictorartig umgiebt, kann nur die Pars thyreoidea des *M. laryngo-pharyngeus* sein. Zur Homologisirung dieses Muskels aber giebt es noch ein gutes Mittel, das ist der Uebergang von Fasern aus dem *Crico-thyreoideus* in den *Thyreo-pharyngeus*, welcher bei allen Placentaliern (DUBOIS) vorhanden ist und auch bei *Phocaena* nicht fehlt, wie ebenfalls DUBOIS bereits nachwies.

Bei den Landsäugethieren erhält der *M. laryngo-pharyngeus* auch von der Cricoidspange Zuzug. Diese Pars cricoidea aber fehlt bei *Phocaena* vollkommen, was bisher nur noch vom Meerschweinchen (FÜRBRINGER) bekannt ist.

Die Insertion des *Constrictor inferior* an der Schädelbasis kommt bei Landsäugethieren nicht vor, ebenso wenig wie die bereits beschriebene des *M. oesophagi* daselbst. Den Grund für die Insertion müssen wir im Zug der Muskeln der Pars superior nach oben erblicken, wie er aus der Drehung des Präshenoids sich ergibt. Er macht einen Gegenzug erforderlich, welcher durch jene Insertion ausgeübt wird (cf. Cap. „Verengung des Schlundes“).

Abgebildet ist der Muskel, aber ohne Commentar und ohne seine Insertion am Occiput, schon von CUVIER. Beschrieben ist er erst von STANNIUS und zwar nach seinem Ansatz als *M. occipito-thyreoideus*. Ursprung: Längs der scharfen Kante des Hinterhauptbeins. Ansatz: Theils am Seitenrand des Schildknorpels, theils im „Winkel, der von der *Cart. thyreoidea* und der *Epiglottis* gebildet wird“. Letzterer ist aber ausgefüllt von der Musculatur des *Sinus pyriformis*, welche keine Beziehung zu diesem Muskel hat. RAWITZ fand ebenfalls diese Beziehungen des Muskels zur *Epiglottis* nicht, seinen Ansatz am Occiput aber fand er so, wie ich ihn beschrieb. Seine innern, in einander übergehenden Fasern rechnet RAWITZ, wie es den Anschein hat und bereits erwähnt wurde, zum *M. oesophagi*. DUBOIS nennt den Muskel nach seinem Ansatz *Thyreo-epiglottico-pharyngeus* und rechnet hierzu nicht nur den *Thyreo-pharyngeus*, sondern, wie es scheint, auch den *Thyreo-palatinus* mit Einschluss der Musculatur des *Sinus pyriformis*. Er kennt nicht

seinen Ansatz am Occiput, wahrscheinlich weil er nicht in situ untersuchte.

Die Function des *M. constrictor inferior* besteht bei *Phocaena*, wie überall, in einer Verengerung der Pars inferior. Durch seine Befestigung am Occiput aber zieht er dabei den ganzen Kehlkopf nach oben gegen das Occiput. RAWITZ ist auch dieser Ansicht, nur glaubt er, dass bei dieser Bewegung Epiglottis und Aryknorpel in Folge ihrer Abknickung gegen die horizontale Partie des Kehlkopfs „nach vorwärts und etwas nach unten gedrückt werden müssen“. Das vermag ich nicht einzusehen, denn dazu müsste mit der Hebung des Kehlkopfs zugleich eine Drehung um seine transversale Axe verbunden sein, was ich nicht finde. Die von RAWITZ angenommene Bewegung würde auch direct dem Mechanismus des Schluckacts (siehe Verengerung des Schlundes und Fig. T) widerstreben.

d) *M. hyo-pharyngeus* seu *M. constrictor pharyngis medius*.

Vergeblich sucht man bei *Phocaena* nach einem Muskel, welcher sich vom Hyoid zum Pharynx begiebt. Das ist sehr auffallend, denn einerseits findet sich der *M. hyo-pharyngeus* nach RÜCKERT bei allen Landsäugethieren, und andererseits fanden wir alle übrigen Rachenmuskeln der Landsäugethiere bei *Phocaena* wieder.

STANNIUS beschreibt nun einen Muskel, der schon von RAPP gefunden wurde, als *M. occipito-hyoideus*, welcher die Homologisirung mit dem *Constrictor medius* zulässt. STANNIUS sagt über diesen Muskel: „Der *M. occipito-hyoideus* ist ein ziemlich schwacher, kurzer, rundlicher Muskel, der von der Grenze des Hinterhauptbeins und Felsenbeins seinen Ursprung nimmt. Er verläuft schräg nach innen und hinten und befestigt sich an die Spitze des hintern oder untern Zungenbeinhorns, entsprechend dem hintern Bauche des *M. digastricus*.“ RAWITZ hält den Muskel nicht für einen besondern Muskel, sondern für aberrante und inconstante Fasern des *M. occipito-thyreoideus*. Das glaube ich nicht, denn der *Occipito-thyreoideus* schlägt, von der Kante des basioccipitalen Knochenfortsatzes aus gerechnet, die Richtung nach der Mittellinie, dieser Muskel aber diejenige nach vorn und aussen ein. Jeden Falls aber stimmt die Beschreibung von STANNIUS, nur ist dieselbe dahin zu präcisiren, dass der Muskel nicht von der Grenze des Hinterhaupt- und Felsenbeins entspringt, sondern vom hintersten Theil des basoocci-

talen Knochenfortsatzes hinter dem lateralen Ansatz des Constrictor inferior (Fig. S 6).

STANNIUS hält ihn offenbar für den hintern Bauch des Digastricus und lässt den vordern Bauch dieses Muskels bei *Phocaena* fehlen, was nach BRONN's Zusammenstellung bei keinem sonstigen Säugethier vorkommt. Nach BRONN entspringt nun der M. depressor maxillae inferioris nie vom Occiput, sondern vom Proc. paramastoideus (Fig. S n) resp. mastoideus und setzt sich an den Unterkiefer fest. Er kann durch eine Zwischensehne in einen vordern und hintern Bauch getrennt werden, in welchem Falle man ihn M. digastricus nennen kann. Die Zwischensehne verbindet sich nun öfter, wie beim Menschen, mit dem Hyoid, doch, glaube ich, wohl nie mit dem hintersten Punkt des Hyoids, wie bei *Phocaena*, sondern mit einem weiter nach vorn gelegenen. Das und der Ansatzpunkt am Occiput spricht gegen STANNIUS.

Dagegen scheinen mir folgende Momente für die Auffassung des M. occipito-hyoideus als M. hyo-pharyngeus zu sprechen: Der M. hyo-pharyngeus kann vom vordern Zungenbeinhorn, vom Zungenbeinkörper und vom hintern Zungenbeinhorn entspringen (RÜCKERT). Die beiden ersten Ursprungstellen sind inconstant, die letztere aber so constant, dass sie nur dem Hirsch fehlt (RÜCKERT). *Phocaena* nun kann bei seinem flächenförmig gebauten Zungenbein (Fig. S) kaum einen andern M. hyo-pharyngeus gebrauchen als einen solchen, welcher vom hintern Zungenbeinhorn entspringt. Ich nehme nun an, dass schon bei den Landvorfahren der *Phocaena* der M. hyo-pharyngeus, wie der STANNIUS'sche Muskel, nur von der Spitze des hintern Horns entsprang. Diese Spitze lag bei ihnen nicht dort, wo sie jetzt bei *Phocaena* liegt, denn die Landsäugethiere haben ein viel schmaleres Zungenbein als die Zahnwale, es ist etwa nur so breit wie der Kehlkopf (cf. Figuren bei MAYER). Durch Verbreiterung des Zungenbeins aber kam es bei *Phocaena* zur Lösung der fast stets vorhandenen Verbindung zwischen vorderm Schildknorpelhorn und hinterm Zungenbeinhorn und zum Schwund des erstern, da es überflüssig wurde. Das kommt nur noch beim Schwein vor (nach MAYER), nur ist der Abstand zwischen hinterm Zungenbeinhorn und Kehlkopf beim Schwein nicht halb so gross wie bei *Phocaena*. — Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung rückte nun bei *Phocaena* die Zungenbeinspitze nach aussen weit über die laterale Kante des Pharynxschlauchs hinaus. Wäre nun der M. constrictor medius in

Verbindung geblieben mit dem Pharynxschlauch, so würde durch das Auseinanderrücken seiner Ansatzpunkte am Hyoid der Pharynx an dieser Stelle eine entsprechende, höchst störende Erweiterung erfahren haben, wie sie unter pathologischen Verhältnissen als Divertikelbildung bekannt ist. Er verlor deshalb seine Beziehung zum Rachenschlauch, blieb lateral von ihm liegen und wurde rudimentär. Bevor aber seine Lösung aus dem Connex mit dem Rachenschlauch erfolgte, hatte der Muskel bereits einen festen Ansatzpunkt am Occiput erhalten, in Analogie mit dem *M. constrictor pharyngis inferior* und *M. longit. oesophagi*, also als Gegengewicht gegen die bereits eingeleitete Drehung des Präsphenoïds. Durch die weitere Drehung des Präsphenoïds aber wurde der *M. constrictor inferior* in die Lücke gezogen, welche im Rachenschlauch durch das Ausscheiden des *M. constrictor medius* entstanden war. Er gelangte vor das Rudiment des *Constrictor medius*, wie ja auch der *M. longit. oesophagi* vor den *Constrictor inferior* gelangte, und übernahm seinerseits den Gegenzug gegen den Zug des Präsphenoïds nach oben durch Insertion am Occiput. Jetzt also sehen wir das Rudiment des *M. constrictor medius* hinter dem *M. constrictor inferior* liegen und vom Occiput entspringen, gänzlich losgelöst aus seiner Beziehung zum Pharynx.

Diese Auffassung des *M. occipito-hyoideus* als *M. constrictor pharyngis medius* mag gewagt erscheinen, besonders wegen des complicirten Mechanismus seiner phylogenetischen Veränderung, indess sind die Verschiedenheiten bei *Phocaena* im Gebiet des Rachens und der Nase vielfach nicht minder complicirte, wie dargethan wurde. Die einzige Möglichkeit, die Richtigkeit der Auffassung zu prüfen, liegt, wie Eingangs erwähnt, in der Untersuchung der Innervation des Muskels. Wird er vom Vagus-Accessorius innervirt, so ist er der an seiner normalen Stelle fehlende *Constrictor medius*. Wird er vom *Facialis* innervirt, so ist er wahrscheinlich ein Rudiment des *Digastricus*.

Function: Der Muskel muss das Zungenbein nach hinten ziehen als schwacher Unterstützer des *M. sterno-hyoideus*.

### C. Das Vestibulum pharyngis.

Das Vestibulum ist nach Capitel III der hinterste Theil der Mundhöhle, welcher zwischen der vordern Arcusebene oder dem Isthmus faucium und zwischen der Epiglottisebene gelegen ist. Auch dieser Raum hat eine erhebliche Veränderung bei *Phocaena* erlitten,

welche schon RAPP sah, ohne ihren Grund zu erkennen. Dieser liegt in einer Störung des Verhältnisses zwischen Zunge und Mundhöhle, und diese soll zuerst besprochen werden.

### 1. Zunge und Mundhöhle.

Die Zunge der Landsäugethiere füllt im Ruhezustand die ganze Mundhöhle aus mit Ausnahme des Sinus glosso-epiglotticus, jener kurzen Bucht zwischen Zungengrund und Epiglottis (Capitel III). Bei *Phocaena* aber (Taf. 1, Fig. 1) liegt sowohl zwischen der Spitze der Zunge und der vordern Zahnreihe als auch zwischen dem Zungengrund und der Epiglottis ein weiter Abstand. Dieses Missverhältniss zwischen Mundhöhle und Zunge tritt schon in früher embryonaler Zeit ein. Wie KÜKENTHAL nachwies, wächst schon bei ganz jungen *Phocaena*-Embryonen der Oberkiefer etwa doppelt so schnell wie der übrige Körper. Unterkiefer und Mundhöhle halten natürlich gleichen Schritt mit dem Oberkiefer, nicht aber die Zunge. Sie wächst nicht entsprechend schnell mit, und so sehen wir schon bei dem 7,1 cm langen Embryo dasselbe Missverhältniss zwischen Grösse der Zunge und Grösse der Mundhöhle wie beim erwachsenen Thier.

Ausserdem erfolgt aber noch eine Ortsveränderung der Zunge in der Mundhöhle auf folgende Weise: Der wachsende Unterkiefer zieht vermittels des M. genio-glossus (1) die Zunge nach vorn. Einen Gegenzug übt die hintere Zungenmuskulatur, bestehend aus dem M. genio-epiglotticus (4), dem M. glosso-epiglotticus (5), dem M. palato-glossus (11) und dem M. hyo-glossus (6), aus. Die Zunge aber wird durch den stärkern M. genio-glossus vom Zungenbein herunter nach vorn gezogen. So liegt sie denn nicht mehr, wie bei den Landsäugethiern (cf. Fig. U), mit ihrem hintern Theil über dem Zungenbein, sondern vor demselben, die Muskeln der Zunge aber werden vorn und hinten stark ausgezogen. Das alles sind Verhältnisse, die am Sagittalschnitt (Taf. 1, Fig. 1) ohne weiteres zu sehen sind, trotzdem aber bisher unbeachtet blieben.

Vor und hinter der Zunge entsteht durch den geschilderten Process ein todter Raum. Vorn wird er ausgefüllt durch sehr starkes Wachstum des Zungenbändchens ( $x$ ) und der Schleimhaut des hintern Alveolarrandes, hinten aber durch Bildung von cavernösem Gewebe ( $y$ ), bei jungen Thieren in dünnerer, bei ältern aber in ziemlich dicker Schicht. Zunächst sind wir frappirt, an

dieser Stelle cavernöses Gewebe vorzufinden, allein eine eingehendere Beschäftigung mit der Zahnwalanatomie lehrt uns, dass dieses Gewebe auch an andern Stellen auftritt, wo es sonst nicht zu finden ist, z. B. füllt es den Raum aus zwischen Tube und *M. pterygoideus internus*, in welchem früher die Tubenmuskeln lagen, oder es bedeckt die Schädelbasis dort, wo ihre Knochen stark reducirt sind. Bei *Phocaena* dient also mit einem Worte das cavernöse Gewebe als Lückenbüßer, wie bei den Landsäugethieren das Fettgewebe. Es ist ja auch schon längst (HUNTER) bekannt, dass die Zahnwale im Innern ihres Körpers, mit Ausnahme weniger Stellen, so gut wie kein Fett ansetzen, sondern nur unter der Haut. Das cavernöse Gewebe aber ist als weiterer Ausbau des Venensystems zu betrachten, dazu bestimmt, die grossen Mengen des Blutes zu fassen, über welche die Wale (nach BERT bei *Phocaena* doppelt so gross wie beim Hund, auf das Kilogramm Körpergewicht berechnet) und auch die Pinnipedier verfügen, wodurch es ihnen ermöglicht ist, wie man annimmt, eine grosse Menge Sauerstoffs mit wenigen Athemzügen vermittle ihrer grossen Lungen in das Blut aufzunehmen. Diese Annahme wenigstens giebt uns eine plausible Erklärung für die Fähigkeit der Wale, so erstaunlich lange Zeit, nach KÜKENTHAL'S Beobachtung bis  $\frac{3}{4}$  Stunde, unter Wasser zu bleiben. — An der Stelle, wo sich bei *Phocaena* der venöse Körper befindet, d. h. zwischen Epiglottis und Hyoid, findet sich bei den Landsäugethieren ein Fettkörper vor, welcher von PASSAVANT beim Menschen entdeckt und genau beschrieben wurde. Wahrscheinlich ist also das betreffende cavernöse Gewebe diesem Fettkörper der Landsäugethiere homolog.

Das grosse Vestibulum pharyngis ist nun bei *Phocaena* mit einer sehr derben, dicken, in tiefe Längsfalten, wie die Pars inferior, gelegten Schleimhaut ausgekleidet (Taf. 1, Fig. 1). Unter ihr liegt in der Seitenwand des Vestibulums das Rudiment der Gaumenmandel (*w*). Ich fand es in einem genauer untersuchten Falle spindelartig geformt, 4 cm lang, 1 cm breit, mit der Längsaxe von vorn nach hinten gerichtet, von typischem adenoiden Bau mit sehr starken bindegewebigen Septen. Nur ein kleiner Theil der Mandeloberfläche tritt durch eine oder mehrere Lücken mit dem Cavum vestibuli in Verbindung und macht den Eindruck einer kleinen Warze, auf deren Spitze meist eine Crypte sich öffnet. Die Mandeln sind meist nachweisbar, besonders leicht bei jungen Individuen, bei einem ältern

konnte ich sie indess nicht auffinden. RAWITZ aber vermisste sie vollkommen, doch waren sie schon den ältern Anatomen bei *Phocaena* bekannt.

## 2. Die Muskeln des Vestibulums.

Die Muskeln des Vestibulums bilden, wie die Muskeln des Rachens, einen vollkommenen Schlauch. Sie finden sich, wie die Rachenmuskeln, sämmtlich schon bei den Landsäugethieren vor, theils constant, theils inconstant, und unterscheiden sich von den betreffenden Muskeln der Landsäugethiere durch ihre grössere Ausdehnung, welche auf die Wanderung der Zunge nach vorn zurückzuführen ist.

### a) M. genio-epiglotticus und M. glosso-epiglotticus.

Nicht alle Fasern des M. genio-glossus (Taf. 1, Fig. 1 I) strahlen in die Zunge aus, die ventralen verlaufen vielmehr nach hinten (4) zum Boden des Vestibulums und weiter zur Epiglottis. Diese Ausstrahlung des M. genio-glossus zur Epiglottis wurde bereits von RAPP und STANNIUS beschrieben und findet sich nach FÜRBRINGER weit verbreitet in den meisten Ordnungen der Landsäugethiere vor.

Von der dorsalen Fläche der Zungenbasis entspringen Fasern (5), welche nach hinten verlaufen und sich mit denen des vorigen Muskels vereinigen. Sie sind bei *Phocaena* noch nicht beschrieben und finden sich unter dem Namen des M. glosso-epiglotticus nur selten bei Landsäugethieren vor, nach FÜRBRINGER nur bei *Stenops*, *Lemur*, *Meles*, *Ursus*, *Procyon*, *Viverra*, *Bradypus*.

Die Fasern dieser vereinigten Muskeln gehen, wie bereits erwähnt, direct in die Muskelfasern des Bodens des Sinus pyriformis über.

Function: Mit letztern und dem M. longit. oesophagi (Pars ventralis) zusammen Depressor des Bodens des Sinus pyriformis (cf. Cap. „Erweiterung des Schlundes“).

### b) M. palato-glossus.

Aus der hintern Hälfte der Zunge kommen seitlich flächenförmige Muskelzüge heraus, deren vordere das ganze Vestibulum transversal (11) umgeben, deren hintere aber allmählich in die Längsrichtung übergehen, sich ohne Trennungslinie an die äussere Seite der vereinigten M. genio-epiglotticus und M. glosso-epiglotticus

anlegen und schliesslich median von den Schenkeln des *M. stylo-pharyngeus* in die seitliche und die kurze obere Wand der Sinus pyriformes (Taf. 1, Fig. 3 *c*) eindringen, wo sie sich mit den Fasern des *M. palato-pharyngeus* verflechten. Der vordere Rand des Muskels liegt im *Arcus palato-glossus* (*v*). Der Muskel ist schon von RAPP erkannt und richtig beschrieben, von RÜCKERT wiedergefunden, von MURIE bei *Globiocephalus melas* schön gezeichnet. Er kommt nach RÜCKERT ausser beim Menschen nur noch beim Affen vor. Er constringirt das Vestibulum.

#### c) *M. hyo-glossus* (Pars posterior).

Vom dorsalen Seitenrand des Zungenbeinkörpers und der hintern Zungenbeinhörner bis zum Ursprung des *M. stylo-pharyngeus* am Tuberculum hyoideum (Fig. 18 *g*) entspringt der *M. hyo-glossus*. Nur seine vordere mächtige Partie (Taf. 1, Fig. 1 *c*) geht bei *Phocaena* in die Zunge über. Seine hintere, dünne, flächenartige Partie aber strahlt, mit der vordern Kante des *M. stylo-pharyngeus* eine Strecke weit fest verbunden, in schrägen, von hinten unten nach vorn oben gerichteten Zügen gegen die Seitenwand und das Dach des Vestibulums aus. Der Muskel legt sich also der Aussenfläche des *M. palato-glossus* auf und unterstützt ihn bei der Constriction des Vestibulums. Er ist bereits von STANNIUS in derselben Weise beschrieben und von ihm mit dem unpassenden Namen des *M. hyo-pharyngeus* belegt worden. Er ist nichts weiter als die hintere, durch das Vorrücken der Zunge lang ausgezogene Partie des *M. hyo-glossus* und kommt in dieser Anordnung bei Landsäugethieren nicht vor.

#### D. Der Schlingact.

Das Problem, in Körperhöhlen Ingesta in stets gleich bleibender Richtung fortzubewegen, löst die Natur durch an einem Punkt beginnende und in der Richtung der beabsichtigten Bewegung fortschreitende Contraction der Höhlenwände. Besteht die Möglichkeit der Rückbewegung der Ingesta oder ihrer Ableitung in unbeabsichtigte Nebenwege, so sind klappenartige Vorrichtungen angebracht, um diese Möglichkeit zu beseitigen.

Zwei Hohlmuskelsysteme von äusserst complicirtem Bau sind es, welche nach diesem Princip mit grosser Schnelligkeit und grosser Präcision arbeiten, das Herzmuskelsystem und das Schlundmuskelsystem. Aus mehrfachen Gründen hat die Physiologie der Erforschung

des Schlingacts auch nicht im entferntesten das Interesse entgegengebracht wie derjenigen der Herzthätigkeit. Nicht der letzte Grund ist jeden Falls die schwere Zugänglichkeit des Schlundgebiets im Leben. Doch die letzten Decennien haben auch diese Schwierigkeiten zu überwinden gewusst, so dass die Physiologie des Schlingacts heute nicht mehr ein lediglich angewandtes Capitel der descriptiven Anatomie ist, Dank der Untersuchungen von COLLIN, PASSAVANT, KRONECKER, MELTZER u. A. Das gilt natürlich hauptsächlich vom Schlingact des Menschen, denn, wenn irgendwo, so ist hier der Untersucher von dem Entgegenkommen und der Intelligenz des Untersuchungsobjects abhängig. Das Thierexperiment aber ist besonders durch die controllirende Prüfung der Ausfallserscheinungen werthvoll geworden. Diese Experimente, ergänzt durch Erfahrungen aus der menschlichen Pathologie, lehrten ausnahmslos, dass der Verlust keines der beim Schlingact in Betracht kommenden Theile des Mundes und des Rachens das Schlingen unmöglich mache, sondern es höchstens erschwere. (Beim Menschen: Lähmung und Defect des weichen Gaumens, Verlust des Kehldeckels, Lähmung der Stimmbänder, Exstirpation des Kehlkopfs und der Zunge. Beim Hund: Abtragung des Kehldeckels durch LONGET u. A., Durchschneidung der N. vagi durch COLLIN, Durchschneidung der N. mylo-hyoidei, der N. hypoglossi, der M. stylo-hyoidei, der M. constrictores pharyngis medii et inferiores durch KRONECKER, MELTZER und FALK.)

Wenn nun auch der Schlingact des Thiers weniger exact erforscht ist als derjenige des Menschen, so lässt sich doch wegen der im Princip gleichen Einrichtung der anatomischen Bestandtheile des Rachens bei Menschen und Thier schliessen, dass er bei beiden denselben Gesetzen folge. Immerhin aber giebt es noch eine ganze Reihe von Punkten, besonders die physiologische Lage der Epiglottis zum Velum, welche bei Thieren anders sind als beim Menschen und der Aufklärung dringend bedürfen (s. Capitel „Kehldeckel und Gaumensegel“).

Beim Wal muss nun wegen der gänzlich verschiedenen Anordnung des Rachens und seines Nachbargebiets eine nicht unbedeutende Abänderung des Schlingacts in allen seinen Phasen erfolgen, und diese an der Hand der Anatomie von *Phocaena* zu besprechen, ist der Zweck der nachfolgenden Betrachtungen. Dabei soll die Physiologie des Schlingacts beim Menschen und den Landsäugethieren, soweit sie zum Verständniss der Physiologie des Schlingacts bei *Phocaena*

nothwendig ist, mitberücksichtigt werden, denn was von der vergleichenden Anatomie des Rachens gilt, gilt in erhöhtem Maasse von der Physiologie des Rachens nicht nur der Thiere, sondern auch des Menschen: sie ist das Stiefkind unserer Lehrbücher (cf. S. MAYER, LANDOIS, EINTHOVEN, v. BUNGE, MUNK).

### 1. Die Vorbereitung zum Schlingact.

Dem eigentlichen Schlingact geht eine vorbereitende Thätigkeit der Organe des Mundes voraus:

Das Oeffnen des Mundes zum Ergreifen der Beute erfolgt bei den Landsäugethieren bei in seiner Ruhelage fixirtem Zungenbein durch den *M. mylo-hyoideus*, *M. genio-hyoideus* und *M. depressor mandibulae* (*M. biventer* genannt beim Vorhandensein einer Zweitheilung des Muskels mit oder ohne Befestigung der Zwischensehne am Zungenbein, cf. BRONN). — Bei *Phocaena* fällt der *M. depressor* weg, auch wenn man den von mir als *M. constrictor pharyngis medius* (cf. das betr. Capitel) betrachteten Muskel als hintern Bauch eines *Biventer* (STANNIUS) auffassen würde. — Beim Oeffnen des Mundes würde nun dem Wal das Wasser in den Rachen laufen, wenn nicht die geöffnete Mundhöhle gegen die Rachenhöhle abgeschlossen wäre. Dieser Abschluss besteht beim Menschen rein passiv schon dadurch, dass bei in ungezwungener Weise geöffnetem Munde der Zungenrücken gegen den Gaumen anstösst. Verstärkt werden kann dieser Abschluss durch Anpressen des Zungenrückens an den Gaumen. Dem Zahnwal aber muss beim Abschluss des Rachens die ganz besonders starke Entwicklung der *Arcus palato-glossi* zu Statten kommen. Hiervon überzeugt man sich am Cadaver bei aufgesperrem Munde mit Leichtigkeit, und hierin ist auch der Zweck der starken Entwicklung dieser Falten beim Zahnwal zu erblicken.

Das Schliessen des Mundes erfolgt bei *Phocaena* wie bei den Landsäugethieren durch den *M. masseter* und *M. temporalis*. Als dritter Muskel wirkt bei den Landsäugethieren der *M. pterygoideus internus* mit, welcher bei diesen dieselbe Richtung von dorsal nach ventral einschlägt wie der *Masseter* und *Temporalis*. Bei *Phocaena* aber hilft der *M. pterygoideus internus* beim Schliessen des Mundes nicht mit, denn hier hat er eine horizontale Richtung dadurch erhalten, dass der Unterkiefer durch Verlust seines aufsteigenden Astes sehr niedrig, spangenförmig geworden ist.

Das Kauen besteht bei den Landsäugethieren, wie bei *Phocaena*, zunächst aus einem abwechselnden Senken und Heben des Unterkiefers bei geschlossenem Munde, welches durch dieselben Muskeln wie das Oeffnen und Schliessen des Mundes bewirkt wird. Gleichzeitig erfolgt auch eine rotirende Bewegung des Unterkiefers durch Contraction der *M. pterygoidei externi* bei den Landsäugethieren, beider *Pterygoidei* aber bei *Phocaena*, die auf der einen Seite beginnt und auf der andern endigt. Eine eben solche Contraction der *M. genio-glossi* und *M. stylo-glossi* bewirkt eine analoge Bewegung der Zunge. So wird bei den Landsäugethieren die Nahrung immer wieder zwischen die Zähne geschoben, zermalm, mit Speichel gemischt und zum Bissen geformt. Anders aber bei *Phocaena*: das homodonte, aus meisselförmigen Zähnen bestehende Gebiss gestattet gar keine Zermalmung, sondern nur eine Zerbeissung der Nahrung, welche gewöhnlich aus kleinern Fischen, meist Heringen, besteht. Auch diese geschieht nur höchst mangelhaft, das beweist der Mageninhalt. Es kommt auch durch die rotirende Bewegung des Unterkiefers und der Zunge nicht zur Formung eines Bissens, sondern höchstens zur Drehung des gefangenen Fisches in die Längsaxe des Mundes, um die spätere Passage durch den Rachen in dieser Stellung zu ermöglichen. Schliesslich ist von einer Einspeichelung der Nahrung nicht die Rede, denn die Wale entbehren der Speicheldrüsen (CUVIER). Sie bedürfen derselben als Wasserthiere ebenso wenig wie die Fische, denn die Bedeutung des Speichels liegt hauptsächlich im Schlüpfigmachen des Bissens (v. BUNGE), ist also mehr eine mechanische als chemische. (Beweis: Exstirpation aller Speicheldrüsen bei Pferd und Hund ohne Beeinträchtigung der Verdauung.)

Das Saugen erfolgt dadurch (DONDERS), dass vom Jungen die Milch aus der Brust der Mutter vermittelst eines luftleeren Saugraums aspirirt wird, welcher durch Herabdrücken des vordern und mittlern Drittels der Zunge, unter Abschluss gegen den Rachen durch Erheben des Zungengrundes, hergestellt wird. Gleichzeitige Abduction des Unterkiefers unter Beibehaltung des Lippenverschlusses vergrössert den Saugraum. Es ist kein Grund zur Annahme vorhanden, dass bei den Walen das Sauggeschäft nicht ebenso von Statten gehen könnte, nur muss die Saugwirkung wegen der Kürze der Zungenspitze geringer sein. Das wird nach KÜKENTHAL dadurch compensirt, dass die stillende Walmutter durch Contraction ihres

sehr starken *M. compressor mammae* ihrem Jungen die Milch in den Mund zu spritzen vermag.

Die Beförderung des Bissens vom Mund in den Rachen geschieht bei den Landsäugethieren wie beim Zahnwal zunächst dadurch, dass unter Erhebung der Zungenspitze und Abflachung des Zungenrückens der Bissen auf denselben geschafft wird. Dann wird bei fixirtem Unterkiefer der Zungenrücken durch Contraction des *M. mylo-hyoideus* (KRONECKER, Abbildung des *N. mylo-hyoideus* beim Hund), des *M. hyo-glossus* (fühlbar beim Menschen) und wohl auch des schwächern *M. stylo-glossus* gegen den Gaumen gehoben und dadurch der Bissen mit Gewalt in den Rachen getrieben. — Bei denjenigen Säugethieren, welche, wie *Phocaena*, das Zungenbein vermittels des Stylohyoids in fester Verbindung mit der Schädelbasis haben, kommt nach meiner Ansicht als Unterstützer dieser drei Muskeln der *M. genio-hyoideus* hinzu, denn er kann bei diesen Thieren, wie der *Mylo-hyoideus*, das Hyoid nur heben, nicht aber, wie bei den Thieren mit losem Zungenbein, dasselbe auch nach vorn unter die Zunge ziehen und dadurch zum Kehlkopfverschluss beitragen (cf. das betr. Capitel). — Bei *Phocaena* kommt nun noch als fünfter Heber des Hyoids der *M. stylo-pharyngeus* hinzu, denn bei der umgekehrten Richtung, welche er (cf. das betr. Capitel) durch die Drehung des Präspheoids bekommen hat, zieht er nicht mehr, wie bei den Landsäugethieren, den Pharynx gegen das Styloid, sondern das Styloid gegen seinen Ansatzpunkt, das knöcherne Nasen- und Rachenrohr. Diese Hebung des Styloids wird auf zweifache Weise auf das Hyoid übertragen, durch das Epihyale (Fig. S e) und durch den *M. stylo-hyoideus*, der als schmaler, langer, aber kräftiger Muskel die einander zugekehrten Ränder des Styloids und Hyoids verbindet. — Die Beförderung des Bissens vom Mund in den Schlund muss nun bei *Phocaena* mit grosser Kraft erfolgen, denn es ist nicht nur die Anzahl der das Zungenbein und die Zunge hebenden Muskeln, sondern auch die Kraft jedes einzelnen dieser Muskeln eine relativ bedeutende, besonders aber diejenige des *M. mylo-hyoideus*, welcher einen geradezu gewaltigen Dickendurchmesser hat (Taf. 1, Fig. 1 3, und Textfigur S 1).

## 2. Die Erweiterung des Schlundes.

Sobald nun die Speise aus dem Mund in den Schlund gelangt, beginnt, durch Reizung der sensiblen Nerven des Zungengrundes, des Gaumensegels und der Rachenwand reflectorisch ausgelöst, der

Schluckact. Er wird vollführt durch äusserst fein associirte Contractionen des ganzen musculösen Schlundapparats, und zwar in der Weise, dass der Verengerung des Schlundrohrs eine Erweiterung vorausgeht. Das hat man, der ganzen Sachlage gemäss, schon immer als sicher angenommen, bewiesen aber ist es erst durch MELTZER u. KRONECKER, wenigstens für die „Gegend des Eingangs des Oesophagus“, durch Druckmessung vermittels eines hierhin eingeführten Gummiballons.

Die Erweiterung der uns hier interessirenden Pars inferior pharyngis kommt nun bei den Landsäugethieren wie beim Menschen durch folgende Momente zu Stande:

1) Der Kehlkopf wird durch Contraction des M. thyreo-hyoideus an das Zungenbein herangezogen (fühl- und sichtbar). Dadurch entfernt sich der Kehlkopf von der hintern Rachenwand.

2) Die hintere und seitliche Rachenwand wird gleichzeitig durch Contraction des M. stylo-pharyngeus nach aussen und hinten oben gezogen. Das schliesst man aus dem Verlauf und der sonstigen anatomischen Anordnung dieses Muskels, der sich zu den Constrictoren des Rachens, speciell zum M. palato-pharyngeus (RÜCKERT), wie der Längsmuskel eines Sphincters zu seinem Ringmuskel verhält.

3) Das Gaumensegel wird durch den M. levator veli gehoben (direct zu beobachten von der Nase aus).

4) Die Aryknorpel werden wie beim Phoniren nach einwärts bewegt (Beobachtung von COLLIN am Pferd und Rind bei gespaltenem untern Kehlkopf). Dadurch wird das Lumen der Sinus pyriformes in der Breite nach innen zu vergrössert. Denn es ist abhängig vom jeweiligen Stande der Aryknorpel, und man kann sich vermittels des Kehlkopfspiegels beim Menschen leicht davon überzeugen, dass bei tiefer Inspiration das Lumen der Sinus pyriformes verschwindet, dass es bei der Phonation am weitesten ist und dass es beim ruhigen Athmen in einem Zustand mittlerer Weite sich befindet. Auch an der Leiche haben die Aryknorpel diese mittlere Lage inne („Cadaverstellung“), und deshalb findet sich auch an der Leiche ein mässig klaffender Sinus pyriformis, und zwar nicht nur beim Menschen, sondern auch bei den Landsäugethieren (WALDEYER).

Dieses seitliche Klaffen des Speiseweges in der Ruhe erklärt uns nun die Möglichkeit einiger physiologischen Vorgänge (WALDEYER): flüssige sowie breiige Speisen befinden sich bereits

im Magen, ehe der Schluckact auch nur beginnt (MELTZER u. KRONECKER, s. folgendes Capitel). Ferner: manche Leute besitzen die Fähigkeit, Flüssigkeit in den Magen hinunter zu giessen unter Unterdrückung des Schluckreflexes.

Nur beim Schlucken grösserer Bissen und beim hastigen Trinken (COLLIN) wird auch der mittlere Theil des Speiseweges der Pars inferior pharyngis nach seiner Erweiterung nothwendiger Weise benutzt, d. h. der Bissen geht auch über den auf den Aditus ad laryngem niedergedrückten Kehledeckel (cf. später) hinweg, vorausgesetzt natürlich, dass nicht eine absolute Zweitheilung der Pars inferior durch unveränderliche Lage der Epiglottis im Isthmus naso-pharyngeus, wie bei den Walen, besteht.

Diese ganze Betrachtung ist in so fern für uns interessant, als sie die absolute, d. h. bei jeder Grösse des Bissens vorhandene physiologische Zweitheilung der Schluckbahn bei den Zahnwalen nur als die Weiterbildung einer bei den Landsäugethieren bereits gegebenen relativen, d. h. nur beim Schlucken kleinerer Bissen bestehenden Zweitheilung derselben ansieht und daher nicht mehr als etwas so Unbegreifliches (RÜCKERT) erscheinen lässt (WALDEYER).

Auch der Oesophagus scheint der Erweiterung nicht zu entbehren, doch fehlt bisher der Beweis. Als Erweiterer könnte allein der *M. oesophagi longit.* (FALK und KRONECKER) in Betracht kommen.

Bei *Phocaena* erleidet die Eröffnung der Pars inferior pharyngis durch die Veränderungen der anatomischen Verhältnisse mancherlei Abweichungen:

1) Die Annäherung des Thyreoids an das Hyoid kann nicht in derselben Weise als einfaches Heranziehen des Thyreoids erfolgen wie bei den Landsäugethieren, denn dies setzt voraus, dass dem Zug am Thyreoid das Cricoid folgt und dass die Trachea sich kraft ihrer Elasticität entsprechend verlängert. Bei *Phocaena* aber fehlt der Trachea die Eigenschaft, durch Zug sich zu verlängern, so gut wie vollständig, weil sie sehr kurz — nur 2—3 cm lang bis zum Abgang des obersten Bronchus — ist und weil ihre Ringe nicht nur äusserst dicht und fest an einander liegen, sondern zum grossen Theil (MECKEL) sogar mit einander verwachsen sind. Auch ist das Cricoid eng und fest mit der Trachea verbunden. So ist also das Thyreoid zwischen zwei fixen Punkten, dem Hyoid und dem

Cricoid, eingeschaltet, mit erstem verbunden durch den M. thyreo-hyoideus, mit letztem durch die Syndesmosis crico-thyreoidea. Da nun das Thyreoid (Taf. 1, Fig. 3 b) mit seiner ventralen Fläche erheblich tiefer liegt als das Hyoid (e), so muss durch Contraction des M. thyreo-hyoideus eine Drehung des Thyreoids um seine transversale Axe erfolgen, verbunden mit entsprechender Hebung und Annäherung desselben an das Hyoid. Diese Bewegung ist zwar in der Syndesmosis crico-thyreoidea nicht vorgesehen (vgl. Cap. „Schilddrüse und M. crico-thyreoideus“), sie kann aber wegen der federnden Beschaffenheit des Thyreoids unter entsprechender Formveränderung desselben leicht von Statten gehen. Da nun die Epiglottis bei *Phocaena* stark und unelastisch und

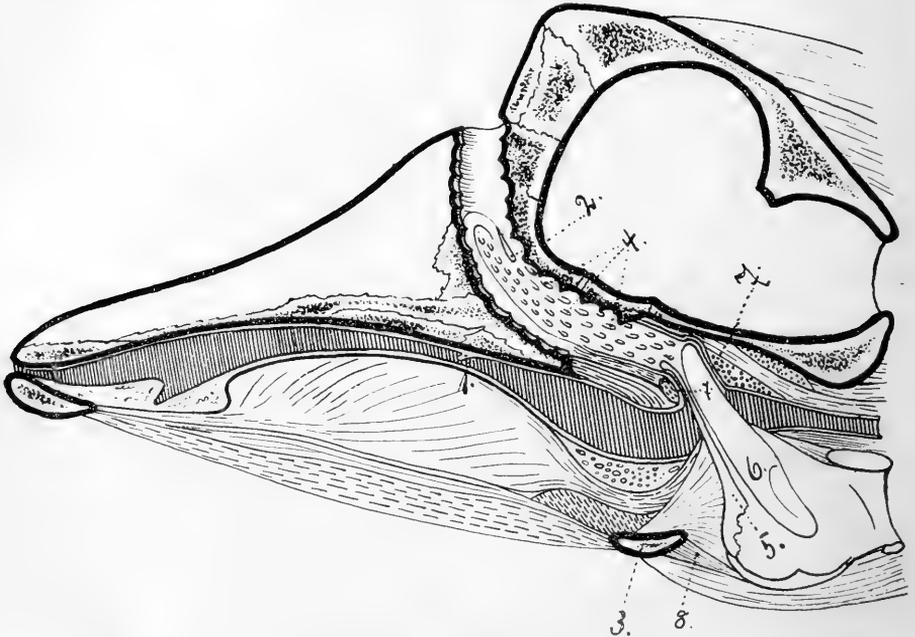


Fig. T. Pharynx von *Phocaena* im Schlingact. Constructionsbild, 1:2. 1 Arcus palato-glossus, 2 Orificium tubae Eustachii pharyngeum, 3 Basihyoid, 4 Schleimhautgruben des Pharynx, 5 Epiglottis, 6 Arytänoid, 7 M. arcus palato-pharyngei („Ringwulst“), 8 M. thyreo-hyoideus.

mit dem Thyreoid fest verwachsen ist, so muss sie die Bewegung des Thyreoids mitmachen und sich mit ihrer Spitze nach hinten oben drehen. Sie stösst schliesslich an die hintere Wand der Pars superior pharyngis an und kommt dabei in eine wohl ausgebildete Delle der Pars superior zu liegen (Fig. T). Dieses

Hineinpassen der Epiglottisspitze in die Delle am Cadaver bei entsprechender Drehung des Thyreoids scheint mir ein Beweis für die Richtigkeit der aus den anatomischen Verhältnissen heraus construirten Drehung des Thyreoids beim Schluckact zu sein. — Der Effect aber der Contraction des *M. thyreo-hyoideus* ist bei *Phocaena* trotz der abgeänderten Bewegung des Thyreoids für den Schluckact derselbe wie bei den Landsäugethieren: Entfernung des Thyreoids von der hintern Rachenwand unter Erweiterung der *Pars inferior pharyngis* in sagittaler Richtung. Von allen diesen abgeänderten physiologischen Verhältnissen ist uns bisher nichts bekannt.

2) Der *M. stylo-pharyngeus* kann wegen seiner veränderten Lage an der Vorderwand des Pharynxschlauchs keine Erweiterung der hintern und seitlichen Wand wie bei den Landsäugethieren bewirken. Der Zug nach hinten, als Gegenzug gegen den Zug des *M. thyreo-hyoideus* nach vorn, kann den Verhältnissen entsprechend nur durch die Contraction der nach oben vorgeschobenen Portion des *M. longitudinalis oesophagi* erfolgen, der Zug nach aussen aber durch den *M. crico-thyreoideus*, den Abductor der Seitentheile des Thyreoids.

3) Das Velum wird auf dieselbe Weise wie bei den Landsäugethieren (*M. levator veli*) gehoben.

4) Die Erweiterung der *Sinus pyriformes* nach innen geschieht ebenso wie bei den Landsäugethieren durch Adduction der Aryknorpel. Ausserdem findet eine Erweiterung der *Sinus* nach aussen durch die *M. crico-thyreoidei* statt, wie das ja ausführlich beschrieben wurde. Endlich wird der Boden der *Sinus pyriformes* durch seine besondere Musculatur (vergl. das Cap. „Die Musculatur des *Sinus pyriformis*“) herabgedrückt. Denn da er höher liegt als der Boden des Vestibulums und die ventrale Fläche des Oesophagus, so muss, wenn sich die Bodenmusculatur des Vestibulums und der *Sinus pyriformes* im Verein mit dem *M. longit. oesophagi*, die alle zusammen ja einen einzigen Muskel bilden, contrahirt, der Boden der *Sinus pyriformes* entsprechend herabgedrückt und die erstrebte gerade Linie, welche der Fortbewegung der Speisen den geringsten Widerstand entgegengesetzt, erreicht werden. — Aus alledem geht hervor, dass die Natur auf die active Erweiterungsfähigkeit der *Pars inferior pharyngis*, der engsten Stelle des Schlundes, bei den Zahnwalen, eine ganz besondere Sorgfalt gelegt hat.

Die passive Erweiterungsfähigkeit entspricht der activen: WALDEYER bemerkt ausdrücklich, dass er sowohl bei einer alten wie bei einer jungen *Phocaena*, obwohl sie beide geschrumpfte Spiritusexemplare waren, bequem 3—4 Finger in die Sinus pyriformes einführen konnte, und JUNGKLAUS erwähnt, dass er bei einer erwachsenen *Phocaena* die ganze Hand durch den Oesophagus in den Magen führen konnte. In diesem fand er je 10 cm lange Fischskelete. Sonst finde ich in der Literatur keine Angabe über die Grösse der Fische, welche im Magen der *Phocaena* gefunden wurden. Doch dürften Heringe, die Lieblingsspeise des Thiers, unzerkleinert seinen Schlund passiren können. Gehen wir zu den grössern Zahnwalen über, so fand SCORESBY im Magen eines Narwals (Länge des ausgewachsenen Thiers 5—6 m) einen Rochen, welcher fast 3mal so breit war wie das Maul des Thiers, und ESCHRICHT fand in dem Magen eines 5 m langen Schwertwals, des blutdürstigsten aller Meeresbewohner, 13 Phocänen und 14 Seehunde, während der 15. sich im Rachen festgekeilt befand und den Tod des Thiers durch Ersticken herbeigeführt hatte. Wäre es nicht ESCHRICHT, der das schrieb, so würde man es nicht für möglich halten, so aber kann man gar nicht daran zweifeln.

Jedenfalls besitzen also die Zahnwale den weiten Schlund der Raubthiere in vergrössertem Maasstab, im Gegensatz zu den Bartenwalen mit ihrem engen Schlund. Das ist ja auch allbekannt. RAWITZ aber, welcher zu Cetaceenstudien von der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin im Jahre 1899 nach Norwegen gesandt wurde, kam zu einer andern Ueberzeugung, denn er sagt: „Die eingeführte Nahrung muss sich (bei *Phocaena*) um den Larynx herum winden, und dies erklärt die Thatsache, dass selbst die grössten Odontoceten und auch die Mystacoceten von stets sehr kleinen Thieren (nur kleinste Fische, kleine Krebse oder Mollusken) leben“ (1).

### 3. Die Verengerung des Schlundes.

Der Erweiterung des Schlundes folgt nun in sehr kurzer Zeit, beim Menschen in weniger als 0,3 Secunden nach erfolgter Contraction des Mylo-hyoideus und Hyo-glossus (KRONECKER und MELTZER), die Verengerung.

Wo ein besonderer *M. palato-glossus* vorhanden ist (Primaten), bewirkt er eine Verengerung des kurzen Vestibulum pharyngis. Die

Pars inferior pharyngis aber wird verengert in ihrem oralen Theil durch den *M. constrictor pharyngis medius*, im aboralen Theil durch den vom *M. constrictor pharyngis inferior*. Der *M. palato-pharyngeus* hilft nicht mit bei der Verengung der Pars inferior, sondern beim Verschluss des Isthmus nasopharyngeus (cf. dieses Capitel).

Bei *Phocaena* wird das lange Vestibulum pharyngis ebenfalls durch den hier entsprechend langen und kräftigen *M. palato-glossus* zusammengepresst, wesentlich unterstützt wird die Pressung dieses sehr weiten Raumes durch das gehobene Hyoid, welches unter dem Boden desselben liegt. — Die Pars pharyngis inferior wird im oralen Theil nicht vom *M. constrictor pharyngis medius* comprimirt, der, wie erwähnt, an dieser Stelle fehlt. Seine Function hat nun der Muskelschlauch der Pars pharyngis superior, d. h. der combinirte *M. constrictor pharyngis superior*, *M. palato-pharyngeus* (Pars externa) und *M. thyreo-palatinus*, übernommen, und zwar in der Weise, dass bei dem constrictorartig angeordneten Verlauf des ventralen Theils dieses Muskels eine Verengung dieser Schlauchhälfte erfolgen muss. Da die letztere aber durch den *M. thyreo-palatinus* an der beweglichen Seitenspange des Thyroids inserirt, muss dadurch ein Zusammenrücken der Seitenspangen und eine Compression der Sinus pyriformes, d. h. des oralen Theils der Pars inferior, erfolgen. Die Abhebung des Muskelschlauchs vom knöchernen Nasen- und Rachenrohr wird dadurch erleichtert, dass die zwischen Schlauch und Knochen liegenden zahlreichen grossen Venen sich bei der Contraction des Schlauchs mit Blut füllen.

Weil nun durch die Drehung des Präsphenoïds die obere Hälfte des Muskelschlauchs so weit in die Höhe gezogen wurde, dass seine Fasern nicht mehr circulär, sondern längs zum Schlauch verlaufen, müsste durch die Contraction desselben zugleich eine bei der Länge des Muskels nicht unbedeutende Hebung des Kehlkopfs erfolgen. Dadurch aber würde der Boden der Sinus pyriformes ebenfalls gehoben werden, wodurch die geradlinige Richtung des Weges vom Mund zur Speiseröhre unvortheilhaft gestört würde. Antagonist aber dieser Bewegung ist die Bodenmuskulatur der Sinus pyriformes (vgl. voriges Capitel), doch ist sie allein viel zu schwach, um die Hebung der Sinus pyriformes durch den kräftigen Muskelschlauch

der Pars superior paralyisiren zu können. Ein wirksameres Gegengewicht gegen den Zug nach oben wird durch den *M. constrictor inferior* ausgeübt, und zwar dadurch, dass er am Occiput einen Ansatz genommen hat, und das scheint mir, physiologisch betrachtet, der Zweck der merkwürdigen Insertion dieses Muskels am Occiput bei den Zahnwalen zu sein.

Der aborale Theil der Pars inferior pharyngis wird, wie stets, vom *M. constrictor pharyngis inferior* constringirt, und zwar in der Weise, dass das Thyreoid gegen das Occiput, und zwar im Gegensatz zu RAWITZ ohne Drehung, soweit dieser Muskel allein in Betracht kommt, gezogen wird (Fig. O 2).

Der Oesophagus hat zur Verengerung, wie bei den Landsäugethieren, eine sehr kräftige Ringmusculatur, welche bei *Delphinus delphis* (CATTANEO, cf. BRONN), ebenso wie die Längsmusculatur im obern Theil quer gestreift, im untern glatt ist. Der Ansatz des obern Endes des *M. longit. oesophagi* am Occiput unterstützt den Gegenzug des *M. constrictor pharyngis inferior* gegen den Zug der Pars superior nach oben. — Im Uebrigen ist die ganze, den Schlund verengernde Musculatur von ausserordentlicher Stärke.

Ueber den zeitlichen Ablauf der Vorgänge beim Schlingact sind wir durch die sehr exacten Versuche MELTZER's und KRONCKER's (Einführung eines Gummiballons in den Schlund und Registrirung mit MAREY'schem Tambour) ziemlich genau orientirt. Hiernach beträgt der Zeitraum zwischen Contraction des Mylo-hyoideus und der Pars inferior pharyngis 0,3 Secunden, zwischen Contraction des Mylo-hyoideus und des obersten Drittels des Oesophagus 1,2 Sec., des mittlern Drittels 3,0 Sec., des untersten Drittels 6,0 Sec. Die Contraction erfolgt nach diesen Autoren nicht, wie man sonst allgemein annimmt, nach dem Modus der reinen Peristaltik, sondern absatzweise, im obersten dieser vier Abschnitte beginnend, im untersten endigend. Die langsamere Contraction des Oesophagus nach unten ist abhängig von der nach unten zu die quergestreifte Musculatur allmählich ablösenden glatten Musculatur. Bei *Delphinus delphis* (cf. CATTANEO) ist die Anordnung der Musculatur eine ähnliche, während sie bei vielen Landsäugethieren bis an die Cardia quer gestreift ist. — Als echter Reflex verläuft die Contraction des Schlundes immer in derselben Weise und in demselben Tempo, ganz unabhängig von der verschluckten Speise, und lässt sich, einmal ausgelöst, nicht mehr aufhalten.

Sehr merkwürdig ist es, dass geschluckte Flüssigkeit oder halb breiige Massen schon nach 0,1 Secunden, von der Contraction des Mylo-hyoideus an gerechnet, in dem Magen ankommen, also früher, als die Contraction des Rachens überhaupt beginnt. Das ist darauf zurück-

zuföhren, dass solche leicht verschiebliche Massen durch die in Ruhe leicht klaffenden Sinus pyriformes (WALDEYER) und den in der Ruhe wahrscheinlich in einem mittlern Zustand der Eröffnung sich befindenden Oesophagus einfach hindurch gespritzt werden, denn bei Kopfstand erfolgt die Fortbewegung der verschluckten Flüssigkeit mit derselben Schnelligkeit. Ganz anders bei festen Bissen. Am Menschen ist uns zwar hierüber nichts bekannt, denn die Methode MELTZER's und KRONECKER's ist für feste Bissen nicht anwendbar. Dagegen sieht und fühlt man beim Pferd und Rind bei der oberflächlichen Lage ihres Oesophagus ohne weiteres, dass feste Bissen den Pharynx ebenfalls sehr schnell, den Oesophagus dagegen sehr langsam, sehr grosse und sehr trockne Bissen erst nach 15—30 Secunden passiren (COLLIN). — Im Ganzen dürfte sich die Sache so verhalten, dass Flüssigkeit allein durch die Spritzwirkung des Mylo-hyoideus und seiner Genossen, der Peristaltik des Schlundes weit vorseilend, in den Magen gelangt, dass feste Bissen von gewöhnlicher, dem Schlund eines jeden Thiers angepasster Grösse weniger durch die Thätigkeit des Mylo-hyoideus etc., dessen Kraft durch den Reibungswiderstand festerer Bissen bald absorhirt wird, als durch die Thätigkeit des Schlundes selbst in den Magen getrieben wird und mit der peristaltischen Welle des Schlundes zugleich hier ankommt, dass feste Bissen von ungewöhnlicher Grösse aber erst durch eine zweite peristaltische Welle (Nachschlucken, eventuell verbunden mit Druck seitens des gebeugten Halses und verengertem Thorax, Würgbewegung) den Oesophagus passiren. — Dieses nähere Eingehen auf den zeitlichen Ablauf der Vorgänge beim Schlingact erschien mir nothwendig zur spätern Bekämpfung einer von einigen Anatomen und Physiologen aufgestellten Hypothese (vgl. Cap. „Respiration und Schlingact“).

#### 4. Der Verschluss des Isthmus naso-pharyngeus.

Beim Schlingact wird der Isthmus naso-pharyngeus geschlossen, denn ist er offen (Gaumenlähmung oder Defect des Gaumensegels beim Menschen), dringt Nahrung beim Schlingen in die Nase ein. Der Verschluss erfolgt auf folgende Weise: Das Gaumensegel wird gehoben (*M. levator veli*), dem gehobenen Gaumensegel wird die hintere Rachenwand in ihrem obern Theil in Form eines Wulstes, des PASSAVANT'schen Wulstes, entgegen gezogen (*M. constrictor pharyngis superior*), und der jetzt nur noch spaltförmige Isthmus naso-pharyngeus wird zusammengeschnürt durch den *M. palato-pharyngeus*. Bewiesen ist die Contraction des Levator und des Constrictor superior bei Individuen, Mensch und Hund, bei denen nach Zerstörung der Nase der Blick in den Nasenrachenraum von oben her frei war. Unbewiesen, aber sehr wahrscheinlich ist die Mitwirkung des Palato-pharyngeus, denn

beim Sprechact — beim normalen Schluckact ist der Mund ja geschlossen — erfolgt ebenfalls ein Abschluss des Isthmus nasopharyngeus und zwar in leicht sichtbarer Weise unter Abflachung und Zusammenrücken der Arcus palato-pharyngei; beides aber ist Wirkung des M. palato-pharyngeus. Den Hauptantheil aber am Verschluss hat der Levator veli.

Bei *Phocaena* erfolgt der Verschluss des Isthmus nasopharyngeus ganz anders. Hier besorgt die Hauptarbeit der M. palato-pharyngeus und zwar seine Pars interna, indem sich ihr kräftiger Ringmuskel um die Spitze der Epiglottis und der Aryknorpel fest contrahirt, welche ihrerseits durch ihre Lage im Ringwulst den Verschluss passiv vollenden. Dagegen unterstützen der M. constrictor superior, der natürlich bei seinem senkrechten Verlauf zum Rachenschlauch keinen PASSAVANTschen Wulst bilden kann, und der M. palato-pharyngeus mit seiner Pars externa nur in so fern die Arbeit der Pars interna, als sie bei ihrer Action einen concentrischen Druck auf die Pars interna ausüben. Doch ist ihre Hauptaufgabe, wie gesagt, die Compression der Sinus pyriformes. Der M. levator veli endlich betheiligte sich gar nicht am Verschluss des Isthmus, er hebt zwar mit den vorigen Muskeln den Ringwulst, doch unterstützt das kaum den Abschluss des Isthmus, sondern führt mehr zur Erweiterung der Sinus pyriformes nach oben, wie ebenfalls bereits erwähnt ist.

##### 5. Der Verschluss des Aditus ad laryngem und der Glottis.

Beim Schlingact wird ferner, um das Eindringen von Speisen in den Kehlkopf zu verhüten, der Aditus ad laryngem geschlossen, und zwar dadurch, dass sich der Kehldeckel auf ihn herabsenkt (PASSAVANT, Antuschung des Kehldeckels, Abdruck auf den Aryknorpeln beim Menschen; COLLIN, Betastung des Kehldeckels durch den eröffneten Oesophagus beim Rind). Diese Bewegung der Epiglottis ist eine passive, dadurch herbeigeführt, dass die Zungenwurzel durch den M. hyo-glossus und stylo-glossus nach hinten gegen den Kehldeckel gezogen wird (vgl. „Vorbereitung zum Schlingact“), während der M. genio-hyoideus (einen Moment später fühlbar, KRON-ECKER) und der M. thyreo-hyoideus vereint den Kehlkopf nach vorn ziehen. Wo das Zungenbein am Cranium fixirt ist, kann nach meiner Ansicht, wie erwähnt, der M. genio-hyoideus nicht den M. thyreo-hyoideus unterstützen (vgl. „Vorbereitung zum Schlingact“). Dass der schwache M. ary-epiglotticus, wo er vorhanden ist,

das Niederdrücken der Epiglottis activ unterstützt, wird angenommen (CZERMAK). — Gleichzeitig mit der Herabbeugung der Epiglottis erfolgt Glottisschluss (*M. crico-arytaenoideus lateralis*, *M. thyreo-arytaenoideus*, *M. interarytaenoideus*). CZERMAK und PASSAVANT glaubten, den Glottisschluss beim Menschen mittels des Kehlkopfspiegels beobachtet zu haben, doch ist er einwandsfreier schon vorher von COLIN beim Pferd und Rind nach Eröffnung der untern Hälfte des Kehlkopfs nachgewiesen worden.

Bei *Phocaena* erfolgt der Verschluss des Aditus ad laryngem nicht durch den Druck der Zunge, denn der starre Kehldeckel ist kaum niederdrückbar, und wenn er es leichter wäre, könnte die Zunge wegen ihrer Kürze, selbst ad maximum zurückgezogen, den Kehldeckel nicht erreichen. Der Verschluss erfolgt vielmehr zugleich mit dem Verschluss des Isthmus naso-pharyngeus durch Contraction des Ringwulstes. Der Glottisschluss wird hierdurch, da Epiglottis und Aryknorpel starr sind, unterstützt, vollendet wird er durch den *M. thyreo-arytaenoideus* und den *M. interarytaenoideus*; der *M. crico-arytaenoideus lateralis* aber fehlt bei *Phocaena*.

## Anhang: Physiologische Schlussbetrachtungen.

### 1. Kehldeckel und Gaumensegel.

Nur bei den Primaten (Ausnahme Orang, WALDEYER) steht der Kehlkopf so tief und ist das Gaumensegel so kurz, dass Kehldeckel und Gaumensegel nicht in Berührung treten. Bei den übrigen Säugethieren findet dies jedoch mehr oder minder statt. Die Epiglottis findet man dabei meist an der Hinterfläche des Gaumensegels, seltner an seiner Vorderfläche. Das nennen die Engländer intranarial und extranarial epiglottis. Die Bezeichnung ist kurz und ohne weiteres verständlich, man könnte sie aus diesem Grunde beibehalten, doch ist sie eine von den Bezeichnungen, welche dazu beitragen, die Grundbegriffe der vergleichenden Anatomie des Rachens (vgl. Capitel III) zu verwirren, denn die Epiglottis hat niemals direct mit den hintern Nares, den Choanen, etwas zu schaffen. Ich glaube daher, dass retrovelare und prävelare Anordnung der Epiglottis, Epiglottis retrovelaris und praevelaris, eine exactere Bezeichnung ist.

Am Cadaver der Säugethiere findet man, abgesehen von den Primaten, das Velum verschieden zur Epiglottis gelagert. Hiernach

kann man die erstern eintheilen in solche, bei denen die Epiglottis stets retrovelar, und in solche, bei welchen sie bald retrovelar, bald prävelar gefunden wird. Die erste Classe ist die grössere (Howes), die letzte die kleinere. Sehen wir nun die retrovelare Lage als die Lage der Ruhe an (vgl. nächsten Abschnitt), so fragt es sich: wie kommt am Cadaver mancher Säugthiere dennoch die prävelare Epiglottis zu Stande? Man könnte zunächst annehmen, dass sie durch die verschiedenen Manipulationen bei der Section des Rachens hervorgerufen wurde. Aber selbst bei vorher gefrorenen oder sonst gehärteten Thieren findet man die prävelare Epiglottis, und zwar auch dann, wenn vor der Härtung der Mund nicht geöffnet wurde. So fand ich sie bei einem neugeborenen, in toto in Spiritus gehärteten Schwein. Meine Ansicht nun von diesem abnormen Verhalten des Velums zur Epiglottis ist die, dass es in der Todtenstarre zu Stande kommt, und zwar durch Zug des kräftigsten Muskels des Gaumensegels, des Levator veli, und dass das Velum in dieser Lage bleibt, wenn man das Thier während der Todtenstarre härtet oder gefrieren lässt.

Diese gelegentlich unter den genannten Voraussetzungen constatirte prävelare Anordnung der Epiglottis hat den Werth einer physiologischen Beobachtung, denn sie zeigt uns ganz im Allgemeinen, wie die Lage der Epiglottis zum Velum sich bei der Contraction des letztern gestalten muss, gleichgültig, ob die Contraction durch die Todtenstarre oder als physiologischer Act zu Stande kommt. Sie kann uns daher als ein werthvoller Nothbehelf gelten, so lange Beobachtungen am lebenden Thier uns hierüber nicht eines Andern belehren. Demnach haben wir auch physiologisch zwei Typen des gegenseitigen Verhältnisses von Epiglottis und Velum zu unterscheiden:

1) Prävelare Anordnung der Epiglottis bei gehobenem Gaumensegel. Hierhin gehören alle diejenigen Thiere, welche Kürze des Gaumensegels mit Kürze oder niedrigem Stand der Epiglottis verbinden. Sicherer Vertreter dieses Typus ist (abgesehen von den Primaten) nach meiner Beobachtung das Schwein, wahrscheinlicher Vertreter das Rind.

2) Retrovelare Anordnung der Epiglottis bei gehobenem Gaumensegel. Vertreter ist nach meiner Beobachtung der Zahnwal und das Pferd. Beim Zahnwal liegt die Sache einfach so, dass die Epiglottis nur mit so grosser Mühe aus dem

Ringwulst zu entfernen ist, dass physiologisch eine andere Anordnung als die retrovelare gar nicht in Betracht kommt. Beim Biber (WALDEYER), beim Elephant und Kameel (s. MILNE-EDWARDS) liegt die Sache ebenso. Beim Pferd ist es leichter, die Epiglottis vor das Velum zu bringen, doch bedarf es immerhin noch einiger Anstrengung. Als unterstützendes Moment nun für die Beurtheilung der Lage der Epiglottis zum gehobenen Velum im Leben kommt die Grenze des Cylinderepithels und Plattenepithels im Isthmus naso-pharyngeus in Betracht, denn soweit das Plattenepithel reicht, hat auch im Leben ein Druck auf das Epithel stattgefunden, sei es durch die verschluckte Nahrung, sei es durch die gegenseitige Berührung der Wände des Isthmus bei seinem Verschluss. Hebt man nun beim Pferd das Velum bis an die obere Grenze des Plattenepithels, welche gerade bei diesem Thier sehr gut sichtbar und fühlbar ist, und hebt dabei den Kehlkopf mit, und zwar so hoch, wie er im Leben wahrscheinlich gehoben wird, so erhält man etwa das Bild, wie es in Fig. U gezeichnet ist, d. h. retrovelare Anordnung der Epiglottis.

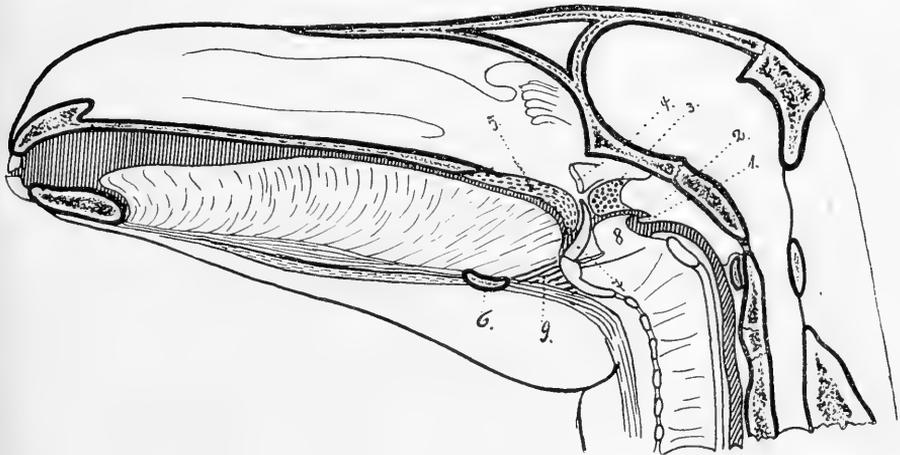


Fig. U. Pharynx vom Pferd im Schlingaet. Constructionsbild, 1:5. 1 Arcus palato-pharyngeus, 2 Tubensack, 3 PASSAVANT'scher Wulst, 4 Orificium tubae Eustachii pharyngeum, 5 Velum palatinum, 6 Basihyoid, 7 Epiglottis, 8 Arytänoid, 9 M. thyreo-hyoideus.

[Zu bemerken ist zu diesem Bilde, dass der PASSAVANT'sche Wulst (3), obwohl er am Cadaver des Pferdes sehr stark ist, in der Zeichnung etwas zu gross ausfiel und dass das Zungenbein (6) etwas weiter nach hinten stehen muss.] — Die Arcus palato-pharyngei

liegen dabei unterhalb des gehobenen Isthmus naso-pharyngeus, d. h., da die anatomische Grenze zwischen Pars superior und inferior pharyngis durch den Arcus palato-pharyngeus gebildet wird (vgl. Cap. III), liegt bei gehobenem Gaumensegel der untere Theil der Pars superior auch unterhalb des gehobenen Gaumensegels. Ein Theil der Pars superior wird hier also mit als Speiseweg benutzt; es fällt also hier die anatomische Grenze zwischen Pars superior und inferior nicht mit der physiologischen Grenze zwischen Luft- und Speiseweg zusammen, wie RÜCKERT es annahm (vgl. Cap. III), weshalb auch seine physiologische Eintheilung des Rachens auf anatomischer Basis unbrauchbar ist. Vielleicht nur beim Wal, bei welchem Kraft der eigenartigen anatomischen Anordnung des Arcus palato-pharyngeus der Ringwulst stets in derselben unabänderlichen Beziehung zur Wand des Rachens steht und stets den Sinus pyriformis nach oben abschliesst, dürfte der Arcus palato-pharyngeus sowohl bei gesenktem wie gehobenem Gaumensegel, also sowohl anatomisch wie physiologisch, die Grenze der beiden Rachenabtheilungen bilden.

Betrachten wir nun die verschiedenen physiologischen Acte, in welchen das Verhältniss der Epiglottis zum Velum eine Rolle spielt, so kommen wir zu folgendem Resultat:

Bei der Respiration besteht bei allen Thieren, ausgenommen den Primaten, retrovelare Anordnung der Epiglottis. Das ist die Ansicht aller Autoren von HUNTER bis auf unsere Zeit. Denn diese Lage entspricht dem gewöhnlichen Cadaverbefunde und schafft auch in jedem Falle die directeste und daher zur Respiration beste Verbindung zwischen Glottis und Nase. Die Frage ist daher nur die, ob nicht auch gelegentlich prävelare Anordnung der Epiglottis bei der Respiration bestehen kann. Bei ihr muss naturgemäss die Athmung durch den geöffneten Mund stattfinden. Der Mensch benutzt nun bekanntlich bei verstopfter Nase die Mundathmung. Seit HUNTER aber besteht die Ansicht, dass die Thiere nicht durch den Mund athmen können. Das ist ein Irrthum. Denn zunächst hachelt der Hund durch den Mund, nachweisbar durch eine vorgehaltene Flaumfeder, die sich in- und expiratorisch bewegt. Ferner phoniren manche Thiere durch den Mund (siehe nächsten Abschnitt), was wenigstens die Möglichkeit der Expiration durch den Mund beweist. Es liegt nun nahe, diese ganze Frage experi-

mentell durch Verstopfung der Nasenlöcher zu lösen; in wie weit dies geschehen, konnte ich nicht ermitteln. — Nach LANDT (vgl. ESCHRICHT) stopften früher die Bewohner der Färöer den Döglingen, wenn sie dieselben an die Seite ihres Bootes gezogen hatten, ihre „wollenen Handschuhe in das Blasloch, um sie am Untertauchen zu verhindern“. Wahrscheinlich vermochten die Thiere in diesem Zustand nicht zu tauchen, weil ihr Blasloch so nicht wasserdicht schloss. Ob sie aber dadurch Athemnoth bekamen und wenigstens den Versuch machten, den Mund zur Athmung zu Hülfe zu nehmen, ist leider nicht gesagt.

Bei der Phonation bemerken wir, dass manche Thiere bald den Mund, bald die Nase als Stimmweg benutzen, genau wie der Mensch es thut. So grunzt das Schwein durch die Nase, es schreit aber durch den Mund. So winselt der Hund durch die Nase, er bellt aber durch den Mund. Das ist leicht verständlich, denn beide Thiere können prävelare Anordnung der Epiglottis haben. Das Pferd aber hat Epiglottis retrovelaris, und doch wiehert es durch den Mund und, wie es scheint, zugleich durch die Nase. Es muss also der Luftstrom, wenigstens der Expirationsstrom, seinen Weg seitlich der Epiglottis in den Mund finden können. Das geht beim Pferd, weil bei ihm die Aryknorpel nicht mit im Isthmus stecken, doch ist es auch so nur möglich bei einer gewissen Hebung des sehr langen Velums. Wenn aber, wie bei den Walen, sowohl Aryknorpel wie Epiglottis in den Isthmus hineinragen und der obere Kehlkopfraum ein bis oben hin geschlossenes Rohr bildet, dann muss es unmöglich sein, durch den Mund zu respiriren und zu phoniren. Ob die Wale nun auch wirklich durch die Nase phoniren, fand ich nirgends angegeben. Bemerkt sei hierzu, dass einige Wale ganz sicher schreien, denn das ist von einer zu grossen Zahl von zuverlässigen Berichterstatlern beobachtet worden, als dass man daran zweifeln könnte. Die Stimme soll hierbei in Ermangelung von Stimmbändern durch Schwingungen der Aryknorpel zu Stande kommen. Andere Wale schreien indess nicht, denn KÜKEN-THAL (mündliche Mittheilung) wohnte dem Fang von 18 Döglingen und etwa 50 Weisswalen bei, ohne dass dabei eines der Thiere auch nur einen Laut von sich gegeben hätte.

Bei der Deglutition wird durch Epiglottis praevelaris der Speiseweg nicht vollkommen getheilt, es besteht nur eine relative Zweitheilung in so fern, als Flüssigkeiten und kleinere Bissen durch die Sinus pyriformes, grössere Bissen aber auch über die

Epiglottis hinweggehen. Eine absolute Zweitheilung des Speisewegs aber muss, ob der Bissen gross oder klein ist, ob Festes oder Flüssiges geschluckt wird, bei Epiglottis retrovelaris bestehen. Welchen Weg aber, den linken oder den rechten, der Bissen nimmt, ist wohl vom Zufall abhängig. Im Uebrigen ist dieser Gegenstand bereits genügend erörtert. Nur eines soll noch betont werden: beim Schlingact findet wahrscheinlich häufiger die prävelare Anordnung der Epiglottis statt, als wir es gelegentlich an den Cadavern finden. Denn bei diesem Act wird die Epiglottis zugleich hinuntergedrückt, und das Velum kann sich so leichter über die Epiglottis hinwegheben als am Cadaver durch die Todtenstarre, welche zwar das Velum hebt, nicht aber die Epiglottis senkt.

## 2. Schlingen und Athmen.

Schon CAMPER (1820) ist der Ansicht, dass das Hineinragen der obern Larynxapertur in den obern Pharynxraum den Cetaceen die Möglichkeit gleichzeitigen Athmens und Schlingens gebe. MILNE-EDWARDS (1860, V. 6) scheint dasselbe für alle diejenigen Säugethiere anzunehmen, bei welchen ein ähnliches Verhältniss obwaltet. GEGENBAUR (1891) kommt zu derselben Ueberzeugung bei den Monotremen. ZUCKERKANDL (1898) schliesst sich GEGENBAUR an und deht die Möglichkeit gleichzeitigen Athmens und Schlingens auf alle Säugethiere, mit Ausnahme der Primaten, aus. WIEDERSHEIM endlich (1898) spricht sich in ähnlichem Sinne aus.

Kleidet man die Ansicht dieser Autoren in eine präcisere Form, so schliesst sie die Annahme in sich, dass bei einem mehr oder minder grossen Theil der Säugethiere in dem Moment, in welchem der Bissen den Pharynx passirt, der Kehlkopfeingang geöffnet und dadurch gleichzeitiges Athmen möglich sei.

Folgende Gründe nun sprechen gegen diese Annahme:

Das Bedürfniss zur Athmung beim Schlingact während des genannten Moments liegt nur vor, wenn die Fortbewegung des Bissens durch die Pars inferior eine sehr langsame wäre. Beim Pferd und Rind wissen wir durch COLIN, dass die Bewegung eine sehr schnelle ist. Beim Menschen aber ist festgestellt (vgl. Cap. „Verengerung des Schlundes“), dass bereits 1,2 Secunden, nachdem der Bissen durch den Mylohyoideus und seine Genossen in den Schlund geschleudert ist, die Contraction des Oesophagus beginnt. Selbst für den Fall also, dass der Bissen gross und hart ist, müssen wir annehmen, dass der letztere ebenfalls bereits in kurzer Zeit den Pharynx passirt hat. Die Unterbrechung der Athmung kann also nur sehr kurz sein, beim Menschen höchstens 1,2 Secunden, d. h. nur so kurze Zeit betragen, dass sie, wie die Erfahrung lehrt, uns gar nicht zum Bewusstsein kommt, geschweige denn zu Athemnoth führt. Die letztere kann nur eintreten, wenn anormal grosse Bissen verschluckt werden. Es ist

uns aber bekannt, dass die Säugethiere die Grösse des zu verschluckenden Bissens der Grösse ihres Schlundes im Allgemeinen sorgfältig anpassen, und dass höchstens die Raubthiere das natürliche Verhältniss zwischen Bissen und Schlund nicht inne halten, dann aber auch in eine höchst ungemüthliche Situation gerathen und durch Würgen oder Brechen ihre Respiration wieder frei zu machen suchen.

Es liegt aber auch nicht die anatomische Möglichkeit vor, dass der Luftweg und der Speiseweg gleichzeitig geöffnet seien, wie es doch nothwendig wäre für die Möglichkeit gleichzeitigen Athmens und Schlingens, denn der Raum für den Durchgang wenigstens nicht zu kleiner Bissen, worauf es ja hier ankommt, wird erst durch den Abschluss des Kehlkopfs geschaffen, und zwar bei absoluter Zweitheilung des Speisewegs durch die Adduction der Aryknorpel, wodurch die seitlichen Speisewege (*Sinus pyriformes*) erweitert werden, bei relativer Zweitheilung ausserdem durch das Niedersinken der Epiglottis, wodurch der mittlere Speiseweg über die Epiglottis hinweg eigentlich erst zu Stande kommt. Dafür aber, dass die Platzfrage das Athmen und das Schlingen selbst nicht einmal bei den Zahnwalen, bei denen ja die räumlichen Verhältnisse äusserst günstig liegen, gleichzeitig gestattet, ist jener von ESCHRICHT aufgefundene Schwertwal ein beredtes Zeugniß, welcher an einem Seehund, der ihm im Rachen stecken blieb, erstickt war.

Es liegt aber auch endlich der directe physiologische Gegenbeweis gegen die Annahme gleichzeitigen Athmens und Schlingens vor, denn nicht nur beim Menschen (PASSAVANT), sondern auch beim Pferd und Rind (COLIN) ist mit Sicherheit nachgewiesen, dass die Passage durch den Kehlkopf im Anfang des Schlingacts aufgehoben ist. Das kann aber auch bei den andern Säugethieren nicht anders sein, denn der Kehlkopfschluss ist ein integrierender Bestandtheil des reflectorisch ausgelösten und daher stets auf dieselbe Weise sich vollziehenden Schlingacts, er lässt sich daher nicht aus der Gemeinschaft der sich am Pharynx beim Schlingen vollziehenden Bewegungen lösen. Also aut Athmen, aut Schlingen, soweit wenigstens der Pharynx beim Schlingen in Betracht kommt, ein Drittes giebt es nicht, und die gegentheilige Ansicht muss wieder aus unserer Wissenschaft verschwinden.

### 3. Die Function der Nasensäcke oder Nasennebenhöhlen der Zahnwale.

So lange man glaubte, dass die Wale das bei der Aufnahme der Nahrung im Ueberschuss in den Mund gerathene Wasser durch die Nase wieder ausbliesen, brachte man die „Spritzsäcke“ mit dieser Function in Verbindung. Die Spritzsäcke, jene bei weitem grössten und am meisten nach vorn gelegenen, membranösen, spaltartigen „Nasensäcke“ oder „Nasennebenhöhlen“, deren Boden durch die Faltungen der untern Muschel eingenommen wird (Taf. 1, Fig. 1 b), sollten dabei

das zu viel verschluckte Wasser, nachdem es durch eine Art Schluckact oder durch Erbrechen in die Nase befördert war, einstweilen ansammeln und von Zeit zu Zeit ausstossen. Noch CUVIER und ALBERS gaben sich die grösste Mühe, die Möglichkeit des Eindringens von Wasser aus dem Mund oder der Speiseröhre in die Nase zu zeigen, doch schon K. E. v. BAER wies überzeugend nach, dass dies anatomisch unmöglich sei, und SCORESBY u. A. machten die sichere Beobachtung, dass das, was die Wale aus ihrer Nasenöffnung hervorstossen, nicht Wasser, sondern die Ausathmungsluft sei, deren Wassergehalt zu Wasserdampf condensirt sei.

RAWITZ hat nun den Spritzsäcken sowie den übrigen kleinern Säcken der Nase in neuester Zeit eine andere Function zugewiesen. Er glaubt, dass während der Inspiration sich auch die Nasensäcke mit Luft füllen und dass diese in ihnen bleibe, wenn das Thier tauche. Nun stehe diese Luft mit der Lungenluft durch Pharynx, Larynx und Trachea hindurch in offener Communication, und der Druck, welchen das Wasser von aussen durch den Thorax auf die Lungen ausübe, pflanze sich deshalb bis in die Nasensäcke fort, welche dadurch polsterartig aufgebläht würden. So komme ein Gegendruck gegen die von oben her auf die Nase drückende Wassersäule zu Stande, welcher verhüte, dass das Wasser den Verschluss der Nase sprengt und in die Luftwege eindringt.

Das ist ja sehr schön gedacht, aber doch sehr unwahrscheinlich. Denn die Klappen und Lippen passen so genau auf einander, dass es sehr wahrscheinlich ist, dass sie auch beim Tauchen auf einander liegen bleiben und dadurch allein schon einen wasserdichten Verschlussapparat bilden. Die Klappen und Lippen sind ferner von so fester bindegewebiger Structur (Taf. 1, Fig. 1 c), dass es unmöglich ist, dass ein Wasserdruck, mag er auch gross sein, die Klappen und Lippen in die bei den Zahnwalen nur relativ kleine Apertura pyriformis hineintreibe, wodurch es ja allein möglich wäre, den Verschluss zu sprengen. In solchen nicht zu beweisenden Fragen ist es schon das Sicherste, das den Umständen nach Einfachste und daher Wahrscheinlichste anzunehmen. Und daher muss es denn bei der plausiblen und von KÜKENTHAL zuerst mit Schärfe hervorgehobenen Ansicht bleiben, dass die Nase der Zahnwale in Ermangelung einer Ringmusculatur beim Tauchen allein dadurch geschlossen werde, dass der Wasserdruck die Klappen und Lippen fest auf einander presst.

Den Nasensäcken oder Nasennebenhöhlen aber ist keine besondere Function zuzuschreiben, sie sind weiter nichts als die Reste eines sehr ausgedehnt angelegten Cavum nasi, welches zusammenfiel, weil es die zu seiner Entfaltung nothwendige knorplige und knöcherne Stütze nicht erhielt (vgl. Cap. „Umbau der Nase“).

#### 4. Die respiratorische Erweiterung der obern Luftwege bei den Zahnwalen.

Zur respiratorischen Erweiterung der obern Luftwege besitzt der Zahnwal denselben Muskelapparat wie das Landsäugethier, nur ist er bei erstem kräftiger entwickelt, weil ihm Aufgaben gestellt sind, welche ihn stärker in Anspruch nehmen. Dies soll in Folgendem untersucht werden:

Bei *Phocaena* sehen wir von der dorsalen Fläche des Gesichtschädels eine ganze Reihe von Muskeln radiär zum äussern Nasenloch emporziehen, von denen derjenige besonders stark ist, welcher in die vordere Klappe (Taf. 1, Fig. 1 unterhalb *b*) der Nase von der Seite her ausstrahlt. Diese Muskeln können nur die Aufgabe haben, die Nase zur Respiration zu öffnen und während derselben offen zu halten. Sie sind nach der Ansicht vieler Forscher den Nasenmuskeln der andern Säuger homolog. Ihre Function aber ist eine in jeder Beziehung erweiterte, denn sie werden von den Landsäugethieren nur gelegentlich benutzt, z. B. beim Wittern, bei Dyspnoë.

Die Glottis wird bei den Walen, wie bei allen Säugern, durch den *M. crico-arytaenoideus posticus* eröffnet und offen erhalten. Jedoch ist dieser Muskel bei *Phocaena* von ganz besonderer Stärke, denn er hat hier nicht nur die Glottis, sondern auch den Isthmus naso-pharyngeus zu öffnen und offen zu erhalten. Denn dieser ist durch den selbst in der Ruhe mächtig vorspringenden und die obere Kehlkopfapertur eng umschliessenden Ringwulst derartig verengert, dass er für die Respiration einer Erweiterung bedarf. Diese aber kommt durch die Abduction der Aryknorpel vermittels des genannten Muskels zu Stande, denn die Arytänoide liegen ja mit ihrer Spitze im Ringwulst.

Die Epiglottis aber, welche ja ebenfalls mit ihrer Spitze im Ringwulst steckt, muss bei der Erweiterung des Isthmus helfen, denn würden nur die Aryknorpel den Isthmus erweitern wollen, so würde er nicht genug erweitert werden, vielmehr nur einen Querspalt in der Breite der Aryknorpel vorstellen. Die Aryknorpel können aber allein durch die Epiglottis unterstützt werden, und zwar dadurch, dass dieselbe mit ihrer Spitze nach vorn resp. nach vorn und unten gezogen wird. Das geschieht durch den *M. hyo-epiglotticus*, der ebenfalls aussergewöhnlich stark entwickelt ist. Dabei macht die Epiglottis eine Drehung um die transversale Axe, genau so, wie sie beim Schlingact beschrieben wurde, nur nicht mit der Spitze nach hinten, sondern nach vorn, wodurch der Isthmus naso-pharyngeus dieselbe dreieckige Gestalt erhält wie die Glottis. Der mächtige Bundesgenosse dieses Muskels ist der *M. sterno-hyoideus*, der das Hyoid niederzieht und dadurch indirect dem *M. hyo-epiglotticus* die Epiglottis niederziehen hilft. Dieser Muskel ist bei *Phocaena* äusserst kräftig, so breit und so dick wie der *M. mylo-hyoideus* (cf. Taf. 1, Fig. 1 9; Textfigur S 2), mit welchem zusammen er die ganze ventrale Hälfte des Halses zwischen Unterkiefer und Sternum bedeckt. — Bei

den andern Säugethieren besteht dieselbe Einrichtung zum Niederziehen der Epiglottis, nur mit der Modification, dass der *M. hyo-epiglotticus* oft durch ein *Lig. hyo-epiglotticum* ersetzt wird. Die betreffenden Muskeln sind aber bei den andern Säugethieren sehr dünn, denn sie treten nur gelegentlich in Function, z. B. bei Dyspnoë.

### Schluss: Convergenzerscheinungen am Schädel anderer Säugethiere.

Bei der Durchsicht der Schädelammlung des Breslauer zoologischen Instituts fiel es mir auf, dass auch eine Anzahl anderer Säugethiere reducirte Exethmoide theils mit, theils ohne gleichzeitig gedrehtes Präsphenoïd besitzt, also beide oder eines der beiden Momente aufzuweisen hat, welchen die vordere Hälfte des Zahnwalschädels ihre starke Umgestaltung verdankt (vgl. Cap. „Umbau der Nase“ und „Das Präsphenoïd“).

Die Reduction der Exethmoide ist an der geringern Ausbildung der Siebbeinmuskeln zu erkennen, die kürzer, schmaler und weniger gewölbt sind. Sie lässt sich leicht durch einen Blick in die Apertura pyriformis oder in die Choanen auch ohne Zersägung des Schädels constatiren. — Mehr in die Augen fallend aber ist die Reduction, welche die Knochen der äussern Nase als Deckknochen der reducirten Exethmoide gleichzeitig erfahren haben. Diese Reduction tritt in zweierlei Weise in die Erscheinung, als Verschmälerung der hintern Hälfte des Nasenrückens und als Verkürzung der Nasenbeine:

1) Eine Verschmälerung der hintern Hälfte des Nasenrückens kann man annehmen, wenn diese Hälfte erheblich schmaler ist als die vordere, denn bei den übrigen Säugethieren — abgesehen von den Primaten, welche ich von dieser Erörterung ausschliesse — ist die hintere Hälfte etwa gerade so breit oder selbst breiter als die vordere Hälfte. Der Querdurchmesser der hintern Hälfte des Nasenrückens verhält sich nun zum Querdurchmesser der vordern Hälfte bei:

<i>Lutra</i>	= 1,3 : 2,5 cm = 1 : 1,9
<i>Trichechus</i>	= 5,8 : 11,2 „ = 1 : 1,9
<i>Manatus</i>	= 4,5 : 9,0 „ = 1 : 2,0
<i>Phoca</i>	= 1,1 : 6,1 „ = 1 : 5,5.

2) Verkürzung der Nasenbeine kann man annehmen, wenn die Apertura pyriformis, deren obern Rand ja die Nasenbeine bilden, stirnwärts gerückt ist und mehr nach aufwärts sieht. Hier-

mit ist gleichzeitig ein entsprechend weites Zusammentreten der aufsteigenden Aeste der Zwischenkiefer verbunden, so dass die Entfernung vom Alveolarrand zum untern Umfang der Apertura verlängert wird. Bei *Balaena* und *Halicore* ist diese Verlagerung der Apertura pyriformis in sehr starker Weise eingetreten, so dass die Apertur die hintere Hälfte des Nasenrückens einnimmt, welcher durch das Dazwischentreten der erstern jetzt nicht mehr verschmälert, sondern verbreitert erscheint. Bei *Halicore* sind dabei die Nasenbeine so stark verkürzt, dass sie nur noch in schwacher Andeutung vorhanden sind. An den übrigen Säugethierschädeln fehlte eine nachweisbare Reduction der Exethmoide.

Gleichzeitige Drehung im Präsphenoïd fand ich bei *Trichechus* angedeutet, bei *Phoca* und *Halicore* in derselben Weise ausgebildet wie bei den Zahnwalen. Bei den übrigen Säugethiern fehlte diese Drehung.

Ueber die Ursache, welche zur Reduction der Exethmoide führt, können wir Folgendes annehmen: Mit der Verkleinerung der Labyrinthoberfläche ist bei den genannten Thieren wahrscheinlich auch eine Verkleinerung der Endausbreitung des Olfactorius und daher des ganzen Riechapparats verbunden, doch fand ich hierüber keine Angaben. Indess ist uns ja bekannt, dass beim Zahnwal, abgesehen von ganz jungen Embryonen (KÜKENTHAL), der Olfactorius fehlt. Die Reduction des Olfactorius scheint mir aber das primäre Moment für die ganze Reduction der Exethmoide zu sein. Denn Säuger, welche im Wasser ihre Nahrung suchen, können in diesem Medium keinen Gebrauch von ihrem Geruchssinn beim Aufsuchen der Beute machen. Das ist ganz klar, weil die Nase dieser Thiere beim Tauchen geschlossen ist, bei den Walen durch den Druck des Wassers allein, bei den andern Wassersäugethiern theils hierdurch, theils aber wohl durch Muskelwirkung; beim Seehund wenigstens beobachtete ich, dass er seine Nase schliesst, bevor er taucht. Aber selbst wenn die Nasenlöcher nicht geschlossen wären, würden die Säugethiere im Wasser doch nicht riechen können, denn der adäquate Reiz für ihren Olfactorius sind Riechstoffe, die in der Luft, nicht aber, wie für den Olfactorius der Fische, Riechstoffe, welche im Wasser suspendirt sind. Mangelhafter Gebrauch oder Nichtgebrauch eines Sinnesorgans aber führt zu seiner Verkümmernng oder zu seinem Untergang. — Die Ursache für die Drehung im Präsphenoïd kennen wir nicht, doch gelangt jeden Falls, wie früher erörtert wurde, bei den Zahnwalen

durch dieselbe und durch die Reduction der Exethmoide die Apertura pyriformis auf die Höhe der Stirn, d. h. in diejenige Lage, welche für den Aufenthalt der Säugethiere im Wasser die bequemste ist, denn sie macht eine active Hebung der Schnauze zum Zweck der Respiration überflüssig. Da nun die Säugethiere, bei welchen die genannten beiden Veränderungen des Schädels in ausgesprochener Weise vorhanden sind, sämmtlich Wassersäugethiere, sei es temporäre, sei es stationäre, sind, sind wir berechtigt, diese Veränderungen des Schädels als Convergenzerscheinungen zu betrachten.

Gruppiren wir nun die untersuchten Wassersäugethiere nach dem Grade der Ausbildung dieser Convergenzerscheinungen, so erhalten wir etwa die aufsteigende Reihe: *Lutra*, *Manatus*, *Trichechus*, *Balaena*, *Phoca*, *Halicore*. *Halicore* steht also dem Zahnwal am nächsten, sowohl was die Verlagerung der Apertura pyriformis nach hinten, als auch was die Hebung derselben in ihrem hintern Theil anbelangt, trotzdem aber besteht noch ein gewaltiger Unterschied principieller Natur zwischen beiden: bei *Halicore* verläuft der Nasenboden wie bei allen andern Säugethieren noch parallel der Mundhöhle, beim Zahnwal aber hat er diesen Verlauf aufgegeben und steigt zur Stirn empor. Oder, entwicklungs-geschichtlich ausgedrückt: beim Zahnwal haben sich die reducirten Exethmoide auch gedreht — doch ist das gelegentlich des „Umbaues der Nase“ ja genügend erörtert worden.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) ALBERS, *Icones ad illustrandam anatonem comparatam*, Leipzig 1818.
- 2) v. BAER, Die Nase der Cetaceen, erläutert durch Untersuchung der Nase des Braunfisches (*Delphinus phocaena*), in: *Isis OKEN*, Jg. 1826, V. 2, Heft 8.
- 3) BERT, Sur la quantité de sang et d'oxygène contenue dans le corps d'un marsouin: comparaison avec le chien, in: *CR. Mém. Soc. Biol. Paris*, (6) V. 5, 1878.
- 4) BRONN, *Classen und Ordnungen des Thierreichs*, V. 6, Abth. 5, V. 1, Leipzig 1874—1900.
- 5) BUNGE, *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, Leipzig 1901.
- 6) CAMPER, PIERRE, *Observations anatomiques sur la structure intérieure et le squelette de plusieurs espèces de Cétacés*, Paris 1820.
- 7) COLIN, *Traité de physiologie comparée des animaux*, 2. Aufl., V. 1, Paris 1871.
- 8) CUVIER, G., *Vorlesungen über vergleichende Anatomie*, deutsch von MECKEL, Leipzig 1809.
- 9) DONDERS, Ueber den Mechanismus des Saugens, in: *Arch. ges. Physiol.*, V. 10, 1875.
- 10) DUBOIS, *Zur Morphologie des Larynx*, in: *Anat. Anz.*, Jg. 1886.
- 11) —, Capitel „Larynx“, in: WEBER, *Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen*, Jena 1886.
- 12) DURSÝ, *Die Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höhern Wirbelthiere*, mit Atlas, Tübingen 1869.
- 13) EINTHOVEN, *Physiologie des Rachens*, in: HEYMANN, *Handbuch der Laryngologie und Rhinologie*, V. 2, Wien 1899. (Gute Literaturzusammenstellung.)
- 14) ELLENBERGER u. BAUM, *Handbuch der vergl. Anatomie der Haus-thiere*, 9. Aufl., Berlin 1900.
- 15) ESCHRICHT, *Untersuchungen über die nordischen Wallthiere*, Leipzig 1849.
- 16) FALK, Ueber den Mechanismus der Schluckbewegung, in: *Arch. Anat. Physiol.*, Jg. 1880.
- 17) FLOWER, *Einleitung in die Osteologie der Säugethiere*, Leipzig 1888.
- 18) FÜRBRINGER, *Beitrag zur Kenntniss der Kehlkopfmusculatur*, Inaug.-Diss., Jena 1875.

- 19) GEGENBAUR, Die Epiglottis, vergl.-anatomische Studie, Leipzig 1872.
- 20) HOWES, Additional observations upon the intra-narial epiglottis, in: *J. Anat. Physiol.*, V. 23, 1889.
- 21) HUNTER, Observations on the structure and oeconomy of Whales, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, V. 77, 1787. Deutsch von JOH. GOTTL. SCHNEIDER, Leipzig 1797.
- 22) JACOBY, Ein Beitrag zur Kenntniss des menschlichen Primordialcraniums, in: *Arch. mikr. Anat.*, V. 44, 1895, daselbst Literatur.
- 23) JUNGKLAUS, Der Magen der Cetaceen, Inaug.-Diss., Jena 1897.
- 24) KÖRNER, OTTO, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Kehlkopfs der Säugethiere und des Menschen, in: *Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt Main*, V. 13, 1884.
- 25) KOLLMANN, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Jena 1898.
- 26) v. KOSTANECKI, Zur Morphologie der Tubengaumenmuskulatur, in: *Arch. Anat. Entw.*, Jg. 1891.
- 27) KRONECKER, Die Schluckbewegung (Zusammenfassung seiner und MELTZER'S Untersuchungen), in: *Deutsch. med. Wochenschr.*, besondere Beilage zu No. 16—21 u. 24.
- 28) KÜKENTHAL, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, in: *Jena. Denkschr.*, V. 3, 1893.
- 29) LANDOIS, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Wien 1889, 6. Aufl.
- 30) LOTHES, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Schlundkopfs vom Schwein, Inaug.-Diss., Erlangen 1890/91.
- 31) LUCAE, Die Robbe und die Otter in ihrem Knochen- und Muskelskelet, in: *Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt Main*, V. 8, 1872; V. 9, 1873—75.
- 32) v. LUSCHKA, Der Schlundkopf des Menschen, Tübingen 1868.
- 33) MACALISTER, On some points in the anatomy of *Globiocephalus svinéal*, in: *Proc. zool. Soc. London*, 1867.
- 34) MAYER, C., Ueber den Bau des Organs der Stimme bei dem Menschen, den Säugethieren und einigen grössern Vögeln (ausführlich bes. das Knorpelgerüst), in: *Verh. Leop.-Carol. Akad. Naturf.*, V. 15, Abth. 2, 1852.
- 35) MAYER, S., Die Bewegungen der Verdauungs-, Absonderungs- und Fortpflanzungsapparate, in: HERMANN, *Handbuch Physiol.*, V. 5, Theil 2, Leipzig 1881.
- 36) MECKEL, System der vergleichenden Anatomie, V. 6, Halle 1821.
- 37) v. MIHALKOVICS, Bau und Entwicklung der pneumatischen Gesichtshöhlen, in: *Verh. anat. Ges.* 10. Vers., 1896.
- 38) —, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen, in: HEYMANN, *Handbuch der Laryngologie und Rhinologie*, V. 3, Wien 1900.
- 39) MILNE-EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, Paris, V. 6, 1860; V. 12, 1876—77.

- 40) MUNK, Physiologie des Menschen und der Säugethiere, 6. Aufl., Berlin 1902.
- 41) MURIE, On the organization of the Caaing Whale, *Globiocephalus melas*, in: *Trans. zool. Soc. London*, V. 8, 1874.
- 42) OPPEL, Lehrbuch der vergl. mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere, V. 2, Jena 1897.
- 43) PASSAVANT, Ueber die Verschliessung des Schlundes beim Sprechen, in: *Arch. pathol. Anat.*, V. 46, 1869.
- 44) —, Wie kommt der Verschluss des Kehlkopfs des Menschen beim Schlucken zu Stande? *Ibid.* V. 104, 1886.
- 45) RAPP, Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt, Stuttgart u. Tübingen 1837.
- 46) RAWITZ, Die Anatomie des Kehlkopfs und der Nase von *Phocaena communis* CUV., in: *Internat. Monatsschr. Anat. Physiol.*, V. 17, 1900.
- 47) RÜCKERT, Der Pharynx als Sprach- und Schluckapparat eine vergl.-anatom. Studie, München 1882.
- 48) SPURGAT, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Thiere, in: SCHWALBE, *Morphol. Arb.*, V. 5, 1896.
- 49) STANNIUS, Beschreibung der Muskeln des Tümmers (*Delphinus phocaena*), in: *Arch. Anat. Physiol.*, Jg. 1849.
- 50) TOURTUAL, Neue Untersuchungen über den Bau des menschlichen Schlund- und Kehlkopfs mit vergl.-anat. Bemerkungen, Leipzig 1846.
- 51) VAN BENEDEN et GERVAIS, *Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles*, mit Atlas, Paris 1880.
- 52) WALDEYER, Beiträge zur normalen und vergleichenden Anatomie des Pharynx mit besonderer Beziehung auf den Schlingweg, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*, 1886.
- 53) WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 4. Aufl., Jena 1898.
- 54) ZUCKERKANDL, Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfs und der Luftröhre, in: HEYMANN, *Handbuch der Laryngologie und Rhinologie*, V. 1a u. 3a, Wien 1898.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 1.

Fig. 1. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf einer 125 cm langen *Phocaena*. Durch extreme Abduction des Zungenbeins (*t*) ist Mund und Rachen gleichzeitig ad maximum geöffnet, eine Stellung, wie sie beim Gähnen der Landsäuger besteht. Die Nähte sind nach einem jugendlichen Schädel eingezeichnet. 3 : 5.

- |  |   |
|--|---|
| <p><i>a</i> Aeussere Nasenöffnung („Spritzloch“)</p> <p><i>b</i> vordere untere Nasennebenhöhle der rechten Seite, durch Abweichen des Schnitts nach rechts mit geöffnet („Spritzsack“)</p> <p><i>c</i> festes Bindegewebe, die Weichteile der Nase umhüllend</p> <p><i>d</i> Septum nasi cartilagineum</p> <p><i>e</i> Intermaxillare</p> <p><i>f</i> Vomer</p> <p><i>g</i> Maxillare</p> <p><i>h</i> Palatinum</p> <p><i>i</i> Präsphenoïd mit Crista praesphenoidalis (<i>i</i><sup>1</sup>)</p> <p><i>k</i> Mesethmoid mit Lamina perpendicularis (<i>k</i><sup>1</sup>)</p> <p><i>l</i> Frontale</p> <p><i>m</i> Nasale</p> <p><i>n</i> Interparietale</p> <p><i>o</i> Supraoccipitale</p> <p><i>p</i> Basisoccipitale, an der Spitze ein Stückchen des Exoccipitale</p> <p><i>q</i> Atlas</p> <p><i>r</i> Basisphenoid</p> <p><i>s</i> Mandibulare</p> | <p><i>t</i> Hyoid</p> <p><i>u</i> (die punktirte Strecke:) knöchernes Nasen- und Rachenrohr</p> <p><i>v</i> Arcus palato-glossus</p> <p><i>w</i> Tonsilla palatina</p> <p><i>x</i> Frenulum linguae</p> <p><i>y</i> cavernöses Gewebe</p> <p><i>z</i> Choana (spuria)</p> <p><i>a'</i> Epiglottis</p> <p><i>b'</i> Arytänoid</p> <p><i>c'</i> Thyreoid</p> <p><i>d'</i> Cricoid</p> <p><i>e'</i> Glandula (lymphatica) laryngis</p> <p><i>f'</i> Plexus venosus laryngis</p> <p>1 M. genio-glossus</p> <p>2 M. genio-hyoideus</p> <p>3 M. mylo-hyoideus</p> <p>4 M. genio-epiglotticus</p> <p>5 M. glosso-epiglotticus</p> <p>6 M. hyo-glossus (Pars anterior)</p> <p>7 M. hyo-epiglotticus</p> <p>8 M. thyreo-hyoideus</p> <p>9 M. sterno-hyoideus</p> <p>10 M. sterno-thyreoides</p> <p>11 M. palato-glossus und M. hyoglossus (Pars posterior)</p> |
|--|---|

- |   |   |
|---|---|
| 12 <i>M. stylo-pharyngeus</i>                             | 17 <i>M. constrictor pharyngis inferior</i> |
| 13 <i>M. palato-pharyngeus</i> (Pars externa und interna) | 18 <i>M. longitudinalis oesophagi</i>       |
| 14 <i>M. arcus palato-pharyngei</i>                       | 19 <i>M. recti capitis</i>                  |
| 15 <i>M. palato-pharyngeus</i> (Pars externa)             | 20 <i>M. interarytaenoideus</i>             |
| 16 <i>M. salpingo-pharyngeus</i>                          | 21 <i>M. crico-arytaenoideus posticus</i>   |
|   | 22 Hautmuskel.                              |

Fig. 2. Der muskulöse Rachenschlauch einer 116 cm langen *Phocaena*, dorsal aufgeschnitten und aus einander geklappt. 3 : 5.

- a Dorsale Fläche des Cricoids
- b Arytanoide
- c hinteres Horn des Thyroids
- d Cricoid
- e Mündung der Ohrtrumpete
- f Periost des knöchernen Nasen- und Rachenrohrs
- g Spalt für das Septum obigen Rohrs
- 1 *M. pterygo-pharyngeus* seu *constrictor pharyngis superior*, *M. palato-pharyngeus* (Pars externa) und *M. thyreo-palatinus* zu einem gemeinsamen Muskel vereinigt
- 2 *M. salpingo-pharyngeus*
- 3 *M. levator veli* (Pars pharyngea)
- 4 *M. tensor veli* seu *dilatator tubae* (Pars pharyngea)
- 5 *M. palato-pharyngeus* (Pars interna)
- 6 *M. arcus palato-glossi*
- 7 *M. laryngo-pharyngeus* seu *constrictor pharyngis inferior*
- 8 *M. longitudinalis oesophagi*
- 9 Die Musculatur des Bodens des Sinus pyriformis
- 10 oberste Züge des *Levator veli*.

Fig. 3. Ansicht des vorigen Präparats von vorn.

- a Epiglottis
- b gebogene Vorderfläche des Thyroids.
- c Sinus pyriformis
- d Styloid, durchsägt
- e Hyoid, durchsägt
- f Mündung der Ohrtrumpete (sie selbst ist abgeschnitten)
- g Periost des knöchernen Nasen- und Rachenrohrs
- h Spalt für das Septum obigen Rohrs
- i Inscriptio tendinea
- 1 *M. stylo-pharyngeus*
- 2 *M. salpingo-pharyngeus*
- 3 *M. pterygo-pharyngeus* seu *constrictor pharyngis superior*, *M. palato-pharyngeus* (Pars externa) und *M. thyreo-palatinus* zu einem gemeinsamen Muskel vereinigt.
- 4 *M. longitudinalis oesophagi*
- 5 *M. hyo-epiglotticus*

6 durchschnittene Musculatur des Vestibularschlauchs (*M. genio-epiglotticus*, *M. glosso-epiglotticus*, *M. palato-glossus*, *M. hyo-glossus* [Pars posterior]).

Fig. 4. Oberer Theil des muskulösen Pharynxschlauchs, rechte Seite von innen gesehen, von demselben Thier. 3 : 5.

1 Orificium tubae pharyngeum

2 glatter, hoher Levatorwulst

3 Schleimhaut mit Gruben

4 Glatter, niedriger Salpingo-pharyngeus-Wulst

5 *M. levator veli* (Querschnitt)

6 *M. pterygo-pharyngeus seu constrictor pharyngis superior*, *M. palato-pharyngeus* (Pars externa) und *M. thyreo-palatinus* zu einem gemeinsamen Muskel vereinigt (Querschnitt)

7 *M. salpingo-pharyngeus* (Querschnitt).

---

#### Nachträgliche Bemerkung zu Seite 63.

Als am Schlusse meiner Untersuchung der Pharynxmuskeln die Nothwendigkeit sich ergab, auch den weit vom Pharynx abliegenden STANNIUS'schen *M. occipito-hyoideus* mit in den Bereich der Untersuchung zu ziehen, war derselbe an sämtlichen Präparaten bereits durchschnitten und verstümmelt. Als nun nach Fertigstellung dieser Arbeit mir noch ein weiteres Exemplar von *Phocaena* zugänglich wurde, nahm ich die Gelegenheit wahr, den Muskel genauer zu untersuchen, als es mir vorher möglich war: Der Muskel ist gut abgegrenzt und vollkommen selbständig. Er ist an dem 131 cm langen Thier bei abgezogenem Zungenbein 2,5—3,0 cm lang, 0,6—0,7 cm breit und 0,3 bis 0,4 cm dick, also gar nicht so unbedeutend in seiner Grösse. Er setzt sich nicht mehr, wie angegeben, am Basioccipitale an, sondern bereits am Proc. paramastoideus des Exoccipitale. Innervirt wird er vom N. facialis auf folgende Weise: Unmittelbar nachdem der Facialis durch die fibröse Kapsel der Bulla an der ventralen Oberfläche der Schädelbasis zu Tage getreten ist, giebt er an seiner Aussenfläche einen kleinen Ast ab, welcher sich sofort in mehrere Zweige pinselförmig auflöst. Einer von ihnen kreuzt den Facialis an seiner ventralen Fläche von aussen nach innen und senkt sich in den *M. occipito-hyoideus* an seiner hintern Kante nahe seiner Insertion am Proc. paramastoideus ein. Der Muskel ist also nicht der *M. constrictor medius pharyngis*, sondern wahrscheinlich, mit STANNIUS, der hintere Bauch des Biventer. Der *M. constrictor medius* aber fehlt demnach bei *Phocaena*.

---

# Die Augen der Wassersäugethiere.

Von

**August Pütter.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Hierzu Tafel 2—4 und 41 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

Einleitung, Material, Methode.

### Specieller Theil:

- I. Das Pinnipedierauge.
  1. *Macrorhinus leoninus*.
  2. *Phoca barbata*.
  3. *Phoca groenlandica*.
  4. *Phoca vitulina*.
  5. *Halichoerus gryphus*.
  6. *Odobenus rosmarus*.
  7. *Otaria jubata*.
  8. Vergleichung der Pinnipedieraugen.
- II. Das Sirenenauge.
  1. *Manatus latirostris*.
  2. *Manatus köllikeri*.
  3. *Halicornes dugong*.
  4. Vergleichung der Sirenenaugen.
- III. Das Mysticetenaug.
  1. *Balaenoptera rostrata*.
  2. *Balaenoptera physalus*.
  3. *Balaenoptera musculus*.
  4. *Megaptera boops*.
  5. *Balaena mysticetus*.
  6. Vergleichung der Bartenwalaugen.
- IV. Das Denticetenaug.
  1. *Delphinus sp.*
  2. *Phocaena communis*.

3. *Delphinapterus leucas*.
4. *Hyperoodon rostratus*.
5. Vergleichung der Zahnwahlaugen.

#### Anhang.

Ein neues Sinnesorgan im Auge der Denticeten.

#### Allgemeiner Theil.

- A. Die biologischen Bedingungen des Wasserlebens in Bezug auf das Auge.
- B. Der Bulbus oculi und Nervus opticus der Wassersäugethiere.
- C. Die Schutz- und Hülfapparate des Auges der Wassersäugethiere.
- D. Zur Phylogenie der Wassersäugethiere.
- E. Zusammenfassung.

Vergleichende Zusammenstellung der Hauptmerkmale der Augen der Pinnipedier, Mysticeten und Denticeten.

Tabellen der hauptsächlichsten Maasse und Verhältnisse der Augen der Wassersäugethiere.

Verzeichniss der Literatur.

Erklärung der Abbildungen.

### Einleitung.

Der Uebergang vom Leben auf dem Lande, in der Luft, zum Leben im Wasser hat bei den 4 Ordnungen der Säugethiere, bei denen er in mehr oder weniger vollständigem Maasse erfolgt ist, bei den Pinnepediern, Sirenen, Mysticeten und Denticeten eine Menge tief greifender baulicher Veränderungen zur Folge gehabt, die wir zum grossen Theil unter dem Gesichtspunkt der Anpassung an die veränderten äussern Lebensbedingungen betrachten können. Durch die allgemeinen Arbeiten von WEBER, GULDBERG und KÜKENTHAL sowie durch eine Reihe neuerer Specialarbeiten sind eine Fülle solcher Veränderungen in den verschiedensten Organsystemen constatirt und ist auf ihre specielle Bedeutung für das Leben im Wasser hingewiesen worden.

Im Folgenden soll der Versuch gemacht werden, aufzudecken, in welcher Weise das Auge, dieses fein empfindliche, hoch entwickelte Sinnesorgan sich an die für seine Function zum Theil recht ungünstigen Bedingungen des Wasserlebens angepasst hat.

Phylogenetisch betrachtet stellen die 4 Ordnungen der Wassersäugethiere vier Reihen dar, die von verschiedenen Stammformen

ausgehen und verschiedenen grosse Abänderungen beim mehr oder minder vollständigen Uebergang zum Wasserleben erfahren haben.

Am wenigsten sind die Pinnipedier abgeändert, deren ganze Organisation noch nahe Verwandtschaft mit den Carnivoren verrieth. Die Sirenen sind schon stärker verändert, doch lässt sich ihre Verwandtschaft mit den Ungulaten noch nachweisen. Die beiden Ordnungen der Cetaceen stellen die am stärksten veränderten Wassersäugethiere dar, die sich am frühesten an das Wasserleben gewöhnten und keine nähern Verwandten unter den landlebenden Säugethieren mehr haben. Nur so viel kann man sagen, dass die Gruppe der Denticeten die bei Weitem ältere von den beiden ist und von einer viel primitivern Ordnung von Landsäugethieren ihren Ursprung genommen hat als die der Mysticeten, deren Vorfahren unter höhern Säugethierformen zu suchen wären.

Vom biologischen Standpunkt aus lassen sich dagegen die vier Ordnungen als eine einzige biologische Reihe betrachten, in der die einzelnen Thiere nach dem Grade ihrer Anpassung an das Wasserleben auf einander folgen.

Am Anfang der Reihe stehen die Formen der Pinnipedier, die noch einen grossen Theil ihres Lebens auf dem Lande zubringen, wie *Otaria* oder *Macrorhinus*. Als das Ende der Reihe kann man den *Hyperoodon*, den Dögling, bezeichnen, der in dämmrigen Meerestiefen, mehrere Hundert, ja sogar 1000 m tief unter der Oberfläche seiner aus Cephalopoden bestehenden Nahrung nachgeht.

Zwischen diese Extreme reihen sich die meisten Angehörigen der 4 Ordnungen zwanglos ein. Als eine seitliche Abzweigung der Reihe erscheint, dem Bau seines Auges nach, das Walross, das in Anpassung an seine Lebensweise — es geht vorwiegend auf dem Meeresgrunde des Littorals seiner Nahrung nach — ein dem Walaug viel näher stehendes Auge erworben hat als irgend ein anderer Pinnipedier.

### Material.

Zur Untersuchung gelangte ein umfangreiches, überaus werthvolles Material, das mir grössten Theils von Herrn Prof. KÜKENTHAL zur Bearbeitung überlassen wurde. Weiteres seltenes Material verdanke ich den Herren Dr. F. RÖMER und Dr. F. SCHAUDINN, die mir die von ihnen auf der „Helgoland“-Expedition 1898 erbeuteten Säugethieraugen gütigst überliessen, und Herrn Prof. C. CHUN, der mir Augen von *Macrorhinus leoninus*, die ersten dieser Art, die zur Untersuchung

gelangten, mit grosser Liebenswürdigkeit zur Verfügung stellte. Die Augen waren von der Deutschen Tiefsee-Expedition auf den Keruelen erbeutet.

### Methode.

Ueber die angewandten Untersuchungsmethoden kann ich, so weit sie Präparation und mikroskopische Untersuchung betreffen, hinweggehen; es wurden nur die gebräuchlichen Methoden angewandt. Dagegen scheinen mir einige Worte der Rechtfertigung am Platz über den ausgedehnten Gebrauch, den ich von zahlenmässigen Angaben gemacht habe.

Der Grund für die ausgedehnte Anwendung der Zahlen war zunächst der, leichter und sicherer vergleichbare Werte zu gewinnen als dies bei blosser verbaler Beschreibung möglich ist. Das Bedürfniss nach so genauer, zahlenmässiger Vergleichung war bei dieser Arbeit besonders deshalb dringend, weil einander nahe stehende Formen untersucht wurden, bei denen es galt, die specifischen Unterschiede scharf zum Ausdruck zu bringen. Ausserdem aber ist gerade das Auge für die Anwendung zahlenmässiger Betrachtung besonders geeignet.

Die Retinaflächen wurden nach der bekannten Formel für die Kugelcalotte  $= 2 r \pi h$  berechnet, so weit es sich um annähernd kugelige Augen handelte. Die unregelmässige Gestalt der Walaugen liess aber eine solche Schematisirung als zu wenig genau erscheinen, und auf meine Bitte hatte mein Freund cand. phil. AUGUST LERCH die Güte, mir die betreffenden Werthe genauer, mit Hülfe höherer Analysis, zu berechnen, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche.

Besondere Erörterung verdient die Berechnung der Zahl der Opticusfasern. Es wurde hier einfach die Fläche des einzelnen Faserquerschnitts zur Fläche des Opticusquerschnitts in Proportion gesetzt. Hier kommt sogleich ein Fehler in die Rechnung: die runden Nervenfasern können den cylindrischen Raum des Opticus nicht vollständig ausfüllen, es müssen zwischen ihnen Zwischenräume bleiben. Dieser Fehler ist aber für die Verhältnisse der Resultate ohne Belang, da er in allen Berechnungen gleichmässig steckt, auch wird seine absolute Grösse dadurch verringert, dass die Fasern nicht genau rund, sondern vielmehr oft polygonal sind und so doch den ganzen oder fast den ganzen Raum ausnutzen.

Gefährlicher erscheint ein Fehler, der nicht gleichmässig in alle Rechnungen eingeht. Bei der Berechnung der Zahl der Opticusfasern

ist nämlich davon abgesehen, dass die bindegewebigen Septa den Inhalt des Opticus, der mit Nervenfasern ausgefüllt werden kann, verkleinern. Wären die Septa überall gleich stark, so würde bei der Vergleichung der Resultate der Fehler ebenso wenig in Betracht kommen wie der erste. Die Septa sind aber bei den Walen und dem Walross viel stärker als bei den Pinnipediern. Die Folge ist, dass für die Wale stets eine zu grosse Anzahl Nervenfasern berechnet werden wird. Wenn wir nun trotzdem auf so geringe Zahlen für die Opticusfasern der Wale kommen, wie dies unten gezeigt werden soll, so können unsere darauf gegründeten Schlüsse durch den Fehler der Rechnung nicht umgestossen werden. Im Gegentheil, könnten wir den Fehler eliminiren, so würden wir noch geringere Werthe erhalten, die für unsere Schlüsse noch erheblich günstiger wären. Die absoluten Zahlen sind also sehr ungenau, die Verhältnisse aber, auf die es hier allein ankommt, werden durch die Fehler nicht oder sogar in einer für die Schlüsse ungünstigen Weise verändert; wenn diese dann doch noch mit aller wünschenswerthen Schärfe ableitbar sind, so müssen sie für richtigere Berechnungen erst recht gelten.

### Specieller Theil.

## I. Das Pinnipediauge.

Die bisher bekannten Thatsachen aus der Anatomie des Pinnipediauges sind vorwiegend am Auge von *Phoca vitulina* L. studirt. Meist fehlen nähere Speciesangaben, doch handelt es sich wohl stets um diese häufigste Species.

1825 giebt F. ROSENTHAL (3) eine Beschreibung der makroskopischen Verhältnisse des Seehundsauges. Genauer ist die Schilderung, welche 1838 ESCHRICHT (7) entwirft und in der besonders das Corpus ciliare eine gute Darstellung findet. LEUCKART (31) fügt in seiner „Organologie“ keine neuen Thatsachen zu den bekannten hinzu, er benutzt wesentlich ESCHRICHT. In neuerer Zeit sind in vergleichend-anatomischen Arbeiten hie und da einzelne Theile des Seehundsauges Gegenstand der Darstellung geworden. So beschreibt DENNISSENKO (39, p. 414) die äussere Körnerschicht, DOSTOIEWSKY (51) das Corpus ciliare und die Iris, HANS VIRCHOW (50, p. 448) die Form der Ciliarfortsätze und CHIEVITZ (65, p. 171; 72, p. 326) die Area centralis retinae. So weit die Angaben dieser Arbeiten meine

Untersuchungen ergänzen, werden sie im Folgenden mitgeteilt werden, ich glaubte aber nicht auf eine ausführliche Beschreibung des Seehunds Auges verzichten zu sollen, da die Punkte, auf welche bei Untersuchung der übrigen Pinnipedieraugen besonderer Werth gelegt wurde, in der Literatur nicht die Berücksichtigung gefunden haben, welche für eine Vergleichung erwünscht erschien.

Von weitem Arbeiten über Pinnipedieraugen ist noch JAMES MURIE's (25) Beschreibung des Auges von *Otaria jubata* zu erwähnen, die aber sehr lückenhaft ist, und einige Bemerkungen von RAPP (6) über das Auge von *Cystophora borealis*.

An physiologischer Literatur ist eigentlich nur JOHNSON's (83) Arbeit über die Refraktionsverhältnisse und das Sehen der Seehunde zu nennen, der neuerdings (120) auch Angaben über den Augengrund, die Retinagesäße u. s. w. gemacht hat.

### 1. *Macrorhinus leoninus* [GRAY].

Weibchen von 3—3,25 m Länge. In Formol conservirt von der Deutschen Tiefsee-Expedition, am 28./12. 1898 auf Kerguelen. (Fig. A u. B, Taf. 4, Fig. 15 u. 19.)

Der Bulbus hat etwa die Form eines Rotationsellipsoids, die Länge seiner Axe beträgt 55,7 mm, die des Verticaldurchmessers übertrifft mit 65,5 mm Länge den Horizontaldurchmesser, der nur 63,3 mm misst, ein wenig. Die Aequatorialebene des Bulbus liegt 23 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden. Der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, ist ziemlich bedeutend, der Cornealdurchmesser verhält sich zum Scleradurchmesser wie 1 : 1,48. Das Volumen des Bulbus beträgt nach Abzug des Volumens des Opticusstumpfs und kleiner Gewebsreste 110 ccm.

Die Cornea ist umgeben von einem 0,8 mm breiten schwarzen Pigmentring, an den sich eine 3—4 mm breite Zone anschliesst, die gleichfalls schwärzlich pigmentirt ist, doch nicht so stark wie der erwähnte Ring. Der Cornealbogen misst 90°, der Krümmungsradius beträgt 30,77 mm. Der Verticaldurchmesser ist etwas länger als der Horizontaldurchmesser, ersterer beträgt 44 mm, letzterer nur 43 mm. Der Scheitel der Hornhaut liegt 9 mm über der Fläche des Cornealrandes. Die Dicke ist durchweg gering, sie schwankt zwischen 0,255 und 0,425 mm, wovon nur 36  $\mu$  auf das Hornhautepithel entfallen. Die tiefen Schichten dieses Epithels bestehen aus polygonalen Zellen,

es sind ihrer 2—3; eine eigentliche Cylinderzellenschicht in der Tiefe fehlt. Auf diese Zellschicht folgt unmittelbar die stark „verhornte“ oberflächliche Hornhautschicht. Die lebenden Zellen bilden

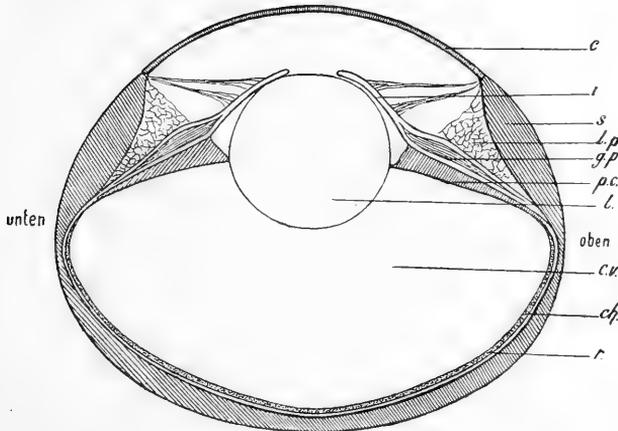


Fig. A. *Macrorhinus leoninus*, Verticalschnitt, natürliche Grösse. Buchstabenklärung s. am Schluss.

eine 20  $\mu$  dicke Schicht, denen die verhornte Schicht in 16  $\mu$  Dicke aufliegt. Elastica anterior und posterior fehlen, die Cornea propria besteht aus feinen, dicht gelagerten Lamellen, die sich vielfach unter spitzem Winkel verflechten. Die Anzahl der über einander liegenden Lamellen ist etwa 30. Die Lymphspalten sind zahlreich und sehr eng. Am Limbus corneae gehen die Corneallamellen ohne wahrnehmbare morphologische Veränderung in die Sclerallamellen über. Die Grenze von Cornea und Sclera wird da angenommen, wo das Epithel anfängt Pigment zu führen. Dieses tritt zuerst in der „verhornten“ Schicht auf, dann auch in den tiefern und erfüllt endlich die tiefste, hier in der Conjunctiva deutlich als solche hervortretende Schicht vollständig. Die Conjunctiva sclerae greift mit einer Anzahl unregelmässiger Zacken in das subconjunctivale Bindegewebe ein. In der Sclera findet sich am Limbus corneae Pigment in geringen Mengen.

Der Hauptunterschied des Scleralgewebes gegenüber der Cornea besteht aber in dem Auftreten circular verlaufender Faserbündel, die unmittelbar hinter dem Limbus corneae in grosser Anzahl und Stärke auftreten. Die meridionalen Lamellen verlaufen zum grossen Theil an der Aussenfläche der Sclera, ein kleinerer Theil fasert sich auf und

zieht zwischen den circulären Bündeln weiter, so dass eine Verflechtung beider entsteht. Dicht hinter dem Limbus corneae liegen in der Sclera eine Anzahl von Gefässen; das grösste von ihnen ist eine circular verlaufende Vene, die nahe der Innenfläche der Sclera in den circulären Scleralbündeln verläuft. Ihr Lumen misst in meridionaler Richtung  $100 \mu$ , in radialer  $50 \mu$ . Ihrer Lage, dicht hinter dem Limbus corneae, nach zu urtheilen, entspricht sie dem Sinus venosus Schlemmi.

Die Sclera ist im Aequator am dünnsten, nur  $0,4 \text{ mm}$  dick, und besteht hier nur aus meridional verlaufenden Faserzügen. Von hier aus verdickt sie sich am stärksten nach vorn, wo sie in einer Entfernung von  $6 \text{ mm}$  vom Cornealrand ihre grösste Dicke,  $4,5 \text{ mm}$ , erreicht. Die Verdickung kommt dadurch zu Stande, dass sich den meridionalen Bündeln auf der Innenseite starke circuläre Bündel anlagern, zwischen denen nur wenige meridionale Fasern verlaufen. Zum Cornealrand hin verdünnt sich die Sclera rasch. Nach hinten ist die Dickenzunahme nicht so bedeutend wie nach vorn, auch geht sie langsamer vor sich. Die dickste Stelle des Augengrundes liegt  $17 \text{ mm}$  vom Opticuseintritt entfernt und ist  $3,4 \text{ mm}$  dick; von hier aus nimmt zum Opticuseintritt die Dicke wieder bis auf  $1,6 \text{ mm}$  ab.

Das Tapetum lucidum erfüllt den ganzen Augengrund, seine Farbe ist ein stumpfes, glanzloses Graublau. Nasal, temporal und oben reicht es bis unmittelbar an die Ciliarfortsätze heran, unten aber bleibt es  $7,3 \text{ mm}$  von denselben entfernt.

Die Gesamtdicke der Chorioidea beträgt im Augengrund  $140 \mu$ , ausschliesslich der Lamina suprachorioidea. Auf diese folgt nach innen die Lamina vasculosa mit  $90 \mu$  Dicke. Sie besteht aus grossen, meridional verlaufenden Gefässen, die in einer einfachen Schicht angeordnet sind, aber nicht sehr dicht liegen, sondern häufig durch erhebliche Zwischenräume, es wurden solche von  $0,66 \text{ mm}$  gemessen, von einander getrennt sind. Zwischen den grossen Gefässen und nach innen von ihnen liegen kleinere Gefässe. Das Bindegewebe ist in der Gefässchicht reichlich entwickelt und enthält zahlreiche Pigmentzellen. Die Gefässe werden, wie man auf meridionalen Schnitten besonders deutlich sieht, von meridional verlaufenden Bündeln glatter Muskelfasern begleitet, die alle zum System des Tensor chorioideae gehören. Nach innen von der Lamina vasculosa liegt eine Schicht pigmentirtes Bindegewebe von  $20 \mu$  Dicke. Die Bindegewebszellen liegen dicht an einander, zu Schichten geordnet. Die Form der Zellen, die da, wo sie zerstreut liegen, spindelförmig ist, wird in diesen

Schichten rechteckig. Es liegen etwa 3 Zellenschichten dieser Art übereinander. Mit dieser *Lamina pigmenti chorioidea* hat grosse Aehnlichkeit im Bau das nach innen direct an sie grenzende *Tapetum lucidum*. Das *Tapetum* ist  $30\ \mu$  dick und besteht aus etwa 5 Zellschichten. Die Zellen liegen dichter als in der *Lamina pigmenti* und sind frei von Pigment. Ihre Form ist rechteckig. Die Länge beträgt etwa  $40\ \mu$ , die Dicke  $4\ \mu$ . Die Kerne sind längs oval und etwa  $8\ \mu$  lang. Das *Tapetum* wird nur von Capillaren, von  $4\ \mu$  Dicke, mit zarten, aus einer einfachen Endothellage bestehenden Wandungen, durchbohrt. Diese Capillaren, die in grosser Anzahl senkrecht durch das *Tapetum* hindurchtreten, breiten sich an seiner Innenfläche zu der *Choriocapillaris* aus.

In den peripheren Theilen der *Chorioidea*, in denen das *Tapetum* fehlt, beträgt ihre Dicke  $110\ \mu$ , sie ist also nur um die Dicke des *Tapetum* ( $30\ \mu$ ) verdünnt, im Uebrigen zeigt sie den gleichen Bau.

Den Gefässen der *Chorioidea* dienen als Abflusswege 6 *Venae vorticosae*, die in der äquatorialen Verdünnung der *Sclera* durch diese hindurchtreten und, oberflächlich in sie eingebettet, meridional nach hinten verlaufen bis zu einer Entfernung von 18 mm vom hintern Augenpol, wo sie die *Sclera* gänzlich verlassen. Ihre Vertheilung ist aus Textfig. B zu ersehen. Die beiden *Venae vorticosae externae* entstehen erst 12 mm hinter dem Aequator durch Vereinigung je zweier kleinerer Venen. Am stärksten sind die *Venae internae* (*superior* und *inferior*), die 1,9 mm breit sind, am schwächsten die *Vena superior* und *inferior*, die nur 0,9 mm dick sind. Die *Venae externae* stehen mit 1,2 mm Dicke zwischen diesen beiden.

Entfernt man an dem Auge von *Macrorhinus* die *Cornea*, so erblickt man etwa in der Mitte des Kreises von 43—44 mm Durchmesser die kleine ovale Pupille, die 10,2 mm lang und nur 2,8 mm breit ist, die *Iris* scheint oben eine Breite von 19,8 mm, unten 17,5 mm, nasal 17,9 mm und temporal 14,9 mm zu haben, ihre Farbe ist dunkelbraun. Diese enorme Breite der *Iris* wird aber nur vorgetäuscht durch die ganz ungewöhnliche Entwicklung des vordern *Uvealtractus*, von dem der schematische Verticalschnitt des *Bulbus* Fig. A eine Vorstellung giebt.

Das *Ligamentum pectinatum* (Fig. A l. p) hat eine ganz enorme Ausdehnung. Es beginnt am *Cornealrand* und reicht von hier 10,2 mm weit nach hinten; erst hier tritt das *Corpus ciliare*, das nicht viel weiter nach hinten seine Grenze gegen die *Chorioidea* findet, dicht an die *Sclera* heran, von ihr nur noch getrennt durch die

*Lamina suprachorioidea.* Vom Cornealrand aus zieht eine Schicht radiärer Fasern zur Iris, an der sie sich, nur 2,8 mm vom Pupillarrand entfernt, mit einer kleinen Verdickung ansetzt. Die einzelnen Fasern stehen besonders in den peripheren Theilen durch schräge Verbindungsfäden in Zusammenhang, so dass hier ein feines Netz solcher Fäden entsteht. Ein zweites System von Faserzügen setzt 8 mm vom Pupillarrand der Iris an. Endlich beginnt, 15 mm vom Pupillarrand entfernt, ein dichtes Maschenwerk von Bindegewebszügen, das eigentliche Ligamentum pectinatum. Am Cornealrand ist das Ligament 4 mm breit, von da an verdünnt es sich nach hinten. Sein Querschnitt ist dreieckig. Die zahlreichen Bindegewebszüge, die das Geflecht des Ligamentum pectinatum bilden, enthalten Blutgefäße, die dieselben der Länge nach durchziehen. In einer Faser von 58  $\mu$  Dicke lag ein Gefäss von 30  $\mu$  Dicke. Auf Querschnitten konnten ovale Gefäße von 30  $\mu$  Dicke und 70  $\mu$  Breite sowie andere kleinere runde von 20  $\mu$  Durchmesser nachgewiesen werden. Durch diese besondere Entwicklung des Ligamentum pectinatum erhalten das Corpus ciliare und die Iris eine sehr eigenthümliche Stellung, sie bilden keinen Winkel mit einander, sondern liegen beide in der Fläche eines Kegelmantels, dessen Axe mit der Augenaxe zusammenfällt und mit der Seite, welche durch die Richtung von Iris und Ciliarkörper bestimmt ist, einen Winkel von 70° bildet. Bei den meisten Thieren steht die Fläche der Iris annähernd senkrecht auf der Augenaxe, die des Ciliarkörpers dagegen bildet einen sehr spitzen Winkel mit ihr. Das Corpus ciliare erhält eine bedeutende Festigkeit durch eine Grundplatte aus straffem, fast sehnig erscheinendem Bindegewebe (Fig. A *g.p.*). Die Grundplatte beginnt da, wo das Corpus ciliare sich von dem Contact mit der Sclera löst, und verdickt sich von hier an bis zu einer Entfernung von 5 mm vom vordern Ende der Platte. Hier erreicht sie ihre grösste Dicke mit 2,2 mm, dann aber verdünnt sie sich rasch und endet spitz auslaufend. Ihre Gesamtbreite beträgt 16—17 mm. Ihr vorderes Ende kann man, in Ermangelung einer scharfen Begrenzung, als die Grenze der Iris ansehen, die von hier bis zum Pupillarrand noch etwa 9 mm breit ist.

In der Iris ist die Musculatur sehr stark entwickelt. Der Sphincter iridis hat seine dickste Stelle am peripheren Irisrand, in directem Anschluss an die Grundplatte des Ciliarkörpers, er ist hier 300  $\mu$  dick. Dann nimmt er sehr rasch an Stärke ab; 1,45 mm vom Rand entfernt, hört er auf eine Strecke weit überhaupt als zusammenhängender Muskel auf, dann aber ist er fast im ganzen Verlauf der Iris zu verfolgen, aller-

dings selten als zusammenhängender Muskel von 40—80  $\mu$  Dicke, meist völlig verflochten mit den Bündeln des Dilator iridis, der hier im pupillaren Theil der Iris viel stärker entwickelt ist als der Sphincter. Am peripheren Irisrande beginnt er als eine 30  $\mu$  dicke Muskellage. Dilator wie Sphincter greifen über das als Grenze der Iris angenommene Ende der Grundplatte des Corpus ciliare peripher hinaus, am wenigsten der Sphincter; er reicht mit einigen Bündeln bis 0,85 mm weit in den Bereich der Grundplatte hinein und liegt ihrer vitrealen Fläche an. Erheblich weiter aber erstreckt sich der Dilator in das Corpus ciliare hinein, er endet erst 5 mm hinter dem Ende des Sphincter, also 5,85 mm von der angenommenen Irisgrenze entfernt. Seine Dicke beträgt zuerst 40  $\mu$ , dann wird er, an der Rückseite der Grundplatte nach hinten verlaufend, dicker und erreicht nahe an seinem peripheren Ende das Maximum seiner Dicke mit 140  $\mu$ . Wollte man die Irisgrenze erst hier, wo die Irismusculatur aufhört, ziehen, so würde ein beträchtliches Stück des Ciliarkörpers zur Iris gerechnet werden. Es ist eben bei *Macrorhinus* keine scharfe Grenze zwischen Iris und Ciliarkörper zu ziehen, die oben angenommene ist auch willkürlich, hat aber den Vortheil, dass sie leicht festzustellen ist. — Wegen der vollständigen Verflechtung mit dem Sphincter ist die Dicke des Dilators, die gegen den Pupillarrand der Iris erheblich zunimmt, nicht immer feststellbar. An Stellen, an denen eine Trennung der beiden Muskeln möglich ist, misst er 100—120  $\mu$ . Diese Dicke weist er auch am Pupillarrand auf, in dessen Nähe er fast die ganze Dicke der Iris einnimmt, nur von wenigen Sphincterbündeln durchflochten. Gegenüber der mächtigen Entwicklung der Irismusculatur tritt die der Gefäße sehr zurück. Im ganzen pupillaren Theil der Iris bis zu einer Entfernung von 2,55 mm vom Pupillarrand fehlen Gefäße ganz, von da bis zum ciliaren Rande liegen sie als einfache Schicht von etwa 140  $\mu$  Dicke der camerale Fläche der Muskeln auf. Das Endothel, das die Vorderfläche der Iris bedeckt, ist völlig pigmentirt; ebenso die Pars iridica retinae, in der keinerlei Zellgrenzen, also auch nicht die Theilung in die beiden Blätter zu erkennen ist. Das Bindegewebe der Iris, das eigentliche Stroma, ist nur schwach entwickelt, es wird durch die Musculatur gänzlich zurückgedrängt. Es besteht vorwiegend aus Zellen mit nur wenig Zwischensubstanz, die Zellen, die spindel- oder sternförmig gestaltet sind, sind völlig schwarz pigmentirt.

Die Grundplatte des Corpus ciliare hat an der Iriswurzel eine der Sclera nicht unähnliche Structur, ihre dicken, festen Faserbündel sind circular angeordnet, zwischen ihnen liegen

reichlich pigmentirte Bindegewebszellen. Im Bereich der Ciliarfortsätze wird das Gewebe lockerer, Gefässe und Muskeln treten zwischen den Bindegewebsbündeln auf.

Von der Grundplatte erheben sich als dünne Blätter die Ciliarfortsätze. Es sind ihrer 100. Sie haben die Form von rechtwinkligen Dreiecken, mit einer Kathete entspringen sie am Ciliarkörper in einer durchschnittlichen Länge von 16,4 mm, die andere Kathete bildet den freien Rand, der sich senkrecht erhebt, so dass seine Länge, 4,2 mm, zugleich die Höhe des Fortsatzes ist. Die Kante der Processus ciliares, die Hypotenuse des Dreiecks, ist im Mittel 17 mm lang.

Die Dicke der Fortsätze beträgt nur  $85 \mu$  (Taf. 4, Fig. 15). An ihrem Ursprung am Corpus ciliare verbreitern sie sich, so dass ihre Basis  $510 \mu$  breit ist. Die First ist, was schon makroskopisch zu erkennen ist, wulstförmig verdickt. Sie ist etwa  $380 \mu$  dick und mit einer Anzahl kleiner Falten besetzt. Der gegenseitige Abstand der Ciliarfortsätze beträgt vorn, am Irisrand, 0,6 mm, hinten wächst er auf 1,4 mm an. Das Stroma der Processus enthält reichlich Gefässe. Das grösste füllt den Randwulst zum grossen Theil aus und misst im Lumen bei  $220 \mu$  Breite  $140 \mu$  in der Dicke. Auch die Fältchen am Rande enthalten feine Gefässe, doch überwiegen im Ganzen die Gefässe das Bindegewebe nicht sehr bedeutend. Im Bindegewebe liegen zerstreut pigmentirte Zellen. Das Pigmentepithel der Ciliarfortsätze lässt keine Details erkennen, es enthält dunkelbraunes Pigment und ist  $16 \mu$  dick. Das Epithel der Ciliarfortsätze ist am Rande am höchsten,  $20 \mu$  hoch. Die Zellen sind  $10 \mu$  breit, haben also Cylinderform und enthalten grosse ovale Kerne von  $6 \mu$  Breite bei  $10 \mu$  Länge. Auf der Fläche der Fortsätze ist das Epithel annähernd ein Würfelepitheel, es ist  $14 \mu$  hoch, die Zellen sind  $12 \mu$  breit und enthalten an ihrem Grunde kuglige Kerne.

Auffallend ist der Unterschied in dem Verhältniss der Grösse des Kerns zu der der Zelle. Die Cylinderzellen am Rande der Ciliarfortsätze haben etwa dasselbe Volumen wie die fast cubischen Zellen auf der Fläche, beide etwa gleich  $2000 \mu^3$ . Die Kerne dagegen sind sehr verschieden gross. Das Volumen der ovalen Kerne der Cylinderzellen, die übrigens wegen ihrer ellipsoidischen Gestalt auch eine relativ grössere Oberfläche haben als die kugligen Kerne der Würfelzellen, verhält sich zum Volumen der Cylinderzellen wie 1 : 7,4, dagegen verhalten sich die Kerne der Würfelzellen zu dem Volumen derselben wie 1 : 17,4.

Die Musculatur des Corpus ciliare besteht aus circular und meridional verlaufenden Fasern. Es erscheint zweckmässig, für diese beiden Systeme von Muskelfasern zwei verschiedene Namen einzuführen, und es sollen deshalb in allen folgenden Einzelbeschreibungen die circulären Bündel als *Musculus ciliaris*, die meridionalen dagegen als *Musculus tensor chorioideae* bezeichnet werden.

Der *Musculus ciliaris* ist ziemlich schwach ausgebildet, er besteht aus getrennt verlaufenden Bündeln, deren grösstes, bei einer Breite von  $255 \mu$  in meridionaler Richtung,  $85 \mu$  dick ist. Die übrigen Bündel, deren eine ganze Anzahl vorhanden ist, sind viel kleiner.

Der *Musculus tensor chorioideae* ist stärker als der Ciliar-muskel entwickelt, er besteht aus einigen starken Muskelbündeln von  $130-170 \mu$  Dicke bei rundem Querschnitt und kleinern Bündeln von etwa  $30 \mu$  Dicke, die zwischen ihnen liegen. Die Entfernung der starken Bündel ist ziemlich bedeutend,  $3-4 \text{ mm}$ , was für den ganzen Umfang des Corpus ciliare etwa 30 Bündel ergeben würde. Der Tensor liegt an der äussern (scleralen) Fläche des Corpus ciliare, der *Musculus ciliaris* dagegen stets nach innen von ihm. Dass der Tensor seine Fortsetzung in meridionalen Faserbündeln findet, die die Chorioidealfässe begleiten, wurde schon oben erwähnt. Es ist also auch hier das F. E. SCHULZE'sche Netz vorhanden. In den Thälern zwischen den Ciliarfortsätzen und an diesen selbst in ihren untern Theilen sieht man sehr deutlich aus dem Epithel, als Ausläufer der Zellen, die Fasern der *Zonula ciliaris* entstehen. Sie entspringen als ungemein feine Fäserchen, die ein Maschenwerk bilden und, indem sie sich zu stärkern Fasern vereinigen, die *Zonulafasern* bilden.

Das Aussenblatt der Retina erscheint als eine Lage ganz flacher Zellen, ihre Höhe beträgt  $4-6 \mu$ , die Länge  $30 \mu$ . Sie enthalten kleine, runde Kerne, die in der Mitte der Zellen liegen und etwa  $4 \mu$  Durchmesser haben. Die Zellen sind im Querschnitt spindelförmig, nach beiden Seiten spitz zulaufend. In den Theilen der Chorioidea, denen das Tapetum fehlt, ist das Aussenblatt stärker entwickelt. Die Zellen sind fast cubisch, die Höhe beträgt  $14 \mu$ , die runden Kerne, die in der Mitte der Zellen liegen, haben  $6 \mu$  Durchmesser, die Länge der Zellen beträgt  $20 \mu$ .

Auch hier ist ein auffallender Unterschied des Kernvolumens zum Zellvolumen in den beiden Regionen vorhanden. Während im Bereich des Tapetums das Verhältniss des Kerns zur Zelle  $1:66$  beträgt, der Kern also nur einen sehr geringen Theil des Zellvolumens bildet, beträgt das Verhältniss in den peripheren Theilen, wo das Tapetum fehlt,  $1:19$ . Das

Volumen der einzelnen Zellen ist in beiden Regionen ungefähr das gleiche, 2100—2250  $\mu^3$ ; die Raumausnutzung ist also in den peripheren Theilen erheblich besser, es könnten von den hier vorkommenden Zellen 2500 auf 1 qmm Platz finden, von den Plattenzellen dagegen nur 1100, diese bedecken also mit geringer Masse lebendiger Substanz eine grosse Fläche.

Eine *Ora serrata* ist nicht vorhanden, sondern die Retina geht unmittelbar am hintern Rande der *Processus ciliares* in einer glatten Linie in das Epithel derselben über. In allen folgenden Beschreibungen wird diese Grenzlinie als *Linea terminalis retinae* bezeichnet werden.

In der *Pars optica retinae* (Taf. 4, Fig. 19) ist die Netzhaut 280  $\mu$  dick. Die Stäbchenschicht ist 70  $\mu$  dick, ihr Zustand gestattet nicht mehr, sicher festzustellen, ob Zapfen vorhanden sind oder nicht, es wurde jeden Falls nichts bemerkt, was auf ihr Vorhandensein hätte schliessen lassen. Die Dicke der Stäbchen ist mit 3—4  $\mu$  wohl eher zu hoch als zu gering angegeben. In der Abbildung, Taf. 4, Fig. 19, ist der schlechte Zustand der Stäbchen durch Reihen von Körnchen angedeutet. Ihre Anzahl in der ganzen Retina ergibt sich dann zu 600—800 Millionen. Die äussere Körnerschicht ist 100  $\mu$  dick, sie besteht aus etwa 25 über einander liegenden Schichten von Zellen. Die Kerne sind kugelförmig und haben 4  $\mu$  Durchmesser. Die äussere reticuläre Schicht ist 20  $\mu$  dick. Die innere Körnerschicht besteht aus 3—4 Zellschichten und ist 30  $\mu$  dick. Die Kerne sind kugelförmig und grösser als die der äusseren Körnerschicht, sie messen 6—8  $\mu$  im Durchmesser. Die innere reticuläre Schicht ist 30  $\mu$  dick, auf sie folgt das *Ganglion nervi optici* mit gleichfalls 30  $\mu$  Dicke, einschliesslich der Nervenfaserschicht. Die Ganglienzellen des *Ganglion* liegen ziemlich weit von einander entfernt, etwa 130  $\mu$ , d. h. um das 5fache ihres Durchmessers. Als Mittelmaasse einer Ganglienzelle können folgende gelten: Durchmesser senkrecht zur Fläche der Retina 30  $\mu$ , Durchmesser in der Retinafläche 24  $\mu$ , der Kern ist rund, der Durchmesser beträgt 10  $\mu$  und enthält ein grosses Kernkörperchen von 2  $\mu$  Durchmesser. Stark entwickelt sind die MÜLLER'schen Stützfasern, sie sind etwa 2  $\mu$  dick, und die kegelförmige Verbreiterung, mit der sie nach innen enden, hat einen Durchmesser von 10  $\mu$ .

Auffallend ist der Unterschied der Zahl der Stäbchen auf 1 qmm und der äusseren Körner auf die gleiche Fläche. Die Zahl der Stäbchen beträgt 80—90 000, die der äusseren Körner dagegen 1 250 000. Dieser

Werth wurde in der Weise gewonnen, dass auf eine Strecke von  $200 \mu$  die äussern Körner gezählt und der so gefundene Werth auf eine Fläche von 1 qmm und 25 über einander liegende Schichten umgerechnet wurde.

In derselben Weise wurde die Anzahl der innern Körnerzellen auf 1 qmm Retina zu etwa 110 000 gefunden, also, wenn man die wahrscheinlichen Ungenauigkeiten in Betracht zieht, etwa ebenso viel wie die Anzahl der Stäbchen. Ganz ungemein gering erscheint im Vergleich zu diesen Zahlen die Anzahl der Zellen des Ganglion optici auf 1 qmm. Legt man die oben angegebene Entfernung von  $130 \mu$  zwischen den einzelnen Zellen der Rechnung zu Grunde, so würden auf 1 qmm nur etwa 65 Ganglienzellen entfallen, ein Werth, der wohl nicht weiter von der Wahrheit entfernt ist als die unten angegebene, wesentlich grössere Zahl der Opticusfasern.

Der Nervus opticus tritt etwas temporal und ein wenig nach unten vom hintern Augenpol an den Bulbus (Fig. B *N. o.*). Seine Dicke beträgt, horizontal gemessen, 3,5 mm, vertical 3,0 mm. Durch zarte Bindegewebssepta ist er in eine grosse Anzahl einzelner Stränge getheilt. Die Dicke der Nervenfasern schwankt zwischen 4 und  $6 \mu$ , die Fasern liegen sehr dicht. Als Mittelwerth für die Anzahl der Nervenfasern des Opticus ergibt sich 767 000.

Die Fläche der Retina, auf welche sich diese Fasern verteilen, also bis zur Linea terminalis gemessen, beträgt 7400 qmm, so dass auf jeden Quadratmillimeter 103 Fasern entfallen. Die Zahl der Nervenfasern bleibt weit hinter der Zahl der Stäbchen zurück, es kommen auf je 1 Nervenfaser immer 790—1050 Stäbchen.

Der Aequatorialdurchmesser der Linse beträgt 22,5 mm, die Axe misst 20,0 mm. Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt, der Krümmungsradius beider beträgt 11,33 mm, so dass also die Linse fast eine Kugel darstellt. In Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt misst die Länge der Linsenaxe 1:2,785. Der Linsendurchmesser beträgt in Theilen des Bulbusdurchmessers in horizontaler Richtung 1:2,911, in verticaler 1:2,813.

Die Processus ciliares setzen sich mit saugscheibenförmigen Verdickungen von 0,6 mm Breite an die Linse an. Es reiht sich fast genau Ansatz an Ansatz, der gegenseitige Abstand beträgt nur etwa 0,02 mm. Diese Ansatzlinie der Ciliarfortsätze, die zugleich den Ansatz der Zonula ciliaris bezeichnet, liegt auffallender Weise nicht im Aequator, sondern 2,8 mm hinter ihm. Die Capsula lentis ist eine  $10 \mu$  dicke Membran. Das vordere Linsenepithel besteht

nahe der Epithelgrenze aus einer einfachen Schicht von Cylinderzellen. Die Höhe dieser Zellen beträgt  $12 \mu$ , die Breite  $6-7 \mu$ . Die grossen, ovalen Kerne liegen an der Basis der Zellen, ihre Länge beträgt  $8 \mu$ , ihre Breite  $4 \mu$ . Die Epithelgrenze liegt noch  $0,85 \text{ mm}$  hinter den Ansätzen der Processus ciliares, also  $3,65 \text{ mm}$  hinter dem Linsenäquator. Das vordere Linsenepithel nimmt von der Epithelgrenze an nach vorn ungemein an Höhe ab. Schon im Bereich der Ansätze der Ciliarfortsätze, also  $2,8 \text{ mm}$  hinter dem Aequator, erscheint es nur

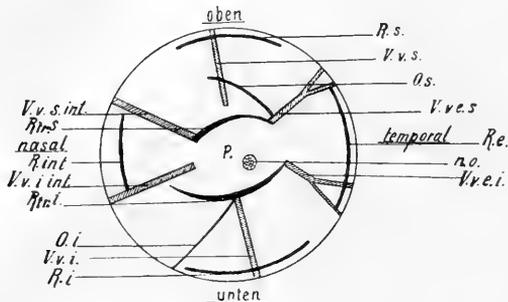


Fig. B. *Macrorhinus leoninus*. Schema der Muskelansätze und Verlauf der Venae vorticosae vom hinteren Augenpol aus gesehen. P hinterer Augenpol. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss d. Arbeit.

noch als ein etwa cubisches Epithel von  $10 \mu$  Höhe, die runden Kerne haben  $6 \mu$  Durchmesser und liegen im Centrum der Zellen. Weiter nach vorn wird es zu einem ungemein dünnen Plattenepithel. Die Kerne sind lang gestreckt, fadenförmig dünn, die Zellen etwa  $20 \mu$  lang und nur  $2-3 \mu$  hoch. Die Linsenfaser sind  $4-5 \mu$  breit.

Was die Musculatur des Auges anlangt, so können nur einige Angaben über die Ansätze am Bulbus gemacht werden, da nur zwei enucleirte Bulbi zur Verfügung standen (s. Fig. B).

Der Rectus superior (Fig. B *R.s.*) setzt  $16 \text{ mm}$  vom Cornealrande entfernt in  $28 \text{ mm}$  Länge an den Bulbus, der Rectus inferior (*R.i.*) mit  $28 \text{ mm}$  Länge  $10 \text{ mm}$  hinter dem Cornealrande. Der innere Rand des Rectus-Ansatzes liegt gerade vor dem Ende des Ansatzes des Obliquus inferior. Rectus internus (*R.int.*) inserirt  $16 \text{ mm}$  hinter dem Cornealrande in  $23 \text{ mm}$  Länge, der Rectus externus (*R.e.*)  $12 \text{ mm}$  hinter dem Cornealrande in  $28 \text{ mm}$  Länge. Die Ansätze des Rectus inferior und externus sind nur  $13 \text{ mm}$  mit ihren Rändern von einander entfernt.

Der Ansatz des Obliquus superior (*O.s.*) reicht von der Vena vorticiosa superior (*V.v.s.*),  $34 \text{ mm}$  vom Augenpol entfernt, bis zur Vena vorticiosa externa superior (*V.v.e.s.*),  $31 \text{ mm}$  vom Augenpol entfernt. Die Länge des Ansatzes beträgt  $28 \text{ mm}$ . Der Ansatz des Obliquus inferior (*O.i.*) beginnt an der Vena vorti-

*cosa inferior* (*V. v. i.*), 27 mm vom Augenpol entfernt und zieht sehr schräg nach vorn, wo sein Ansatz 42 mm vom Augenpol entfernt ist. Länge des Ansatzes 27 mm. Der Retractor ist in seinem Ansatz scharf getrennt in Retractor superior (*Rtr. s.*) und inferior (*Rtr. i.*). Der Rtr. superior zieht in gleich bleibender Entfernung vom Augenpol, 21 mm von ihm entfernt, sein Ansatz ist 39 mm lang. Die Ansatzlänge des Rtr. inferior beträgt 46 mm; er zieht, von der Vena vorticiosa externa inferior beginnend, zur Vena inferior in gleich bleibender Entfernung vom Augenpol, von da entfernt er sich von diesem und reicht noch bis zur Vena interna inferior. In der Horizontalen beträgt die Entfernung des Ansatzes vom Augenpol 29 mm, unten innen 36 mm. Die dickste Stelle des Ansatzes liegt da, wo er die Vena inferior kreuzt und mit dem Ansatz des Obliquus inferior zusammentrifft (s. Fig. B).

## 2. *Phoca barbata* FABR.

Augen erwachsener Thiere, in Solutio Mülleri conservirt, von RÖMER und SCHAUDINN, 1898 [„Helgoland“-Expedition] (s. Fig. C und Taf. 3, Fig. 10).

Der Bulbus weicht nur wenig von der Kugelform ab, seine Axe ist 34,5 mm lang, der Verticaldurchmesser ist gleich dem Horizontaldurchmesser 39,0 mm lang. Das vordere, von der Cornea gebildete Segment des Bulbus ist flacher als das hintere sclerale Segment. Das erstere hat einen Krümmungsradius von 23,5, das letztere einen solchen von 17,9 mm. Die Grösse des Cornealbogens beträgt 59°, die der Sclera 280°. Der Durchmesser der Cornea verhält sich zum Durchmesser des Bulbus wie 1:1,695. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden.

Die Cornea ist 3,0 mm hoch, ihr Durchmesser beträgt 23 mm, sie ist im Scheitel etwas dicker als am Rande. Im Scheitel ist sie 0,64 mm dick, am Rande nur 0,51 mm. Dieser Dickenunterschied ist auch am Cornealepithel vorhanden, welches am Rande 60  $\mu$ , im Scheitel dagegen 114  $\mu$  dick ist. Es besteht in seinen tiefen Schichten aus polygonalen Zellen, eine tiefe Cylinderzellenschicht fehlt. Die oberflächlichen Lagen sind stark abgeplattet und von einem dicken Mantel verhornter Substanz umgeben. Endlich ganz zu oberst überwiegt die verhornte Masse derart, dass nur dünne Spalten die Orte andeuten, wo Zellen lagen. Die „verhornte“ Substanz setzt sich in Form feiner Lamellen auch zwischen die tiefen Schichten der polygonalen Zellen fort.

Eine *Elastica anterior* fehlt. Die *Elastica posterior* erscheint als  $3 \mu$  dicke Membran.

Die *Cornea propria* zeigt in ihrem Bau am Rande und im Scheitel nicht unbedeutende Unterschiede. Am Rande sind die zahlreichen, glattrandigen Lamellen ungemein fest und dicht gefügt, sie fassen nur ganz enge, spaltenförmige Lymphwege zwischen sich. An der Vorderfläche, unterhalb des Cornealepithels, wird die lamelläre Anordnung unendlich, es treten eine grosse Menge sehr stark gewellter Fasern (elastische Fasern?) auf, die einen festen Filz bilden.

Im Hornhautscheitel sind die Lamellen nicht so dicht gefügt, sie lassen Raum für grössere Lymphwege von linsenförmigem Querschnitt. Ihr mittlerer Durchmesser beträgt etwa  $25 \mu$ , die Dicke  $8-10 \mu$ .

Die stark geschlängelten Fasern finden sich hier im Scheitel nicht so stark an der Vorderfläche angehäuft, sondern mehr diffus durch die ganze *Cornea propria* vertheilt.

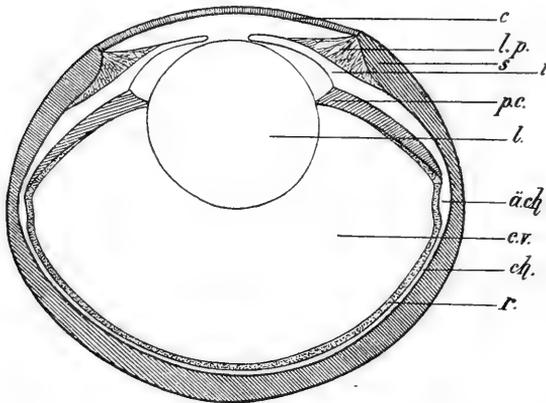


Fig. C. *Phoca barbata*. Verticalsechnitt, 3 : 2. *ä.ch* äquatoriale Verdickung der Chorioidea. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss der Arbeit.

Das Endothel der vordern Kammer ist als dünne Zellenlage vorhanden.

Im Umkreis der Cornea ist die *Conjunctiva* in einem 4 mm breiten Ring braun pigmentirt. Die Dicke des *Conjunctivalepithels* beträgt  $40 \mu$ . Es liegen 4 oder 5 Zellschichten übereinander, in den Partien der *Conjunctiva*, die überhaupt Pigment enthalten, ist dieses in den tiefsten Schichten angehäuft, die oberflächlichen Schichten bleiben davon frei. Das *subconjunctivale* Bindegewebe ist sehr reich an Blutgefässen.

Die *Sclera* ist im Aequator am dünnsten, nur 0,8 mm dick, nach vorn wie nach hinten verdickt sie sich und ist sowohl am Cornealrande wie im Augengrunde 2,0 mm dick. Sie besteht aus meridionalen und circulären Bündeln, die meridionalen bilden stets

die oberflächlichste Lage, ausserdem aber verflechten sie sich in den tiefern Lagen mit den circulären Bündeln. Besonders stark ausgebildet sind die circulären Bündel am Cornealrande; hier ist die Trennung von meridionalen und circulären Bündeln sehr scharf, die letztern liegen aussen und setzen sich in die Corneallamellen fort, die circulären liegen als starker Ring der Innenseite der meridionalen Lamellen an, sie übertreffen diese an Dicke, denn ihre Schicht misst 1,3 mm, während die meridionalen Lamellen zusammen nur 0,7 mm dick sind. Nahe dem Cornealrande liegen in den circulären Scleralbündeln einige Blutgefässe, drei Venen und eine Arterie, die dem *Sinus venosus Schlemmi* entsprechen. Die Venen sind erheblich grösser als die Arterie, ihre Durchmesser betragen 60:40  $\mu$ , 60:30  $\mu$  und 40:20  $\mu$ , die Arterie dagegen hat nur 36:20  $\mu$  im Durchmesser. Im Aequator hat die Sclera eine flache, rinnenförmige Einsenkung von 7 mm Breite, in der die dünnste Stelle der Sclera liegt.

Die Dicke der *Chorioidea* ist an den verschiedenen Stellen des *Bulbus* sehr verschieden. Man kann 3 baulich von einander stark abweichende Bezirke unterscheiden: 1) die peripheren Theile der *Chorioidea*, denen das *Tapetum* fehlt; 2) den *Sinus circularis chorioideae*, wie *ESCHRICHT* ihn benennt, d. h. die äquatoriale Verdickung der Aderhaut, die der äquatorialen Verdünnung der Sclera entspricht, und 3) den Bereich des *Tapetums*.

Im peripheren Abschnitt der *Chorioidea* ist sie 153  $\mu$  dick, die Gefässe sind nicht zahlreich, sie sind umgeben von sehr reichlichem Bindegewebe, das in meridionalen Strängen angeordnet ist, und in seinen zahlreichen, lang gestreckten Zellen braunes Pigment in Menge enthält. Im *Sinus circularis chorioideae* verdickt sich die *Chorioidea* sehr bedeutend, sie ist hier 1,02 mm dick, also 6,67mal so stark wie im peripheren Theil. Der Hauptantheil an dieser Verdickung entfällt aber nicht auf die Gefässchicht, die trotz stärkerer Entwicklung des Bindegewebes nur 340—400  $\mu$  misst, also nur 2 bis 3mal so dick ist wie die periphere *Chorioidea*. Den Hauptantheil an der Verdickung nimmt vielmehr eine Lage glatter Muskeln, die hier im *Sinus circularis* die erhebliche Dicke von etwa 680  $\mu$  erreicht. Sie besteht aus mehreren Schichten glatter Muskelbündel, die durch pigmentirtes Bindegewebe von einander getrennt sind und verschiedene Stärke, 20—40  $\mu$ , haben. Die Fasern verlaufen nicht alle meridional, sondern zum Theil schräg, so dass sie ein Netzwerk bilden. Diese Muskelfasern verlaufen nach vorn in den Ciliarkörpern und gehören alle zum System des *Tensor chorioideae*, der also den ganzen

vordern Abschnitt der Chorioidea vom Aequator an wie ein Netz umspannt. Im Aequator hat er seine stärkste Ausbildung, während hier die Sclera am dünnsten ist. Auch im hintern Bulbusabschnitt sind an einigen Stellen anscheinend glatte Muskelfasern aus dem System des Tensor vorhanden, doch ist wegen der mächtigen Pigmententwicklung ihre Existenz nicht mit Sicherheit nachzuweisen, und jeden Falls sind sie viel weniger zahlreich als vor dem Aequator.

Den Abfluss der Aderhautgefäße bilden 5 *Venae vorticosae*. Sie entspringen im *Sinus circularis chorioideae* an der dünnsten Stelle der Sclera, treten durch diese hindurch und verlaufen meridional an deren Aussenseite bis zu einer Entfernung von 7,6 mm vom Rande des Opticuseintritts, hier trennen sie sich völlig von der Sclera. Wir unterscheiden eine *Vena vorticiosa superior* und *inferior*, die etwas schwächer sind als die *externa*, und die *interna superior* und *interna inferior*.

Das *Tapetum lucidum* nimmt den ganzen Augengrund ein und erstreckt sich innen, oben und unten bis auf 6 mm an das *Corpus ciliare* heran, aussen bleibt seine Grenze 7,5 mm davon entfernt. Die Farbe des Tapetums ist ein metallisch glänzendes Gelb, das durch einen bläulichen Ton am Rande in das dunkle Braun der Chorioidea übergeht. Im Bereich des Tapetums ist die Chorioidea stärker als in den peripheren Partien. Sie ist 800  $\mu$  dick. Hiervon entfallen auf das Tapetum 340  $\mu$ , auf das *Stratum vasculosum* 460  $\mu$ . Das *Stratum vasculosum* besteht aus den grossen meridionalen Gefässen, die zu äusserst liegen, und nach innen von dieser Schicht aus einer oder zwei Lagen kleinerer Gefässe, die zahlreiche Aeste senkrecht oder schräg durch das Tapetum hindurch senden, an dessen Innenfläche sie sich zur *Choriocapillaris* ausbreiten. Die Gefässe, welche das Tapetum durchbohren, sind bis 30  $\mu$  dick, aber ihrem Bau nach stets Capillaren, ihre Wände bestehen nur aus dem Endothel.

Das perivaskuläre Bindegewebe ist in meridionalen Zügen geordnet und enthält meist spindelförmige, braun pigmentirte Bindegewebszellen, die aber bei Weitem nicht so zahlreich sind wie in den vom Tapetum freien Theilen der Chorioidea. Das Tapetum besteht aus rechteckigen Zellen. Ihre Länge beträgt 64  $\mu$ , die Höhe 5  $\mu$ . Die ovalen Kerne messen bei 4  $\mu$  Dicke 8  $\mu$  in der Länge. Von solchen Zellen liegen etwa 30—35 Schichten über einander, doch berühren sich die Lagen nicht in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern lassen Spalträume zwischen sich, so dass der Aufbau des Tapetums locker, fast schwammig erscheint. (Es erscheint nicht ausgeschlossen, dass hieran zum Theil die

Conservirung Schuld ist!). Gegen den Rand hin nimmt das Tapetum allmählich an Dicke ab und verstreicht in einer Entfernung von 4—4,2 mm vom Aequator.

Die Lamina suprachorioidea ist ein lockeres, weitmaschiges Gewebe. Das Ligamentum pectinatum ist sehr stark entwickelt. Es schiebt sich als eine im Querschnitt dreieckige Gewebsmasse zwischen die Sclera und die Grundplatte des Corpus ciliare ein. Seine grösste Dicke hat das Ligament am Cornealrande, hier ist es 2,5 mm dick. Vom Cornealrande reicht es nach hinten 5,5 mm weit zwischen Sclera und Corpus ciliare. An der Vorderfläche der Iris heften sich die Stränge des Ligamentums bis zu 3,2 mm Entfernung vom pupillaren Rande an (s. Fig. C l. p). Die Stränge des Ligamentum pectinatum enthalten Blutgefässe.

Die Iris bildet eine halbkuglige Kuppel, die der Vorderfläche der Linse aufliegt.

Die Pupille ist ein horizontaler Schlitz, der an seinem nasalen Ende sich verbreitert, so dass seine Gestalt wohl am besten als birnförmig bezeichnet werden kann. Die Breite der Iris beträgt oben 7, unten 9, nasal 7 und temporal 5 mm. Die Breite der Pupille beträgt am nasalen Ende 1,5 mm, temporal 1 mm; sie ist 4 mm lang. Die Iris hat an ihrer Basis eine Dicke von 1,11 mm, in ihrem pupillaren Theil misst sie nur 0,23 mm. Der ganze pupillare Theil der Iris ist in einer Breite von 2,21 mm frei von Gefässen, er besteht hier nur aus Muskeln und pigmentirtem Bindegewebe (s. Taf. 3, Fig. 10). Im peripheren Iristheil liegen die Gefässe in meist einfacher Schicht an der vordern Fläche der Iris. Der Musculus sphincter iridis bildet die Hauptmasse des erwähnten pupillaren, gefässfreien Iristheils. Die Zellen des Bindegewebes, das seine Bündel umgiebt und ihn in einer schwächern Schicht an der Vorderseite, in einer Stärkeren an der Hinterseite bedeckt, sind ganz erfüllt von braunem Pigment. Auch in dem peripheren, Gefässe führenden Abschnitt der Iris behält der Sphincter seine Dicke von etwa 170  $\mu$  bei, bis 2,55 mm vom ciliaren Irisrande entfernt. Hier verdickt er sich auf eine Strecke von 850  $\mu$ , erreicht die Dicke von 510  $\mu$  und endet dann mit dieser Verdickung. Der Musculus dilatator iridis ist im pupillaren Iristheil nur als dünne, 10  $\mu$  starke Muskellage an der Hinterfläche der Iris vorhanden, gegen die Peripherie hin verdickt er sich auf 20  $\mu$ , dann auf 30  $\mu$  und erreicht endlich seine grösste Dicke, 80  $\mu$ , und zugleich sein Ende am Ursprung der Ciliarfortsätze. Er erstreckt sich also durch die ganze Iris, während der Sphincter fast 2 mm vom ciliaren Rande entfernt endet. Dilatator und Sphincter

enthalten in ihren Muskelzellen kein Pigment. Die Gefässchicht enthält nur am Iriswinkel mehrere Lagen von Gefässen über einander, im Uebrigen ist sie einschichtig und hat eine durchschnittliche Dicke von 260—340  $\mu$ . Das perivasculäre Bindegewebe ist ebenso wie das interstitielle der Irmuskeln ungemein reich an stark pigmentirten Bindegewebszellen.

Von der Grundplatte des Corpus ciliare erheben sich 120 *Processus ciliares*. Sie haben die Form dreieckiger Blätter, deren freier, dem Glaskörper zugekehrter Rand etwas verdickt ist, mit ihren vordern Ecken setzen sie sich am Linsenäquator fest. Die Fortsätze sind 13 mm lang und 2 mm hoch, ihre Dicke beträgt auf der Fläche 120  $\mu$ . Die Flächen sind mit schwachen Falten besetzt. Der gegenseitige Abstand der Fortsätze beträgt 0,4—0,5 mm. Im Innern der Fortsätze verlaufen radial, von der Grundplatte des Ciliarkörpers ausgehend, zahlreiche Capillaren, ausserdem grössere meridionale Gefässe. Von letztern enthält jeder Fortsatz meist nur eins im vordern, etwas verdickten Rande und einige im Stroma zerstreut. Die *Pars ciliaris retinae* ist 32—34  $\mu$  dick, wovon auf das *Stratum pigmenti* 20  $\mu$ , auf das Epithel der Ciliarfortsätze 12—14  $\mu$  entfallen. Im Stroma liegen, gegen das Corpus ciliare reichlicher werdend, grosse braun pigmentirte Bindegewebszellen. In der Grundplatte nimmt ihre Zahl bedeutend zu. Die Grundplatte besteht aus Gefässen, die durch straffes, fasriges Bindegewebe verbunden sind und aus glatten Muskeln. Die grossen meridionalen Gefässe liegen in einer Schicht und auch in dieser nicht sehr dicht, in Abständen von 0,6—0,7 mm. Die Durchmesser variiren ziemlich stark. Ein grösserer Typus misst 180  $\mu$  in der Breite bei 140  $\mu$  Dicke, ein kleinerer 120  $\mu$  in der Breite bei 100  $\mu$  Dicke.

Die Musculatur besteht aus einem sehr schwach entwickelten *Musculus ciliaris*, der nur aus wenigen schwachen, circular verlaufenden Bündeln besteht, und einem stärkern *Musculus tensor chorioideae*. Dieser besteht aus einer grossen Anzahl meridional verlaufender Muskelbündel. Sie sind im ganzen Umfang des Corpus ciliare ziemlich gleichmässig vertheilt und nicht wie bei andern Pinnepedern in einzelne stärkere Bündel vereinigt. Die Dicke der Bündel ist recht verschieden, etwa 40  $\mu$  im Mittel, bei 80  $\mu$  Breite.

Das Innenblatt der *Retina* ist im Augengrunde 434  $\mu$  dick. Hiervon kommen auf die Schicht der Sehstäbchen 64  $\mu$ , die Stäbchen sind 3  $\mu$  dick, was bei einer Retinafläche von 2543 qmm einer Gesamtzahl von 363 Millionen Stäbchen entspricht. Die äussere Körner-

schicht ist  $160 \mu$  dick und besteht aus 26—28 über einander liegender Reihen von Körnern. Die Durchmesser der Körner betragen  $5 \mu$ . Die äussere reticuläre Schicht, die Zwischenkörnerschicht, ist  $20 \mu$  dick, auf sie folgt nach innen die innere Körnerschicht mit  $80 \mu$  Dicke; sie besteht aus etwa 8—10 Schichten von Kernen, die etwas grösser als die der äussern Körnerschicht sind, ihr Durchmesser beträgt  $6 \mu$ . Die innere reticuläre Schicht ist  $50 \mu$  dick; auf sie folgt das Ganglion optici, das einschliesslich der Nervenfaserschicht  $60 \mu$  dick ist.

In derselben Weise wie bei *Macrorhinus* wurde die Anzahl der äussern und innern Körner berechnet, die in 1 qmm Retina enthalten sind. Es ergab sich, dass, während die Zahl der Stäbchen höchstens 120000 auf 1 qmm beträgt, die Zahl der äussern Körner sich auf 1367000 berechnet, also auf mehr als 11mal so viel, die Zahl der innern Körner dagegen ist mit 119000 Zellen auf 1 qmm etwa gleich jener der Stäbchen.

Der Nervus opticus ist in horizontaler Richtung 3 mm, in verticaler 2 mm dick. Auf dem Querschnitt sieht man ein Maschenwerk bindegewebiger Septen, die ihn in eine grosse Anzahl einzelner Stränge theilen. Die Opticusfasern liegen sehr dicht gedrängt, ihre Durchmesser variiren zwischen 6, 8 und  $10 \mu$ . Als Mittelwerth er giebt sich daraus für die Zahl der Nervenfasern des Opticus 174000, d. h. auf 1 qmm der Retinafläche entfallen im Durchschnitt 68 Nervenfasern. Vergleicht man die Zahl der Opticusfasern mit der Zahl der Stäbchen der Retina, so er giebt sich, dass auf eine Opticusfaser 2086 Stäbchenzellen kommen.

Die Linse ist fast kuglig, ihre Axe misst 14 mm, ihr Durchmesser 14,4 mm. Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt, ihr Krümmungsradius beträgt 7 mm. In Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt beträgt die Länge der Linsenaxe 1:2,464. Der Linsendurchmesser beträgt, in Theilen des Bulbusdurchmessers ausgedrückt, 1:2,708.

### 3. *Phoca groenlandica* NILSS.

Embryo von etwa 10 cm Länge. Der Kopf ist in eine Serie von Frontalschnitten zerlegt. Da die Axe der Orbita nicht ganz senkrecht zur Körperaxe steht, so entsprechen die Frontalschnitte nicht genau Medianschnitten des Auges. Hierauf muss bei Messungen und Lagebestimmungen Rücksicht genommen werden. Die Form des Bulbus erscheint etwas stärker sphäroidisch, als sie sich auf genau

medianen Schnitten des Auges darstellen würde, doch ist der Fehler nicht erheblich. Die vorliegende Serie umfasst die temporalen Theile des Auges nicht mehr, weshalb keine Angaben über die Thränendrüse gemacht werden können. Auch der Opticuseintritt ist in den untersuchten Schnitten nicht zu finden, es liegt offenbar noch weiter temporal. (Hierzu Fig. D.)

Der Bulbus ist in der Richtung der Axe stark verkürzt. Während der verticale Aequatorialdurchmesser 4,675 mm misst, ist die Axe nur 3,745 mm lang. Die Aequatorialebene liegt 1,275 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein Sulcus corneae fehlt. Die Cornea nimmt einen sehr bedeutenden Antheil am Aufbau des Bulbus, ihr Krümmungsradius beträgt 2,3 mm und ihr Bogen misst  $112^\circ$ . Das Verhältniss des verticalen Cornealdurchmessers zum verticalen Bulbusdurchmesser wird ausgedrückt durch das Verhältniss 1 : 1,22.

Die Cornea ist 1,02 mm hoch, ihr Verticaldurchmesser beträgt 3,825 mm. Dickenunterschiede zwischen Rand und Scheitel sind nicht vorhanden, die Dicke beträgt überall  $85\text{--}100\ \mu$ . Das Cornealepithel besteht aus einer einfachen Schicht Cylinderzellen mit grossen ovalen Kernen. Die Höhe der Zellen beträgt  $25\ \mu$ .

Die Sclera hat ihre dünnste Stelle, an der sie nur  $85\ \mu$  dick ist, im Aequator. Im Augenrunde verdickt sie sich auf  $128\ \mu$ . Ihre dickste Stelle aber liegt im vordern Theil des Bulbus, etwa  $340\ \mu$  vom Cornealrand entfernt, hier ist sie  $170\ \mu$  dick.

Die Chorioidea ist noch nicht als eigene, von der Sclera getrennte Anlage vorhanden.

Die Iris und das Corpus ciliare in seinem vordern Theil sind von der Sclera durch die Maschen des stark entwickelten Ligamentum pectinatum getrennt, das am Iriswinkel mit  $85\ \mu$  seine

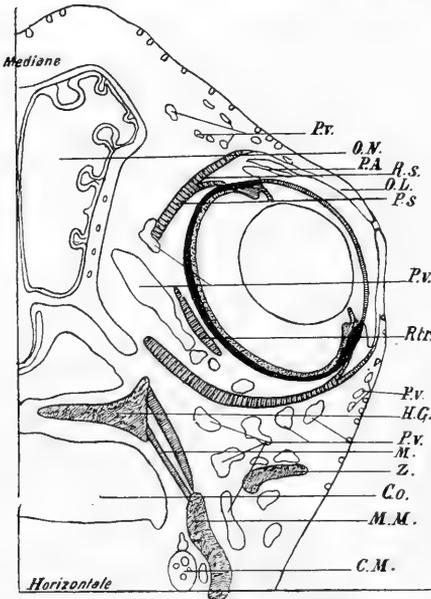


Fig. D. *Phoca groenlandica*. Embryo von 10 cm Länge. Frontalschnitt durch den Kopf. Schema, 6 : 1. C.o Mundhöhle, C.M MECKEL'scher Knorpel, H.G harter Gaumen, M Muskeln, M.M Mandibula, O.L Oberlid, O.N oberer Nasenraum, P.A Nickhaut, P.S Palpebralis superior, Z Zygomaticum. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss.

grösste Dicke erreicht. Nach hinten schiebt es sich vom Cornealrand aus  $340 \mu$  weit zwischen Sclera und Corpus ciliare ein. Auf der Vorderfläche der Iris reichen die Ansätze der Stränge des Ligamentums bis zu einer Entfernung von  $255 \mu$  vom ciliaren Irisrand.

Die Iris ist  $380$ — $390 \mu$  breit, an der Wurzel beträgt ihre Dicke  $128 \mu$ , am pupillaren Rande  $43 \mu$ . Von der Pars iridica retinae enthält nur das Aussenblatt Pigment in Menge, das Innenblatt ist dagegen pigmentfrei. Die Membrana pupillaris ist als ganz feines Häutchen, bestehend aus einer einfachen Schicht von Plattenzellen, vorhanden.

Das Corpus ciliare stellt einen  $470 \mu$  breiten Ring dar, auf dem sich die einfach gestalteten Ciliarfortsätze zu  $170 \mu$  Höhe erheben.

In der Sclera findet man die Querschnitte der starken Venae vorticosae, ihr Lumen misst in radialer Richtung  $136$ , in äquatorialer  $170 \mu$ .

Das Aussenblatt der Retina ist im vordern Theil des Bulbus, bis zum Aequator hin, völlig schwarz pigmentirt, im Augengrund ist zwar auch überall Pigment vorhanden, aber nur in Form einzelner Pigmentkrümel, die nicht die ganzen Zellen erfüllen.

Das Innenblatt der Retina ist im Augengrunde  $170 \mu$  dick, es verdünnt sich gegen die Linea terminalis retinae hin allmählich und misst hier nur noch  $68 \mu$ . Die Stäbchenschicht fehlt noch. In der ganzen Retina kann man nur 2 Schichten unterscheiden, eine äussere Körnerschicht, die zugleich der äussern reticulären Schicht entspricht, und eine innere Körnerschicht, die allen übrigen nach innen von der Zwischenkörnerschicht gelegenen Schichten entspricht. Die äussere Schicht besteht aus etwa  $18$ — $20$  Zellenreihen, in denen die Zellen dicht liegen, die innere Schicht enthält  $8$ — $10$  Reihen von Kernen, die weniger dicht liegen als die der äussern Schicht.

Die Axe der Linse ist  $2,423$  mm lang, ihr äquatorialer Durchmesser ist etwas länger,  $2,763$  mm lang. In Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt, beträgt die Länge der Linsenaxe  $1:1,545$ , ihr Durchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers  $1:1,692$ . Vorder- und Hinterfläche sind sehr verschieden stark gewölbt, die Vorderfläche ist  $1,02$  mm hoch und hat einen Krümmungsradius von  $1,441$  mm Länge; der Bogen der Vorderfläche beträgt  $141^\circ$ . Die Hinterfläche ist fast genau halbkuglig, ihre Höhe beträgt  $1,403$ , ihr Krümmungsradius  $1,382$  mm und ihr Bogen  $180^\circ$ . Das vordere Linsenepithel ist  $26 \mu$  hoch und reicht weit über den Aequator hinaus auf die Hinterfläche

der Linse, erst 0,85 mm hinter dem Aequator geht es in der bekannten Weise in die Linsenfasern über, wobei die grossen ovalen Kerne der Zellen und Randfasern allmählich in die kleinen runden Kerne der Centrifasern übergehen.

Das Oberlid ist an der Basis 680  $\mu$  dick, am ciliaren Rande nur 255  $\mu$ ; seine Breite beträgt 2,635 mm und übertrifft damit die Breite des Unterlides, die nur 2,083 mm beträgt, erheblich. Das Unterlid ist an der Basis und am ciliaren Rande gleich dick, 255  $\mu$ . Die Nickhaut ist stark entwickelt. Die Lidränder sind mit einander verwachsen. In der Umgebung dieser Verwachsungsstelle, an der das Epithel 90  $\mu$  dick ist, sind seine tiefen Schichten pigmentirt, ebenso auch die Conjunctiva nahe am Lidrand. Im Uebrigen ist die Epidermis pigmentfrei, sie ist 35—45  $\mu$  dick. Haaranlagen, die in der Körperhaut schon zahlreich sind, fehlen im Oberlid noch völlig, im Unterlid sind einige vorhanden. Im Innern der Lider sind keine Details zu erkennen.

Eine HARDER'sche Drüse ist vorhanden, sie besteht aus Schläuchen von zweischichtigem Epithel und mündet an der Basis der Nickhaut am nasalen Augenwinkel. Die Nickhaut enthält einen Knorpel, der sich über ihre Basis hinaus, den Bulbus eine Strecke weit umgreifend, fortsetzt.

Nach allen Seiten, besonders aber nach hinten und unten hin, ist der Bulbus von starken Venengeflechten umgeben (s. Fig. D *P.v*). Die Orbita ist sehr geräumig, der Bulbus liegt nicht vollständig in ihr, sondern ragt mit seinem vordern Theil aus ihr heraus und ragt buckelförmig über die Körperoberfläche hervor.

#### 4. *Phoca vitulina* L.

##### I. Junges Thier, 4 Tage alt.

In Alkohol conservirt. Geboren im Zoologischen Garten zu Breslau (s. Fig. E und Taf. 4, Fig. 16).

Der Bulbus weicht nicht beträchtlich von der Kugelform ab. Am längsten ist sein Horizontaldurchmesser, der 30 mm misst. Der Verticaldurchmesser ist ebenso lang wie die Axe, 28,5 mm. Die Aequatorialebene liegt 10,5 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein Sulcus corneae fehlt. Das vordere, von der Cornea gebildete Segment des Bulbus ist flacher als das hintere sclerale. Der Krümmungsradius der erstern beträgt 17,15 mm, der des letztern 14,64 mm. Die Sclera umfasst einen Bogen von 272°, der Cornealbogen misst

72°. Der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, wird ausgedrückt durch das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Bulbusdurchmesser 1 : 1,427.

Der Durchmesser der Cornea beträgt in horizontaler wie in verticaler Richtung 20,5 mm, die Höhe der Cornea 3,4 mm. Am Rande ist sie doppelt so dick wie im Scheitel, hier 0,3 mm, dort 0,6 mm. Das Hornhautepithel ist am Rande wie im Scheitel 32  $\mu$  dick, die Dicke der verhornten Schicht beträgt 10—12  $\mu$ , die unter ihr gelegenen Zellen sind meist in nur einer einzigen, 20  $\mu$  hohen Lage von Cylinderzellen geordnet, stellenweise kommen auch 2

Schichten cubischer oder polygonaler Zellen vor. Eine *Elastica anterior* fehlt. Die *Elastica posterior* ist als ganz dünne, nur 6  $\mu$  dicke, structurlose Membran vorhanden. Die Lamellen der *Cornea propria* haben eine durchschnittliche Dicke von 5  $\mu$ . Sie liegen sehr dicht und lassen nur ganz schmale Lymphspalten zwischen sich frei.

Die Sclera ist im Aequator am dünnsten, nur 0,3 mm dick, von hier verdickt sie sich nach vorn rasch und erreicht eine maximale Dicke von 1,8 mm. Nach hinten nimmt ihre Dicke gleichfalls rasch zu, und im Augengrunde hat die Sclera mit 2 mm ihre grösste Dicke.

Die *Lamina suprachorioidea* ist stark entwickelt, sie besteht aus einem weiten Geflecht welliger, anscheinend elastischer Fasern.

Das *Ligamentum pectinatum* ist sehr stark entwickelt, es gehen vom Cornealrand feine Faserzüge zur Iris. Sie lassen sich frei von ihr abheben, und die längsten setzen sich nur 1,5 mm vom Pupillarrand entfernt an die Iris (s. Fig. E l. p). Nach hinten schiebt sich das Ligamentum 4 mm weit vom Cornealrand aus zwischen Sclera und Grundplatte des Ciliarkörpers ein, seine grösste Dicke liegt mit 1,1 mm am Cornealrande. Im Querschnitt erscheint es dreieckig. Das Maschenwerk ist am Cornealrande am weitesten, nach hinten wird es dichter und dichter. Die Stränge, aus denen das Ligamentum besteht, enthalten feine Blutgefässe von etwa 20  $\mu$  Dicke im Maximum.

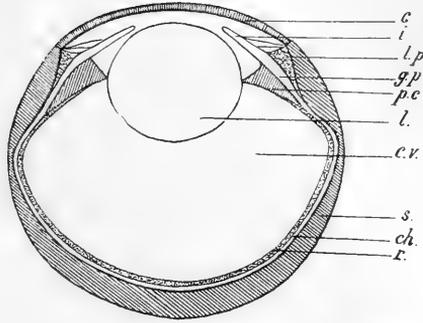


Fig. E. *Phoca vitulina* L. Junges Thier (4 Tage alt). Verticalsechnitt. 3 : 2. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Die Chorioidea ist 536  $\mu$  dick, einschliesslich des Tapetum lucidum. Dieses erfüllt den ganzen Augengrund und reicht bis an die Grenze des Corpus ciliare heran, nur unten nicht, wo es schon eine Strecke weit hinter dem Aequator endet. Seine Farbe ist ein mattes Blaugrau ohne metallischen Glanz.

Die Lamina vasculosa der Chorioidea ist 350  $\mu$  dick, sie besteht aus einer äussern Lage grosser Gefässe von 80  $\mu$  Dicke und 360  $\mu$  Breite und einer nach innen davon gelegenen Schicht kleinerer Gefässe von etwa 60  $\mu$  Dicke und 120  $\mu$  Breite. Das Bindegewebe, das diese Gefässe der beiden Schichten verbindet, enthält sehr viele, in Schichten und Reihen geordnete Zellen, die ganz mit schwarzem Pigment erfüllt sind. Der Lamina vasculosa liegt nach innen direct das Tapetum lucidum auf, das 185  $\mu$  dick ist. Es besteht aus etwa 24 über einander liegenden Zellschichten. Die einzelnen Zellen sind rechteckig. Die Länge der Zellen schwankt etwas, sie beträgt im Mittel etwa 60  $\mu$ , die Höhe nur 4  $\mu$ . Die Kerne sind oval, etwa 10  $\mu$  lang und 3  $\mu$  dick. Durchsetzt wird das Tapetum von zahlreichen Capillaren, die etwa 10  $\mu$  dick sind und sich an seiner Innenfläche zur Choriocapillaris ausbreiten, die 4  $\mu$  dick ist. Das Aussenblatt der Retina besteht aus einer 16  $\mu$  hohen Lage von Cylinderzellen, ihre Breite beträgt 10  $\mu$ . Die Kerne sind rund und liegen an der der Choriocapillaris zugekehrten Seite der Zellen, sie messen im Durchmesser 4  $\mu$ . Streckenweise sind die Zellen ganz frei von Pigment, streckenweise enthalten sie aber solches in beträchtlicher Menge.

Den Abfluss der Aderhautgefässe bilden 5 Venae vorticosae. Sie treten in der äquatorialen Verdünnung durch die Sclera hindurch und ziehen meridional nach hinten. Man kann eine Vena externa, eine interna und eine inferior sowie zwei superiores, superior externa und superior interna unterscheiden. Die Pupille ist kreisrund, ihr Durchmesser beträgt 5,0 mm. Die Iris ist überall gleich breit, 6,5 mm; an der Wurzel ist sie 0,68 mm dick, am pupillaren Rande 0,085 mm. Die Hinterfläche der Iris bildet die Pars iridica retinae als 20  $\mu$  dicke, schwarz pigmentirte Schicht.

Nach vorn folgt auf sie der Dilatator iridis; in guter Ausbildung lässt er sich bis 0,85 mm vom Pupillarrand entfernt verfolgen und endet peripher nicht an der Iriswurzel, sondern greift über sie hinaus in das Gebiet des Corpus ciliare über. An der Iriswurzel ist er 80  $\mu$  dick und nimmt von da an auf 30  $\mu$  Dicke, nahe seinem pupillaren Ende, ab. In seinen Muskelzellen liegt, besonders an der Iriswurzel, massenhaft dunkelbraunes Pigment.

Der Sphincter iridis reicht nicht bis zur Iriswurzel, sondern endet schon 1,2 mm von ihr entfernt. Nahe dem ciliaren Ende erreicht er seine grösste Dicke mit  $250 \mu$  und nimmt von da pupillwärts an Dicke ab. Seine Durchschnittsdicke im centralen Iristheil beträgt  $50 \mu$ . In einer Breite von 0,85 mm besteht der Pupillarrand der Iris nur aus dem Sphincter, der nach vorn von einer dünnen pigmentirten Bindegewebslage nach hinten von den Retinablättern bedeckt ist. Zwischen den Bündeln des Sphincter liegen sternförmige, stark pigmentirte Bindegewebszellen, doch kommen auch in den Bündeln selbst Pigmentkörner vor, allerdings bei weitem nicht in der Menge, wie im Dilator. Das Stroma iridis hat seine stärkste Entwicklung an der Wurzel, die es, wenn man von dem Dilator absieht, auf eine Strecke von 1,2 mm ganz allein bildet. Es besteht aus stark pigmentirtem Bindegewebe. Im weitem Verlauf der Iris tritt gegenüber der starken Musculatur das Stroma völlig zurück. Die Irisgefässe liegen alle unmittelbar unter der dünnen, nur etwa  $10 \mu$  dicken, vordern Grenzschrift der Iris. Sie sind nicht sehr zahlreich, dabei klein und liegen in einfacher Schicht. Ausgezeichnet ist ein Gefäss, das grösste von allen, das sich in das Lumen der vordern Kammer vorwölbt, es liegt 1,1 mm vom Pupillarrand entfernt und ist  $320 \mu$  breit und  $120 \mu$  dick. Die Dicke der Wandung beträgt  $10 \mu$ . Die Dimensionen der andern Gefässe betragen beispielsweise in der Breite 40, in der Dicke  $24 \mu$ .

Das Corpus ciliare (s. Taf. 4, Fig. 16) ist 9 mm breit und reicht bis zur äquatorialen Verdünnung der Sclera. Die 91—95 Ciliarfortsätze erheben sich am Iriswinkel senkrecht zu ihrer vollen Höhe von 1,8 mm. Der gegenseitige Abstand der Ciliarfortsätze schwankt in derselben Entfernung vom Iriswinkel erheblich, es wurden neben Abständen von  $255 \mu$  solche von  $850 \mu$  gemessen. Die Ciliarfortsätze stellen dünne Blätter dar, mit einer geringen Verdickung am Vorder- und einer schwachen Verbreiterung an der Basis. Die Dicke der Blätter beträgt 40—60, die Randdicke 120 und die Basisbreite  $160 \mu$ . An den vordern Kanten sind eine Reihe kurzer Fältchen vorhanden, die eine kleine Strecke weit meridional verlaufen. Ihre Höhe beträgt nur  $40 \mu$  bei  $30 \mu$  Breite. Das Stratum pigmenti hat in den ganzen Ciliarfortsätzen die gleich bleibende Dicke von  $20 \mu$ . Die Pars ciliaris retinae stellt ein einschichtiges Epithel dar, das an den Vorderrändern höher ist als auf der Fläche der Ciliarfortsätze und in den Thälern zwischen denselben. Am Vorderrand beträgt die Höhe der Zellen 24, die Breite  $16 \mu$ . Die Kerne sind rund

und haben etwa  $8 \mu$  Durchmesser. Auf der Fläche sind die Zellen nur  $10 \mu$  hoch, die runden Kerne haben  $6 \mu$  Durchmesser. In den Thälern zwischen den Ciliarfortsätzen wuchert das Pigmentblatt in regelmässigen Falten in das Stroma des Ciliarkörpers hinein, das Innenblatt der Retina zieht über diese Falten, die meridional verlaufen, glatt hinweg. Die Höhe der Falten beträgt  $60$ , die Breite  $30 \mu$ . Das Stroma der Ciliarfortsätze ist ungemein dünn und enthält in seinen proximalen Theilen nur sehr wenige meridional verlaufende Gefässe, erst nahe der Randverdickung treten zwei oder drei grössere Gefässe in jedem Fortsatze auf, die meridional verlaufen. Dagegen durchziehen von der Grundplatte des Ciliarkörpers ausgehend eine grosse Anzahl radiär verlaufender Capillaren von etwa  $20 \mu$  Dicke das Stroma der Ciliarfortsätze. Die Grundplatte des Ciliarkörpers ist  $470 \mu$  dick und enthält in einfacher oder doppelter Schicht zahlreiche grosse, meridional verlaufende Gefässe. Das Bindegewebe, das sie verbindet, ist ungemein zellenreich, und alle Zellen sind völlig mit schwarzem Pigment erfüllt. Ein circulärer *Musculus ciliaris* war nicht nachweisbar. Der *Musculus tensor chorioideae* besteht aus einer Anzahl meridional verlaufender Bündel, die bei  $200 \mu$  durchschnittlicher Breite etwa  $100 \mu$  dick sind, der gegenseitige Abstand dieser Bündel beträgt etwa  $1,27$  mm, woraus sich als Gesamtzahl für die Bündel im ganzen Umkreis des Ciliarkörpers die Zahl  $50$  ergibt (s. Taf. 4, Fig. 16).

Das Aussenblatt der Retina wurde schon oben bei der Chorioidea beschrieben. Das Innenblatt ist im Augengrund  $310 \mu$  dick. Die Stäbchenschicht ist  $50 \mu$  hoch, die Stäbchen stehen sehr dicht und messen im Durchmesser etwa  $3,33 \mu$ , es ergibt sich daraus, bei einem Flächeninhalt der Retina von  $1594$  qmm, die Gesamtzahl der Stäbchen zu  $183$  Millionen. Die äussere Körnerschicht ist  $90 \mu$  dick und besteht aus etwa  $15$  Zellenschichten. Die Durchmesser der Kerne in ihr betragen  $3 \mu$ . Die äussere reticuläre Schicht ist  $40 \mu$  dick. Die innere Körnerschicht ist  $40 \mu$  dick und besteht aus etwa  $5$  Zellenschichten, die Kerne messen  $4 \mu$  im Durchmesser. Die innere reticuläre Schicht ist  $40$  und das *Ganglion optici*  $50 \mu$  dick. Schon bei diesem jungen Thier zeigt sich das Ueberwiegen der Zahl der der Stäbchen.

Auf  $1$  qmm Retina kommen etwa  $110000$  Stäbchen, dagegen  $900400$  äussere Körnerzellen, also mehr als  $8$ mal so viel. Die Anzahl der innern Körnerzellen wurde zu  $144500$  berechnet, ist also annähernd gleich der der Stäbchen.

Der Nervus opticus ist in horizontaler Richtung 2,55 mm dick, in verticaler 1,7 mm. Die Fasern sind etwa  $4 \mu$  dick. Daraus ergibt sich die Gesamtzahl der Nervenfasern zu 282 000, d. h. auf je 1 qmm der Retinafläche entfallen im Durchschnitt 177 Nervenfasern und auf jede Nervenfasern 648 Stäbchenzellen.

Die Linse weicht nur wenig von der Kugelgestalt ab, ihre Axe ist 10,5 mm lang, ihr Durchmesser beträgt 11,4 mm. Vorder- und Hinterfläche sind gleich hoch, ihre Krümmungsradien betragen 5,74 mm. In Theilen der Bulbusaxe beträgt die Linsenaxe 1 : 2,714, der Linsendurchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers 1 : 2,570.

Die Lidspalte ist jederseits 20,7 mm lang. Der Saccus conjunctivalis ist oben 15,4 mm tief, unten 11, aussen 9 und innen nur 4,5 mm tief. Die sehr stark ausgebildete Nickhaut spannt sich als halbmondförmige Falte vom nasalen zum temporalen Augenwinkel aus. Ihre grösste Höhe liegt im Mittelmeridian und beträgt 15,5 mm; ihr Rand ist dunkel pigmentirt.

Die Lider sind dick und messen noch nahe dem Margo ciliaris 1,36 mm. Die oberflächlichste Schicht, die auf der Fläche der Lider 1,0 mm, am Rande noch 0,68 mm dick ist, besteht aus den Bälgen der Haare, die ungeheuer dicht liegen. Unter ihr liegt der Orbicularis oculi, von den Haarbälgen durch eine am Rande dünne, gegen die Lidwurzel rasch dicker werdende Fettschicht getrennt. Am Lidrande ist der Orbicularis 0,425 mm dick, in 5 mm Entfernung vom Rande misst er schon 1 mm in der Dicke. Nach innen folgt auf den Muskel eine 80—100  $\mu$  dicke Schicht straffes Bindegewebe und dann lockeres, subconjunctivales Bindegewebe, das an der Lidwurzel nur wenige, gegen den Lidrand hin dagegen ungemein viele Blutgefässe enthält. Das Pigment, welches in der Epidermis reichlich, sowohl im Rete Malpighi wie im Stratum corneum vorhanden ist, greift noch eine Strecke weit auf die Conjunctiva über, erst 2 mm vom Lidrande entfernt verschwinden die letzten Spuren. Die Conjunctiva ist 30  $\mu$  dick und besteht nahe dem Lidrande aus 1 oder 2 tiefen Schichten cubischer und einigen oberflächlichen Lagen platter Zellen. Gegen den Fornix conjunctivae nimmt dieser Unterschied im Bau der Schichten ab, die Conjunctiva besteht dann aus 2 oder 3 Schichten polygonaler oder cylindrischer Zellen mit grossen Kernen.

Die Nickhaut ist an der Basis 1,445 mm dick, am Rande ist sie sehr dünn, nur 85  $\mu$  dick. Ihre Grundlage bildet straffes Bindegewebe, das eine Knorpelspange enthält. Die Spange ist 2,5 mm vom Nickhautrand entfernt, ihr Querschnitt ist elliptisch, 1,53 mm breit

und 300  $\mu$  dick. Nach hinten entsendet der Knorpel eine lange Spange, die im Mittelmeridian verläuft und 14 mm weit nach hinten vordringt, sie ist 1,5 mm breit und 0,75 mm dick. Das subconjunctivale Bindegewebe der Nickhaut enthält eine grosse Anzahl Gefässe. Drüsen sind nicht vorhanden; an der Basis liegen Fettpolster.

Die *Glandula lacrimalis* liegt am lateralen Augenwinkel, von oben her dem Kegel des *Palpebralis* auf. Sie stellt ein dreieckiges Organ dar, dessen dickste Ecke die untere äussere ist, von wo aus sie nach oben innen und hinten dünner wird. Die vordere Seite verläuft annähernd in äquatorialer Richtung und ist 13 mm lang. Die nach hinten gerichtete Ecke liegt 10 mm hinter der Vorderseite. Die grösste Dicke beträgt 2,5 mm. Die Drüse besteht aus zahlreichen Läppchen, die in Fettgewebe eingebettet sind und sehr reichlich von Blutgefässen versorgt werden. Die einzelnen Drüsenacini, die in den Läppchen sehr dicht gedrängt liegen, sind polygonal und haben etwa 30  $\mu$  Durchmesser.

Die Länge der Orbita, vom Foramen opticum bis zur Fläche des knöchernen Orbitalringes gemessen, beträgt 32 mm. Der Abstand der Lider vom Foramen opticum misst 47 mm. Der Bulbus liegt nur mit seinem hinter dem Aequator gelegenen Theil innerhalb der Orbita, die äquatoriale Verdünnung der Sclera liegt in der Fläche des knöchernen Orbitalringes, der ganze vordere Theil des Bulbus ragt aus der Orbita heraus und ist in Muskel- und Fettgewebe eingebettet. Die Axe der Orbita ist schräg nach oben gerichtet, der Winkel, den sie mit der Horizontalen bildet, beträgt 50—60°. Der gegenseitige Abstand der nasalen Lidwinkel beträgt 36 mm, der der temporalen Lidwinkel 70 mm. Von der hintern Ecke der Nasenöffnung ist der nasale Lidwinkel 41,5 mm weit entfernt; er liegt fast senkrecht, 36 mm hoch über dem Mundwinkel.

## II. Erwachsendes Thier.

In Alkohol conservirt. Es ist der Vater des eben beschriebenen jungen Thiers, aus dem Zoologischen Garten zu Breslau. Weiter gelangte ein in MÜLLER'scher Flüssigkeit conservirtes Auge einer *Phoca vitulina* zur Untersuchung, das aber vielfach bei der makroskopischen Untersuchung etwas abweichende Verhältnisse zeigte und daher nur bei der Beschreibung des mikroskopischen Baues mit verwandt wurde, so weit der Erhaltungszustand des in Alkohol conservirten Thiers genauere Angaben nicht ermöglichte. Das Thier war frisch aus der Nordsee importirt. Ich habe nur die Augen erhalten und kann also nicht dafür bürgen, ob das Thier nicht einer andern Species angehört hat (s. Fig. F und Taf. 2, Fig. 1 u. 6).

Die Durchmesser des Bulbus in horizontaler und verticaler Richtung sind einander gleich, sie messen 35 mm. Die äussere Augenaxe ist 34 mm lang. Die Aequatorialebene des Bulbus liegt 13,6 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein Sulcus corneae fehlt. Das vordere, von der Cornea gebildete Segment des Bulbus ist ganz erheblich flacher als das hintere sclerale, der Krümmungsradius des erstern beträgt 26,5 mm, der des letztern nur 18 mm. Die Sclera umfasst einen Bogen von 274°, die Cornea nur einen solchen von 55°. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleradurchmesser stellt sich auf 1 : 1,429.

Die Cornea ist kreisrund, ihr Durchmesser beträgt 24,5 mm, die Höhe misst 3 mm. Am Rande ist sie mehr als dreimal so dick wie in der Mitte, die Randdicke beträgt 2, die Dicke im Scheitel nur 0,6 mm. Das Cornealepithel ist 50—60  $\mu$  dick, wovon 20  $\mu$  auf die verhornte Schicht entfallen. Die *Elastica anterior* fehlt, die *Elastica posterior* ist als 4  $\mu$  dicke, structurlose Membran vorhanden.

Die *Cornea propria* (s. Taf. 2, Fig. 1) besteht aus zahlreichen Schichten von Lamellen, die in höchst eigenartiger Weise mit einander verbunden sind. Sie liegen einander nicht dicht an, sondern lassen weite Lymphräume zwischen sich frei. Die Lymphräume werden getheilt durch eine sehr grosse Anzahl von „Stützfäsern“ oder Bälkchen, die mehr oder weniger senkrecht auf den Lamellen und damit auf der Fläche der Cornea stehen. Die Lamellen der Cornea verflechten sich unter spitzen Winkeln mit einander<sup>1)</sup>.

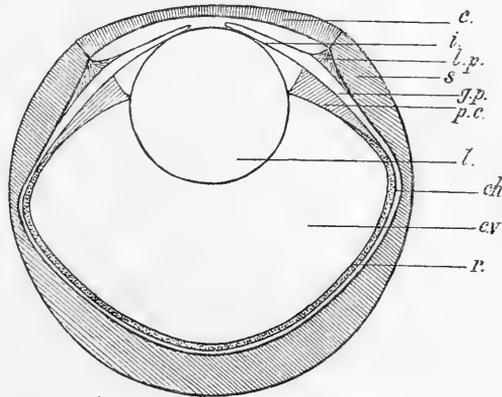


Fig. F. *Phoca vitulina* L. Erwachsenes Thier. Verticalschnitt. 3:2. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

1) Die Cornea von *Phoca vitulina* wird sicher bei genauerer histologischer Untersuchung noch viele interessante Einzelheiten zeigen, und die obige Beschreibung des Baues giebt nur die groben Verhältnisse, ebenso Fig. 1, Taf. 2, entsprechend der schwachen Vergrösserung. Eine genauere Untersuchung wäre über den Rahmen dieser Arbeit hinausgegangen, auch machte das Material eine Beschränkung nothwendig.

Die Sclera ist im Aequator, wo sie am dünnsten ist, 0,50 mm dick. Nach dem Cornealrand zu verdickt sie sich und erreicht etwa in der Mitte zwischen diesem und dem Aequator 2,5 mm Dicke. Im Augengrund ist sie noch etwas dicker, 3 mm dick.

Das Ligamentum pectinatum schiebt sich, als ein im Querschnitt dreieckiges Gewebe, zwischen die Sclera und die Grundplatte des Corpus ciliare ein. Am Cornealrande ist es 2,6 mm dick und reicht von hier 6 mm weit nach hinten. An die Vorderfläche der Iris setzen sich die Stränge bis zu einer Entfernung von 3,6 mm vom Pupillarrande an, sie enthalten feine Blutgefässe (s. Fig. F l. p).

Die Lamina suprachorioidea ist sehr stark entwickelt, sie ist 1 mm dick und besteht aus etwa 12 dünnen Lamellen, die Lymphräume zwischen sich fassen. Die Lamellen sind kaum 2  $\mu$  dick, nur die Zellen, die in ihnen liegen, sind erheblich dicker; sie messen bei 30  $\mu$  Länge etwa 8  $\mu$  Dicke und sind völlig mit Pigment erfüllt, in einigen sind die Kerne als runde, hellere Flecken erkennbar. Die Lymphräume enthalten Lymphgerinnsel, ihre Weite beträgt 50—60  $\mu$ .

Die Chorioidea ist 0,9 mm dick. Hiervon kommen auf die äusserste Schicht, die der grossen Chorioidealgefässe, 470  $\mu$ . Die Breite der grossen Gefässe ist nicht überall ganz gleich, doch sind sie im Durchschnitt 1 mm breit. Nach innen folgt auf sie eine Schicht kleinerer Gefässe, die 260  $\mu$  dick ist. Die Gefässe liegen bei weitem nicht so dicht wie in der äussern Schicht. Die geringen Zwischenräume der grossen Gefässe werden durch Bindegewebe ausgefüllt, das unregelmässig zerstreute, stark pigmentirte Zellen enthält. In der Schicht der kleinen Gefässe ist das Bindegewebe viel stärker entwickelt, und die Zellen, die viel reichlicher vorhanden sind, sind in regelmässigen, der Fläche der Chorioidea parallelen Reihen angeordnet. Die Form der Zellen ist spindelförmig oder rechteckig, Kerne sind wegen der starken Pigmentirung nicht zu sehen.

Den Abfluss der Chorioidealgefässe bilden 5 Venae vorticosae. Sie entspringen in der äquatorialen Verdünnung der Sclera und ziehen meridional nach hinten mit Ausnahme der V. inferior externa, die stark geschlängelt nach innen verläuft und sich mit der im verticalen Meridian verlaufenden V. inferior vereinigt. Die beiden untern Venen sind die stärksten, stark ist auch die V. vorticiosa interna, dagegen sind V. externa und V. superior nur schwache Gefässe.

Das Tapetum ist 160  $\mu$  dick und besteht aus 16—18 Schichten von Zellen (s. Taf. 2, Fig. 6). Die Zellen sind rechteckig gestaltet, oder sie sind auf der einen Seite rechtwinklig abgeschnitten und laufen auf der andern Seite spitz zu. Die durchschnittliche Länge beträgt

35  $\mu$  bei 10  $\mu$  Dicke. Die Kerne sind rund und liegen in der Zellmitte, ihr Durchmesser beträgt 6  $\mu$ . Durchbohrt wird das Tapetum von zahlreichen Capillaren von etwa 10  $\mu$  Dicke, die häufig mit trichterförmigen Erweiterungen von 20  $\mu$  Breite aus den kleinen Chorioidealgefässen entspringen.

Die *Choriocapillaris* stellt eine Schicht von 6  $\mu$  Dicke dar. Das Tapetum erfüllt den Augengrund und reicht im Allgemeinen bis zum Aequator, nur aussen oben reicht es auf eine Strecke von 14 mm über den Aequator hinaus bis unmittelbar an die Grenze der Ciliarfortsätze heran. Die Farbe ist ein metallisch glänzendes Hellgelb.

Die Pupille ist oval, ihre Länge beträgt 5 mm, ihre Breite 2,5 mm.

Die Iris stellt einen Ring von 9–10 mm Breite dar, an der Wurzel ist sie 1 mm dick, am Pupillarrande nur 0,25 mm. Ihre Muscularität ist ungemein stark entwickelt und überwiegt bei weitem das Stroma. Der *Sphincter iridis* ist am Pupillarrande etwa 200  $\mu$  dick, nimmt also hier fast die ganze Dicke der Iris ein. Nach dem ciliaren Rande hin verdickt er sich und erreicht seine grösste Dicke mit 600  $\mu$  in einer Entfernung von etwa 2,3 mm von der Iriswurzel. Sein Ende findet er in 1,5 mm Entfernung vom ciliaren Rande. Der *Dilatator iridis* beginnt am Pupillarrande als ca. 20  $\mu$  dicke Muskelschicht, er liegt in seinem ganzen Verlauf der Rückseite des *Sphincter* an und verdickt sich gegen die Iriswurzel hin, die er erreicht und hier seine grösste Dicke von 120  $\mu$  hat. Das interstitielle Bindegewebe ist beim *Sphincter* nur schwach entwickelt und enthält schwach pigmentirte Zellen. Zwischen den Fasern des *Dilatators* findet sich überhaupt kein Bindegewebe, er stellt nur ein einziges Bündel dar. In seinem ganzen Verlauf finden sich in den Fasern selbst zahlreiche feine Pigmentkörnchen.

Die *Pars iridica retinae* stellt eine 20  $\mu$  dicke, völlig schwarze Schicht dar, an der keinerlei Einzelheiten zu erkennen sind. Die Gefässe der Iris sind ungemein spärlich, von der Wurzel her dringen einige radiäre Gefässe an der Vorderfläche in die Iris ein. Vor der Muskelschicht, in das Lumen der Vorderkammer vorspringend, liegt, 6,8 mm vom ciliaren Irisrande entfernt, ein grosses, dickwandiges Gefäss, von einer Anzahl kleinerer, gleichfalls circularer Gefässe begleitet. Das grosse Gefäss, nach DOSTOIEWSKY (51, p. 118) die Arterie des *Circulus iridis major*, hat elliptischen Querschnitt, das Lumen ist 180  $\mu$  breit und 80  $\mu$  hoch, die Wandung 40  $\mu$  dick. Ueber die Gefässvertheilung in der Iris entnehme ich ROSENTHAL'S Arbeit (3, p. 686 f.) Folgendes: „In dem Netz von zahllosen Gefässen

unterscheidet man die längern und kürzern Ciliarpulsadern sehr deutlich. Diese laufen etwas geschlängelt vom hintern Rande gegen die Axe; jene theilen sich auf jeder Seite in zwei Aeste, die divergirend um den Pupillarrand sich ausbreiten und sich dann mit einander so verbinden, dass sie einen rautenförmigen Kreis bilden. Vor dieser bogenförmigen Gefässausbreitung sind die Gefässzweige weniger zahlreich, auch dünner und daher erscheint auch hier die Haut selbst dünner als im hintern Theil.“

Von der Grundplatte des Corpus ciliare erheben sich 100 Ciliarfortsätze. Es sind sehr dünne, dreieckige Blätter, die am Rande verdickt erscheinen. Die Blätter sind nur  $30 \mu$  dick, an den Stellen, wo grössere, meridionale Gefässe verlaufen, sind sie auf etwa  $130 \mu$  verdickt. Die Ränder sind in einer Breite von  $1,5-1,7$  mm verdickt auf  $180-200 \mu$ . Falten fehlen auf der Fläche der Fortsätze ganz, Der gegenseitige Abstand der Ciliarfortsätze beträgt vorn, nahe dem Iriswinkel,  $0,6-0,8$  mm, nach hinten nimmt er auf  $0,9-1$  mm zu. Die Höhe der Ciliarfortsätze beträgt  $3$  mm, ihre Länge  $11$  mm. Die Pars ciliaris retinae ist  $20 \mu$  dick, wovon auf das Pigmentblatt  $14 \mu$ , auf das Epithel nur  $6 \mu$  kommen. Das Stroma der Fortsätze enthält sehr viele, dicht neben einander gelegene, meridional verlaufende Gefässe, von denen die grössern, wie oben erwähnt, eine Verdickung der Blätter bewirken. Zwischen den Gefässen liegen wenige grosse, dunkel pigmentirte Bindegewebszellen. Ueber die Gefässe der Processus ciliares macht ESCHRICHT genauere Angaben (7, p. 594). Er sagt: „Arterien und Venen bilden eine flache und (mit Ausnahme da, wo Arterien und Venen sich kreuzen) einfache Ausbreitung zwischen den zwei Platten der Fortsätze. Alle Gefässe haben aber ihre Stämme dem festsitzenden Rande zunächst, die kleinsten Zweige oder die Uebergänge von Arterien in Venen vorzüglich dem Rücken zunächst, doch auch sonst überall im Innern der Falten. Die Arterien kommen fast alle von einem verhältnissmässig starken Stamme, der vorn, unweit des vordern Randes hineinsteigt, sich dem Rücken nähernd stark rückwärts beugt und sich endlich in der ganzen Strecke des Fortsatzes in Haargefässe auflöst. Von diesen sammeln sich die Venen in mehrere Stämme, die alle dadurch von den Arterien gleich zu unterscheiden sind, dass sie nach hinten herabsteigen, während die Arterien alle von vorn emporsteigen.“ Die Grundplatte des Corpus ciliare enthält eine einfache Schicht ziemlich dicht liegender, grosser, meridionaler Gefässe. Ihre Durchmesser schwanken erheblich, von  $80$  bis  $260 \mu$ . Straffes Bindegewebe verbindet die Gefässe und enthält in

grosser Zahl Pigmentzellen. Der *Musculus ciliaris* besteht aus einigen wenigen, ganz schwachen, circulären Bündelchen, Stärker ist der *Musculus tensor chorioideae* ausgebildet. Es besteht aus isolirten Bündeln oder Gruppen von Bündeln von recht verschiedner Stärke, 80, 100, 180  $\mu$  dick. Ihre gegenseitige Entfernung beträgt 1,2 mm, was für den ganzen Umfang 77 Bündel oder Bündelgruppen ergeben würde.

Das Innenblatt der *Retina* ist im Augenrunde 340  $\mu$  dick. Die Dicke der Stäbchenschicht beträgt 80  $\mu$ , die Dicke der einzelnen Stäbchen 3,33  $\mu$ . Da die *Retina*fläche 1980 qmm beträgt, ergibt sich die Gesamtzahl der Stäbchenzellen der *Retina* zu 227 Millionen. Zapfen konnten bei *Phoca vitulina* ebenso wenig wie bei irgend einem andern Pinnipedier nachgewiesen werden, so dass ihr Vorkommen höchst unwahrscheinlich erscheint, wenn auch ihre Abwesenheit nicht mit vollster Sicherheit behauptet werden kann, da die Netzhäute nicht ganz frisch waren und vielfach sehr erhebliche Zerfallserscheinungen zeigten. Die äussere Körnerschicht ist 70  $\mu$  dick und besteht aus etwa 20 Schichten von Kernen. Die Durchmesser der Kerne betragen 3,5  $\mu$ . Die äussere reticuläre Schicht ist 30  $\mu$  dick, die innere Körnerschicht misst 60  $\mu$  und besteht aus 7 Schichten von Kernen, die 4  $\mu$  Durchmesser haben. Die innere reticuläre Schicht ist 50  $\mu$  dick und zu innerst das *Ganglion optici* und die Nervenfaserschicht sind zusammen auch 50  $\mu$  dick.

Nach den Untersuchungen von J. H. CHIEVITZ (65 u. 72) hat *Phoca vitulina* auch eine *Area centralis*; sie hat einen ähnlichen Bau wie bei der Katze und bei *Mustela erminea* (65, p. 171). Mit blossem Auge ist sie nicht sichtbar, sie ist rund und liegt ein wenig nach hinten vom *Opticuseintritt* (s. auch 72, p. 326).

Die Anzahl der Stäbchen auf 1 qmm *Retina* beträgt etwa 110000, die der äussern Körnerzellen dagegen etwa 1512500, also mehr als 13mal so viel. Die Zahl der innern Körnerzellen wurde auf 78100 berechnet, der Werth ist wohl ziemlich fehlerhaft, da wegen der eigenthümlichen Anordnung der Zellen in der innern Körnerschicht es schwer ist, brauchbare Mittelwerthe zu bekommen, jeden Falls aber ist die Zahl der innern Körnerzellen nicht grösser als die der Stäbchen.

Der *Nervus opticus*, durch dünne Septen in zahlreiche Stränge getheilt, ist rund und hat 2,3 mm Durchmesser. Die Dicke der Fasern ist sehr verschieden, neben 8  $\mu$  dicken Fasern finden sich solche von nur 4  $\mu$  Dicke in grosser Zahl. Die Gesamtzahl der Fasern beträgt

etwa 147 000. Es kommen danach im Durchschnitt auf 1 qmm Retinafläche 74 Nervenfasern. Vergleicht man die Zahl der Opticusfasern mit der der Stäbchen, so kommen auf jede Faser 1544 Stäbchen.

Der Opticus ist bei seinem Eintritt in die Sclera umgeben von einem dichten Geflecht grosser Ciliargefässe, die durch wenig, aber festes Bindegewebe verbunden sind. Die Dicke der Scheide beträgt in horizontaler Richtung 8, in verticaler 5 mm.

An der Linse sind Abweichungen von der Kugelform nicht festzustellen, Axe wie Durchmesser messen 14 mm. Drückt man die Axe in Theilen der Bulbusaxe aus, so beträgt sie 1:2,429, der Durchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers 1:2,5. Die gekkigen Linsenfasern sind 8  $\mu$  breit und 2  $\mu$  dick.

Die Länge der Lidspalte beträgt 21 mm bei 0,5 mm Breite. Das Oberlid ist breiter als das Unterlid, ersteres 16,5 mm breit, letzteres 13,5. Temporal ist der Saccus conjunctivalis 12 mm tief, nasal nur 6 mm. Die Nickhaut spannt sich vom temporalen Augenwinkel zum nasalen und reicht von hier aus noch 11 mm weit am Fornix conjunctivae superior entlang. Ihre grösste Höhe erreicht sie im verticalen Meridian mit 13 mm. Den Nickhautknorpel beschreibt ESCHRICHT (7, p. 576) genau: „Er ist über 1 Zoll lang, seine 2 Zweige trennen sich an dem freien Rande der Nickhaut in einen stumpfen, aber ausgeschweiften Winkel. Der Schaft biegt sich um den Augapfel herum und hat demgemäss eine concave und eine convexe Fläche mit zwei fast parallelen Seitenwänden. Das freie Ende des Schaftes ist convex abgeschnitten. Der ganze hintere Theil ( $\frac{2}{3}$ ) des Schaftes steckt in der HARDER'schen Drüse, die sehr länglich ist und wie eine weiche Scheide dieses Knorpels erscheint. Die Thränendrüse ist klein aber sehr deutlich.“

#### Entwicklung des Auges von *Phoca vitulina*.

Zu dieser Darstellung soll ausser der jungen *Phoca vitulina* auch der Embryo von *Phoca groenlandica* herangezogen werden, da bei so jungen Embryonen die Speciesunterschiede sicher nicht so gross sind, dass nicht der hierdurch in der Darstellung entstehende Fehler vernachlässigt werden könnte.

Eine allgemeine Uebersicht über die Wachstumsverhältnisse des *Phoca*-Auges mögen folgende Zahlen geben. Setzt man die Länge des Bulbusdurchmessers des Embryos von *Phoca groenlandica*, der als Stadium I bezeichnet werden soll, gleich 1, so ist der Bulbusdurch-

messer des neugeborenen Thieres, Stadium II, gleich 6,352 und der des erwachsenen Thieres, Stadium III, gleich 7,486. Für die Bulbusaxe stellen sich die Verhältnisse folgendermaassen:

Stadium I	1,0
Stadium II	7,611
Stadium III	9,08

Man ersieht hieraus, dass die Axe stärker wächst als der Durchmesser, wodurch das bei Stadium I stark elliptische Auge sich mehr der Kugelform nähert.

Einen noch genauern Einblick in die Wachstumsverhältnisse der Axe erhält man, wenn man folgende 3 Abschnitte gesondert betrachtet: 1) den Augengrund, nach vorn vom Aequator begrenzt; 2) den vordern Abschnitt der Sclera zwischen dem Aequator und der Ebene des Cornealrandes und 3) die Höhe der Cornea.

Von diesen 3 Abschnitten zeigt der Augengrund das stärkste Wachstum. Die Grössenverhältnisse sind:

Stadium I	1,00 für die Tiefe des Augengrundes
Stadium II	10,07
Stadium III	12,00

Etwas schwächer betheiligt sich der vordere Abschnitt der Sclera an der Vergrößerung. Die entsprechenden Zahlen sind:

Stadium I	1,00
Stadium II	8,235
Stadium III	10,745

Während aber auch das Wachstum dieses Abschnitts noch recht bedeutend ist, bleibt die Cornea im Wachstum zurück. Setzt man ihre Höhe für Stadium I = 1,00, so beträgt sie für Stadium II 3,33 und für Stadium III 2,941.

Es hat hier also ein Wachstum nur bis zur Geburt stattgefunden, und auch dieses ist im Vergleich zu dem Gesamtwachstum des Bulbus sehr gering, kaum halb so stark wie dieses. Von der Geburt an findet aber eine absolute Reduction der Höhe der Cornea statt, die beim Neonaten noch 3,4 mm hoch, beim Erwachsenen nur 3 mm in der Höhe misst. Doch nicht nur in der Höhe findet eine Reduction der Cornea statt, auch der Antheil, den sie am Aufbau des Bulbus nimmt, wird geringer, die Cornea wird flacher und ihr Bogen immer kleiner. Der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, wird ausgedrückt durch das Verhältniss ihres Durchmessers zu dem des Bulbus. Dieses Verhältniss beträgt bei:

Stadium I	1 : 1,22
Stadium II	1 : 1,427
Stadium III	1 : 1,429

Das Flacherwerden der Cornea ersieht man aus dem ständigen Grösserwerden des Krümmungsradius, der bei

Stadium I	2,3 mm
Stadium II	17,15 „
Stadium III	26,5 „

beträgt. Endlich zeigt sich auch die Verkleinerung des Cornealbogens in auffallender Weise. Dieser misst bei

Stadium I	112°
Stadium II	72°
Stadium III	55°

Wie die Formverhältnisse der Sclera, so ändern sich auch ihre Dickenverhältnisse nicht unerheblich. Die dünnste Stelle liegt stets im Aequator, aber das Verhältniss ihrer Dicke zu der des Augengrundes und des vordern Sclerasegments ändert sich wesentlich. Um diese Verhältnisse deutlich zu zeigen, giebt die folgende Tabelle:

die Dicke der Sclera im vordern Bulbusabschnitt (1),  
die im Aequator (2)  
und im Augengrunde (3),

alle ausgedrückt in Theilen der Bulbusaxe des betreffenden Thieres:

	1	2	3
Stadium I	1 : 22,03	1 : 44,06	1 : 29,26
Stadium II	1 : 15,83	1 : 95,00	1 : 14,25
Stadium III	1 : 13,6	1 : 68,00	1 : 11,33

Man ersieht hieraus, dass bei I die grösste Dicke im vordern Bulbusabschnitt liegt und auch im Aequator die Sclera noch ziemlich dick ist. Bei II ist die Sclera im Aequator am dünnsten, relativ noch nicht einmal halb so dick wie bei I. Die Dicke des Augengrundes übertrifft hier die des vordern Theils der Sclera, und so bleibt es auch bei III, wo bemerkenswerter Weise die Aequatorialdicke wieder zugenommen hat.

Es bleiben noch die Dickenverhältnisse der Cornea zu betrachten, die nicht ohne Interesse sind. Die Zusammenstellung giebt unter

- 1 die Randdicke,
- 2 die Scheiteldicke in Theilen der Bulbusaxe:

	1	2
Stadium I	1 : 37,45	1 : 37,45
Stadium II	1 : 47,5	1 : 95
Stadium III	1 : 17	1 : 57

Wir sehen von I auf II eine bedeutende Verdünnung der Cornea eintreten, eine Verdünnung, die in der Mitte ganz erheblich stärker ist als am Rande. Dann verdickt sich bis zum erwachsenen Thier hin der Cornealrand derart, dass er nicht nur dicker als beim Neugeborenen, sondern auch dicker als bei I wird.

Der Hornhautscheitel erfährt zwar auch gegenüber dem Neonaten eine Verdickung, doch eine weit geringere als der Cornealrand, und jeden Falls bleibt er wesentlich dünner (relativ) als beim Embryo I.

Zwischen die Sclera und die Grundplatte des Corpus ciliare schiebt sich am Cornealrande das Ligamentum pectinatum ein. Sein bedeutendes relatives Wachsthum erkennt man aus folgenden Angaben: Die grösste Dicke am Cornealrande ist bei II 13mal so gross wie bei I und bei III sogar 30,5mal so gross, was bei einem linearen Gesamtwachsthum von 1 : 6,919 im Durchschnitt für den Bulbus als sehr bedeutend erscheint. Auch seine Ausdehnung vom Cornealrande nach hinten wächst stark; sie ist bei II 11,76mal so gross wie bei I und bei III 17,64mal so gross. Das Ligamentum pectinatum hat, da seine Stränge Blutgefässe enthalten, die Bedeutung eines Gefässplexus.

Die Chorioidea ist bei I noch nicht als gesonderte Anlage vorhanden.

Die Pupille verkleinert sich im Laufe der Entwicklung; bei I hat sie etwa den Durchmesser der Linse, 2,7 mm, d. h. in Theilen des Cornealdurchmessers 1 : 1,41. Bei II ist sie kreisrund, mit 5 mm Durchmesser, d. h. 1 : 4,1 des Cornealdurchmessers, und bei III ist sie längs oval, 5 mm lang und nur 2,5 mm breit, also absolut nur halb so breit wie bei II. In Theilen des Cornealdurchmessers misst sie horizontal 1 : 4,9, vertical 1 : 9,8.

In demselben Maasse, wie sich die Pupille verkleinert, vergrössert sich natürlich die Iris.

Eine sehr bedeutende Entwicklung gewinnt das Corpus ciliare, sowohl an Höhe, wie an Länge wachsen die Ciliarfortsätze beträchtlich. Setzt man wieder die Dimensionen der Ciliarfortsätze von Stadium I gleich 1, so beträgt bei Stadium II die Höhe 10,6, die Länge 19,15 und bei Stadium III die Höhe 23,53, die Länge 23,4.

Aufmerksamkeit verdient noch die Gefässvertheilung im Stroma der Ciliarfortsätze. Bei II finden sich im proximalen Theil der Fortsätze nur sehr wenige meridional verlaufende Gefässe, und nur am distalen Rande ziehen 2 oder 3 grössere dieser Art. Bei III dagegen enthält das Stroma sehr viele, dicht neben einander liegende meridionale Gefässe, von der Grundplatte des Ciliarkörpers an bis zum distalen Rande hin.

Ein *Musculus ciliaris* konnte bei II nicht aufgefunden werden, auch bei III ist er ja ungemein schwach entwickelt, dagegen besteht der *Tensor chorioideae* bei II aus etwa 50 meridionalen Bündeln, die ebenso stark sind wie die etwa 77 Bündel beim erwachsenen Thier.

Die *Retina* verdoppelt im Lauf der Entwicklung ihre Dicke, bei I ist sie  $170 \mu$  dick, bei III  $340 \mu$ . Bei II ist sie nur  $30 \mu$  dünner als bei III.

Von besonderm Interesse ist das Verhältniss der äussern und innern Körner. Bei I kommen auf 18—20 Schichten äusserer Körner 8—10 Schichten innerer, das Verhältniss ist also wie 1:2,25 oder 1:2. Beim Stadium II enthält die äussere Körnerschicht 18—20 Schichten, wie bei I, die innere 10—12, also etwas mehr, so dass sich das Verhältniss stellt wie 1:1,8 oder 1:1,66. Ganz anders stellen sich dann wieder bei III die Verhältnisse, wo auf 20—22 Schichten äusserer Körner nur 7 Schichten innere kommen, das Verhältniss beider sich also wie 1:2,86 oder sogar 1:3,14 stellt.

Die *Retina* verfolgt also in der embryonalen Entwicklung einen andern Weg als in der postembryonalen, in ersterer ändert sich das Verhältniss der Körnerschichten in dem Sinne, dass die Anzahl äusserer Körner, die auf ein inneres kommen, abnimmt, in der postembryonalen Entwicklung dagegen, wo die functionellen Reize einwirken, vermindert sich die Zahl der innern Körner relativ, es kommen auf ein inneres mehr äussere als ursprünglich. Die Stäbchenzellen fehlen bei I noch, bei II sind sie  $50 \mu$  lang, bei III  $80 \mu$ ; ihre Dicke hat dabei keine Aenderung erfahren.

Der *Opticus* weist von Stadium II zu III nur ein ganz geringes Dickenwachsthum auf, ein stärkeres zeigen viele Nervenfasern, sie haben bei II alle durchschnittlich  $4 \mu$  Durchmesser, bei III dagegen finden sich neben einer grossen Anzahl Fasern, die diese Dicke beibehalten haben, auch in sehr grosser Zahl solche, die  $8 \mu$  im Durchmesser haben. Die Rechnung ergibt, dass die absolute Anzahl der *Opticus*fasern beim Erwachsenen kleiner ist als beim Neugeborenen, bei erstem beträgt sie 147000, bei letztem 282000. Noch grösser

sind die Unterschiede, wenn man die Zahl der Fasern auf 1 qmm Retina berechnet. Während II 177 Fasern auf diesem Raum hat, muss sich das erwachsene Thier mit 74 auf dem gleichen Raum begnügen. Da die Stäbchen sich entsprechend dem Flächenwachsthum der Retina vermehrt haben, so kommt, während bei II auf 648 Stäbchen eine Opticusfaser entfiel, bei III erst auf 1544 Stäbchen eine Faser.

Den eigenthümlichen Unterschied in der embryonalen und post-embryonalen Entwicklung erkennt man wie bei Retina und Cornea auch bei der Linse. Die folgende Tabelle giebt unter

1 die Linsenaxe in Theilen der Bulbusaxe, und

2 den Linsendurchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers für die drei Stadien:

	1	2
Stadium I	1 : 1,545	1 : 1,692
„ II	1 : 2,714	1 : 2,57
„ III	1 : 2,429	1 : 2,5

Man ersieht hieraus, dass in der embryonalen Entwicklung eine relative Verkleinerung der Linse erfolgt, so dass das neugeborene Thier die relativ kleinste Linse hat; von da an nimmt ihre Grösse wieder zu. Die vollständige Kugelform, welche die erwachsene Linse auszeichnet, wird erst allmählich erreicht. Bei II sind auch beide Flächen der Linse gleich hoch, aber es fehlt jeder noch eine Kleinigkeit zur genauen Halbkugel. Ganz anders bei I, hier ist die Vorderfläche ziemlich flach, ihre Höhe verhält sich zu der der Hinterfläche wie 1 : 1,375, und während letztere fast eine genaue Halbkugel bildet, beträgt der Bogen der Vorderfläche nur 141°. Der Krümmungsradius der Vorderfläche beträgt 1,441 mm, der der Hinterfläche 1,382 mm.

## 5. *Halichoerus gryphus* NILSS.

### I. Neugeborenes Thier.

12 Stunden alt, in Solutio Perenyi conservirt. Länge des Thiers betrug 56 cm (s. Fig. G).

Die Gestalt des Bulbus weicht nur wenig von der Kugelform ab, Horizontal- und Verticaldurchmesser sind einander gleich, 26,5 mm lang, die äussere Augenaxe misst 26 mm. Die Aequatorialebene liegt 11 mm hinter dem Cornealrande. Ein Sulcus corneae ist nicht zu unterscheiden. Die Cornea ist etwas stärker gewölbt als

die Sclera, ihr Krümmungsradius beträgt 12 mm, der der Sclera 13,13 mm. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleraldurchmesser ist 1:1,559. Der Bogen der Cornea beträgt  $95^\circ$ , der der Sclera  $279^\circ$ .

Die Cornea ist kreisrund, ihr Durchmesser beträgt 17 mm, ihre Höhe 3,5 mm. Im Scheitel ist sie nur wenig dünner als am Rande, hier 1 mm dick, dort 0,7 mm.

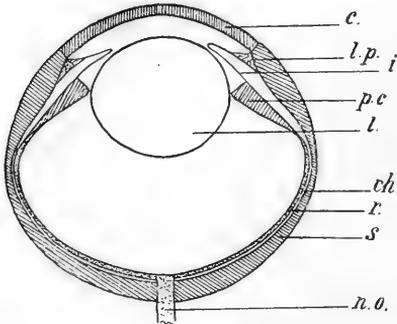


Fig. G. *Halichoerus gryphus* NILSS. Neonatus. Verticalsechnitt. 3/2. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Die Cornea propria besteht nur in ihrem cameralen Theil aus deutlich gesonderten, glatten Lamellen. Die Lamellen liegen einander sehr fest an, von Zeit zu Zeit aber weichen sie bogenförmig aus einander und bilden so Lymphschläuche, die ein weiteres Lumen haben als die gewöhnlichen Lymphspalten, die sich auch in der Cornea neben den erweiterten Lymphräumen finden. Die Querschnitte der Lymphschläuche sind linsenförmig, ihre Dimensionen sind verschieden,

die Breite beträgt etwa  $20 \mu$ , die Dicke  $8-10 \mu$ . Der unter dem Cornealepithel gelegene Theil der Cornea propria zeigt ein sehr unregelmässiges Bild, hier fehlen gesetzmässig angeordnete Lamellen ebenso wie Lymphschläuche, die Propria besteht aus stark gewellten einzelnen Fasern, die ein dichtes Geflecht bilden. Die Dicke dieses Fasergeflechts beträgt etwa  $60 \mu$  im Scheitel, am Rande verschwindet es. Eine Elastica anterior fehlt, ebenso eine Elastica posterior.

Das Cornealepithel ist sowohl am Rande wie im Scheitel etwa  $30-40 \mu$  dick. Sehr eigenartig ist seine Verhornung. Die sämtlichen Epithelzellen sind von einem Maschenwerk von verhornter Substanz umspannen. Zwischen den tiefen Cylinderzellen, die etwa  $20 \mu$  hoch und  $8-10 \mu$  breit sind und grosse ovale Kerne haben, erscheinen die Wände des Maschenwerks als dünne Streifen von kaum mehr als  $1 \mu$  Dicke. Um die oberflächlichen polyedrischen und platten Zellen nimmt die Dicke der verhornten Substanz immer mehr zu, den Zellinhalt endlich fast völlig verdrängend.

Beachtenswerth ist, dass auch an der Basalseite der tiefen Cylinderzellen eine Schicht verhornter Substanz ausgeschieden ist, die also die Epithelzellen von der Cornea propria trennt.

Die Sclera ist dicht hinter dem Cornealrande 1,25 mm dick, in der Mitte des prääquatorialen Segments sogar 1,5 mm. Dann verdünnst sie sich rasch und misst im Aequator nur 0,25 mm. Gegen den Augengrund wird sie wieder dicker und erreicht hier ihre grösste Stärke mit 1,6 mm.

Die Chorioidea ist 120  $\mu$  dick und in grosser Ausdehnung dunkel braunschwarz pigmentirt, das Tapetum lucidum ist nur schwach zu erkennen als blaugrauer Schimmer im Augengrunde; es erreicht den Aequator nicht, doch sind seine Grenzen nicht scharf zu bestimmen.

Die Chorioidea ist sehr einfach gebaut, man kann an ihr nur das Stratum vasculosum unterscheiden, das 70  $\mu$  dick ist. Das Tapetum ist 50  $\mu$  dick und besteht aus etwa 12 Schichten rechteckiger Zellen, die bei 4–5  $\mu$  Dicke etwa 24  $\mu$  lang sind. Auffallend ist, dass nirgends Gefässe aufgefunden werden konnten, die das Tapetum durchsetzen und sich zu einer Choriocapillaris vereinigen. Die Choriocapillaris fehlt auf diesem Stadium noch vollständig.

Den Abfluss der Chorioidealf Gefässe bilden 6 Venae vorticosae, 2 stärkere obere, 2 schwächere untere, je 1 nasal und temporal.

Die Grundplatte des Corpus ciliare stellt einen Ring von 6 mm Breite dar, auf dem sich etwa 85 Ciliarfortsätze erheben. Die Form der Fortsätze ist die dreieckiger, sehr dünner Platten; ihre Höhe beträgt 1,5, die Kantenlänge 6,5 mm. Ausser den Hauptfalten, auf welche sich die angegebenen Zahlen beziehen, trägt das Corpus ciliare noch eine Menge Nebenfalten, es steht fast regelmässig eine solche zwischen je 2 Hauptfalten. Die Höhe dieser Falten beträgt etwa 1 mm. Die Dicke der Falten beträgt nur etwa 60  $\mu$  an der Wurzel, 80  $\mu$  am freien Rande. Das Stroma besteht vorwiegend aus Bindegewebe, es enthält nur wenige Blutgefässe. Das Pigmentblatt ist etwa 16  $\mu$  hoch, das Epithel der Ciliarfortsätze sogar nur 8  $\mu$ . Die Grundplatte des Ciliarkörpers enthält nur wenige und schwache Gefässe, in dem reich entwickelten, aus festem Bindegewebe bestehenden Stroma ist eine enorme Menge schwarzen Pigments angehäuft. Die Musculatur ist schwach und besteht aus wenigen circulären und etwas zahlreichern meridionalen Fasern.

Die Iris stellt einen Ring von 3,7 mm Breite dar, ihre Dicke beträgt an der Wurzel 255  $\mu$ , am Rande 85  $\mu$ .

Die Pupille ist ein senkrecht gestelltes Oval von 6,5 mm Höhe und 5,5 mm Breite.

Den Hauptantheil am Aufbau der Iris nimmt die starke Muscular. Gefässe liegen nur einige wenige an der camerale Fläche der Iris, frei in die Vorderkammer hineinragend. Von der Iriswurzel aus erstreckt sich eine Platte straffen Bindegewebes, das ungeheuer viel tiefschwarzes Pigment enthält, in die Iris hinein. Etwa 0,8—0,9 mm vom Ciliarrande entfernt, keilt diese Platte zungenförmig aus. Hier beginnt der Sphincter iridis, der von da bis zum Pupillarrande bei weitem den grössten Theil des Irisquerschnitts einnimmt. Zwischen seinen Bündeln liegen zahlreiche schwarz pigmentirte Bindegewebszellen.

Der Dilatator iridis hat seine grösste Dicke am Ciliarrande der Iris, wo er reichlich 40  $\mu$  dick ist, er wird im weitem Verlauf der Iris dünner, misst im grössten Theil derselben nur etwa 20  $\mu$  und verschwindet gegen den Pupillarrand hin, den er nicht ganz erreicht. Er ist dadurch ausgezeichnet und von andern Gebilden musculöser oder bindegewebiger Natur leicht zu unterscheiden, dass seine lang gestreckten Muskelzellen braunschwarzes Pigment in kleinen Tröpfchen enthalten, wie es auch in der Pars iridica retinae vorkommt, während der Sphincter iridis in seinen Muskelzellen kein Pigment führt und die Bindegewebszellen des Stroma ganz gleichmässig schwarz erscheinen und keine Sonderung des Pigments in Tröpfchen erkennen lassen. Das Pigmentblatt und das Innenblatt der Pars ciliaris retinae sind je 10  $\mu$  dick, das Innenblatt enthält weniger Pigment als das Aussenblatt.

Das Aussenblatt der Retina ist im Bezirk des Tapetum lucidum zu einer endothelartigen Schicht von nur etwa 4  $\mu$  Dicke mit winzigen Kernen reducirt.

Das Innenblatt hat im Augenrunde eine Dicke von 205  $\mu$ . Hiervon entfallen auf die Schicht der Stäbchen nur 10  $\mu$ , sie sind sehr wenig entwickelt, es stehen auf einer Strecke von 10  $\mu$  etwa 4 Stäbchen, die Dicke der einzelnen Stäbchen beträgt etwa 2  $\mu$ . Die äussere Körnerschicht ist 60  $\mu$  dick und besteht aus etwa 20 Schichten von Kernen, die im Durchschnitt 3  $\mu$  Durchmesser haben. Die äussere reticuläre Schicht ist 14  $\mu$  dick. Die innere Körnerschicht besteht aus etwa 6 Schichten von Kernen, sie ist 36  $\mu$  dick, und die Durchmesser der ovalen Kerne, die bei weitem nicht so dicht liegen wie in der äussern Körnerschicht, betragen in der Längsrichtung etwa 8, in der Querrichtung 5  $\mu$ , sind also sehr erheblich grösser als die Kerne der äussern Körnerschicht, dem Volumen nach mehr als 8mal so gross.

Die innere reticuläre Schicht ist 40  $\mu$  dick, und das Ganglion

*nervi optici* mit der Nervenfaserschicht zusammen misst  $45 \mu$ . Die Ganglienzellen sind gering an Zahl, ihre Grösse ist ziemlich beträchtlich, bei ihrer unregelmässigen Gestalt sind Zahlenangaben schwer zu machen, doch scheint der mittlere Durchmesser  $25-30 \mu$  zu betragen. Sehr gross ist der Kern, der etwa  $12 \mu$  im Durchmesser hat und einen grossen Nucleolus von etwa  $4 \mu$  Durchmesser enthält. Dieses Kernkörperchen ist also noch grösser als die ganzen Kerne der äussern Körnerzellen.

Vergleicht man die Zahl der Stäbchen und die der Körnerzellen, so ergiebt sich, dass die äussern Körner die Zahl der Stäbchen enorm übertreffen. Auf 1 qmm Retina stehen keines Falls mehr als 150 000 Stäbchen, dagegen enthält die äussere Körnerschicht auf die gleiche Fläche 1 000 000 Zellen. Die innere Körnerschicht dagegen enthält nur 154 000 Zellen, also etwa soviel, wie wir im Maximum für die Stäbchen annehmen können.

Ganz ungemein zahlreich und stark sind in der Retina die MÜLLER'schen Stützfasern. Ihre kegelförmigen Endstücke, die die *Limitans interna* bilden, sind  $6 \mu$  breit, die Fasern selbst haben eine Breite von etwa  $2 \mu$ .

Der *Nervus opticus* tritt am hintern Augenpol in den Bulbus ein, er ist rund und  $1,465 \text{ mm}$  dick. Die Fasern liegen sehr dicht und sind von verschiedener Dicke, neben solchen von  $2-3 \mu$  Durchmesser finden sich zahlreiche von  $4 \mu$  und wenige, die sogar  $8 \mu$  messen. Nimmt man als Durchschnitt den Durchmesser von  $4 \mu$ , so erhält man als Maximalzahl der Fasern 134 000. Da die Fläche der Retina etwa  $1332 \text{ qmm}$  beträgt, so entfallen auf je  $1 \text{ qmm}$  etwa 100 Opticusfasern, während, wie wir sahen, auf die gleiche Fläche 1 000 000 äussere Körnerzellen entfielen.

Die Linse ist nicht ganz kuglig, doch weicht sie nicht sehr von dieser Form ab, die Axe ist  $10,5 \text{ mm}$  lang, der Durchmesser beträgt  $12 \text{ mm}$ . Der Durchmesser der Linse verhält sich zum Bulbusdurchmesser wie  $1:2,208$ , zum Cornealdurchmesser wie  $1:1,416$ . Die Linsenaxe verhält sich zur Bulbusaxe wie  $1:2,476$ .

## II. Erwa ch s e n e s Th i e r.

12 Stunden post mortem in Solutio Perenyi conservirt. Es ist der Vater des oben beschriebenen neugeborenen *Halichoerus* aus dem Zoologischen Garten zu Breslau (s. Fig. H).

Der Bulbus ist in der Richtung der Axe etwas verkürzt, diese misst nur  $33 \text{ mm}$ , während der äquatoriale Durchmesser, der in hori-

zontaler und verticaler Richtung gleich ist, 39 mm lang ist. Die Aequatorialebene liegt 13 mm hinter der Fläche des Cornealrandes, ein Sulcus corneae fehlt. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleradurchmesser beträgt 1 : 1,44. Das vordere corneale Bulbussegment ist flacher als das hintere sclerale.

Die Cornea ist kreisrund, ihr Durchmesser beträgt 27, ihre Höhe 3,5 mm, sie ist am Rande viel stärker gewölbt als in der Mitte, schon in einer Entfernung von 2 mm vom Rande ist sie 2 mm hoch; dadurch kommt die eigenartige Gestalt des Cornealgewölbes zu Stande, wie sie auf Fig. H zu ersehen ist. Umgeben ist die Hornhaut von einem Pigmentring von 0,5 Breite.

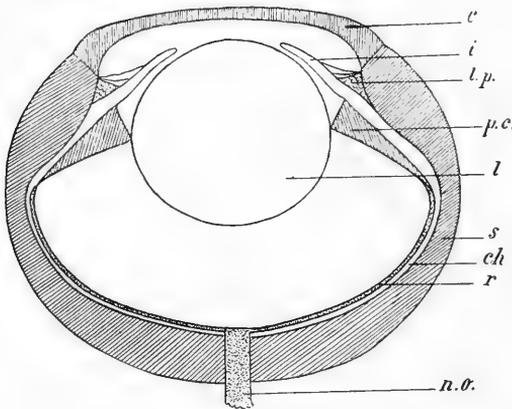


Fig. H. *Halichoerus gryphus* NILSS. Erwachsenes Thier. Verticalschnitt. 3:2. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Am Rande ist die Cornea 2 mm dick, d. h. doppelt so dick wie im Scheitel, der nur 1 mm misst. Das Cornealepithel ist 40—45  $\mu$  dick, am Rande wie im Scheitel. Sämmtliche Zellen des Epithels sind von verhornter Substanz umgeben. Die tiefe Zellschicht, welche der Cornea propria angrenzt, hat auch gegen diese, also an der Basalseite der Zellen eine dünne Schicht (etwa 2  $\mu$  dick) ausgeschieden.

Die oberflächliche Hornschicht, in der keine Zellen mehr zu erkennen sind, ist hier nur 8  $\mu$  dick. Eine Elastica anterior und posterior fehlen. Die Cornea propria besteht aus glatten, sehr dicht gefügten Lamellen. Es finden sich drei Sorten von Lymphwegen. Das erste sind die engen, spaltförmigen Lymphwege, wie sie allgemein in der Cornea gefunden werden. Der zweite Typus, der nur in geringer Häufigkeit vorkommt, besteht einfach in einer Erweiterung der Spalten des ersten Typus zu Röhren, indem die Lamellen bogenförmig aus einander weichen. Die linsenförmigen Querschnitte dieser Lymphröhren haben im Mittel eine Breite von 20—30  $\mu$  bei etwa 10  $\mu$  Höhe. Der dritte Typus der Lymphwege kommt dadurch zu Stande, dass Cornealamellen auf grössere Strecken bogenförmig aus einander weichen

und dass sich zwischen ihnen eine grosse Menge mehr oder weniger senkrechter feiner „Stützfasern“ ausspannen. Es ist dieselbe Bildung, die bei *Phoca vitulina* so stark entwickelt ist, wie Fig. 1, Taf. 2 zeigt. Hier, bei *Halichoerus*, ist die Anzahl wie die Grösse dieser Lymphwege viel geringer als dort.

Die Sclera ist in der Nähe des Cornealrandes 3 mm dick und verdickt sich noch bis gegen die Mitte des prääquatorialen Segments, wo sie 4,6 mm misst; es ist dies die dickste Stelle der Sclera überhaupt. Im Aequator ist sie 1,5 mm dick und im Augengrunde 4 mm.

Die Chorioidea enthält ein Tapetum lucidum von stumpfer, graublauer Farbe, das den ganzen Augengrund bis zur Grenze des Corpus ciliare ausfüllt. Den Abfluss der Aderhautgefässe bilden 6 Venae vorticosae, 2 stärkere obere, 2 schwächere untere, je eine innere und äussere.

Die Dicke der Chorioidea schwankt zwischen 380 und 600  $\mu$ . Das Stratum vasculosum besteht aus zahlreichen grossen Gefässen, das Bindegewebe ist nur schwach entwickelt, es enthält zahlreiche längliche Zellen, die ganz mit dunklem Pigment erfüllt sind. Das Tapetum lucidum ist 50—60  $\mu$  dick und besteht aus 12—14 Zelllagen von je 4  $\mu$  Dicke. Die Zellen sind sehr lang gestreckt, fast faserförmig und enthalten kleine runde Kerne. Zahlreiche feine Capillaren durchbrechen das Tapetum und bilden an seiner Innenfläche die Choriocapillaris.

Es sind 85 Processus ciliares vorhanden, die bei einer Länge von 9 eine Höhe von 3 mm besitzen. Sie sind ungemein dünne, dreieckige Blättchen, ihre freien Winkel sind am Linsenäquator befestigt und dienen so der Linse als Aufhängeapparat.

Das Stroma der Ciliarfortsätze enthält nur wenig Bindegewebe, zum überwiegend grössten Theil besteht es aus Gefässen, von denen einige grössere und eine ganze Anzahl kleinere, meridional verlaufende in jedem Fortsatz vorhanden sind. Die Grundplatte des Ciliarkörpers besteht fast ausschliesslich aus festem, straffem Bindegewebe, das eine Menge schwarz pigmentirter Bindegewebszellen und ungemein wenig Gefässe enthält. Ob ein Ciliarmuskel vorhanden ist, konnte bei dem schlechten Erhaltungszustande nicht festgestellt werden.

Die Pupille ist rund, ihr Durchmesser beträgt 9 mm. Die Iris stellt einen Ring von 7 mm Breite dar. Das stark entwickelte Ligamentum pectinatum setzt mit seinen äussersten Strängen nur 2 mm vom pupillaren Irisrande entfernt an die Vorderfläche der Iris an (s. Fig. H l. p). Vom Ciliarrand aus dringt eine starke binde-

gewebige Grundplatte in die Iris ein, die dadurch in diesem Bezirk eine Dicke von 0,85 mm erhält.

Diese Randpartie ist ziemlich scharf abgesetzt gegen den übrigen Theil der Iris, der nur 0,26 mm dick ist. Während im ciliaren Randtheil die Bindegewebsplatte und einige Gefässe die Hauptmasse der Iris bilden, besteht der pupillare Theil grössten Theils aus Musculatur. Der Sphincter iridis ist etwa 100  $\mu$  dick und reicht vom Pupillarrande bis zum Rande der ciliaren Verdickung. Der Dilatator ist dagegen in den ciliaren Randpartien der Iris stärker entwickelt als in den pupillaren.

Die Retina ist sehr zerrissen und gestattet die Feststellung nur weniger Details. Die Breite der Stäbchenschicht beträgt 50  $\mu$ . Die äussern Körner, die in sehr vielen Schichten über einander liegen, haben einen Durchmesser von 2—3  $\mu$ , die innern Körner, viel geringer an Zahl, haben 4—6  $\mu$  Durchmesser.

Der Opticus tritt am hintern Augenpol an den Bulbus; er ist rund, misst 1,87 mm im Durchmesser. Leider lässt sich über die Dicke der Nervenfasern nichts mehr feststellen.

Die Linse hat einen Durchmesser von 16,8 mm, eine Axe von 16 mm, Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt, die Abweichung von der Kugelgestalt ist gering. Zum Scleradurchmesser verhält sich der Linsendurchmesser wie 1 : 2,32, zum Cornealdurchmesser wie 1 : 1,607. Die Linsenaxe verhält sich zur Bulbusaxe wie 1 : 2,06.

#### Die postembryonale Entwicklung des Auges von *Halichoerus gryphus* NILSS.

Was das Verhältniss der einzelnen Segmente des Bulbus zu einander anlangt, so vergrössert sich der Augengrund in der postembryonalen Entwicklung, seine Höhe verhält sich zur ganzen Axe beim erwachsenen Thier wie 1 : 2, beim Neonaten wie 1 : 2,26. Umgekehrt verkleinert sich das prääquatoriale Segment, dessen Höhe beim Neonaten 1 : 2,36 der ganzen Axe beträgt, beim Erwachsenen nur 1 : 2,54.

Die Cornea wird gleichfalls flacher, wie man schon aus dem Vergleich der Fig. G und H ohne weiteres ersieht, dagegen nimmt der Anteil, den sie am Aufbau des Bulbus nimmt, nicht nur nicht ab, sondern sogar ein wenig zu, denn das Verhältniss ihres Durchmessers zu dem des Bulbus beträgt beim Neonaten 1 : 1,56, beim Erwachsenen 1 : 1,44. An relativer Dicke nimmt die Cornea im Scheitel nur wenig zu, beträchtlich dagegen am Rande.

Erheblicher sind die Dickenveränderungen der Sclera, über die die folgende Tabelle orientirt. Es findet sich in ihr unter

1 die Dicke der Sclera im Augengrunde, unter

2 im Aequator, unter

3 an der dicksten Stelle des prääquatorialen Segments,

alles in Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt.

	1	2	3
Neonatus	1 : 16,25	1 : 104,0	1 : 20,8
Adultus	1 : 8,25	1 : 22,0	1 : 7,17

Am stärksten nimmt danach also die Dicke im Aequator zu, fast um das Fünffache, am wenigsten im prääquatorialen Segment, nicht ganz um das Doppelte. Und im Augengrund ist die Sclera beim Erwachsenen relativ 2,76mal so dick wie beim Neugeborenen. Aber auch die geringste Dickenzunahme der Sclera (im prääquatorialen Segment) ist immer noch bedeutender, als dem Gesamtwachsthum des Bulbus entspricht, denn dieser wächst in der Richtung der Axe nur um das 1,27fache, in äquatorialer Richtung um das 1,47fache.

Gegenüber diesen Zahlen erscheint auch die Dickenzunahme der Chorioidea im postembryonalen Leben sehr bedeutend, sie ist nämlich beim Erwachsenen absolut 4mal so dick wie beim Neugeborenen, und diese beträchtliche Verdickung kommt nur durch Zunahme des gefäßhaltigen Antheils zu Stande, denn das Tapetum lucidum erfährt überhaupt so gut wie keine Veränderung post partum, es ist beim Neonaten schon fast genau so dick und besteht aus fast genau so vielen Zellenlagen wie beim erwachsenen Thier.

In gleichem Sinne: Vermehrung der Gefäße, entwickeln sich auch die Ciliarfortsätze, sie sind beim Erwachsenen wesentlich stärker vascularisirt als beim Neugeborenen.

Weiter ist von Veränderungen im extrauterinen Leben noch die der Linse zu erwähnen. Sie wird nämlich im äquatorialen Durchmesser, sowohl im Verhältniss zum Bulbusdurchmesser wie zum Cornealdurchmesser, kleiner, die Axe dagegen nimmt im Verhältniss zur Bulbusaxe an Länge zu. Durch diese beiden Veränderungen wird eine starke Annäherung an die Kugelform erreicht.

## 6. *Odobaeenus rosmarus* [L.].

### I. Embryo von 12 cm Länge.

Der Kopf ist in eine Serie von Frontalschnitten zerlegt. Da die Orbita nicht genau transversal, sondern etwas schräg zur Längsaxe

des Körpers gestellt ist, erhält man keine reinen Medianschnitte durch das Auge, ein Fehler, der bei den Messungen in Betracht gezogen werden musste (s. Fig. J).

Der Bulbus ist in der Richtung der Axe etwas verkürzt, sie ist nur 4,55 mm lang, während der Aequatorialdurchmesser 5,6 mm (in verticaler Richtung) misst. Die Cornea nimmt sehr bedeutenden Antheil am Aufbau des Bulbus, ihr Durchmesser verhält sich zum Bulbusdurchmesser wie 1:1,373. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden.

Die Cornea ist 0,85 mm hoch, ihr verticaler Durchmesser beträgt 4,08 mm, was einem Krümmungsradius von 2,87 mm und einem Cornealbogen von  $91^{\circ}$  entspricht. Das Hornhautepithel besteht aus einer einfachen Schicht Cylinderzellen von etwa 12–15  $\mu$  Höhe mit grossen Kernen. Die

Lamellen der Cornea propria liegen gegen die innere, camerale Corneafäche hin dichter als in den äussern Schichten. Die Dicke der Cornea beträgt im Scheitel 160  $\mu$ , am Rande nur 140  $\mu$ .

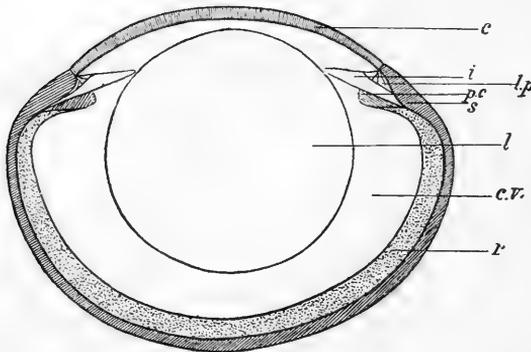


Fig. J. *Odobaenus rosmarus* [L.]. Embryo von 12 cm Länge. Verticalschnitt. 10:1. Buchstabenerklärung siehe am Schluss.

Die Sclera ist im Aequator am dünnsten, nur 43  $\mu$  dick; von hier aus verdickt sie sich sehr stark nach vorn und erreicht etwa in

der Mitte zwischen Aequator und Cornealrand ihre grösste Dicke mit 213  $\mu$ . Auch nach dem Augengrunde hin verdickt sie sich vom Aequator aus, doch nicht so bedeutend wie nach vorn. Im Augengrunde beträgt die durchschnittliche Dicke 128  $\mu$ . In den verschiedenen Theilen des Bulbus ist die Sclera verschieden weit entwickelt; im Augengrunde sind die Sclerallamellen viel lockerer gefügt als im Aequator und in der Verdickung des vordern Bulbustheils. Eine von der Sclera getrennte Anlage der Chorioidea fehlt noch.

Die Iris ist als 0,6 mm breiter Ring ausgebildet. Sie ist an der Wurzel 220  $\mu$ , am Rande 85  $\mu$  dick. An der hintern Fläche ihres Stromas beginnt die Pigmentirung. Von der Pars iridica

retinae ist das Aussenblatt völlig pigmentirt, das Innenblatt ganz frei von Pigment. Die Pupille ist durch eine zarte, etwa  $20 \mu$  dicke Membrana pupillaris geschlossen, die sich zwischen den Irisrändern ausspannt.

Die Processus ciliares sind etwa  $150 \mu$  hoch, sie stellen plumpe Falten dar, die in einer Länge von  $600 \mu$  am Corpus ciliare entspringen. So weit es nach den Frontalschnitten, besonders nach denen, die den Bulbus fast tangential treffen, sich feststellen lässt, sind die Processus nicht alle gleich hoch, es schieben sich vielmehr ziemlich regelmässig zwischen zwei hohe Falten von  $150 \mu$  Höhe niedrige von nur  $85 \mu$  Höhe ein.

Stark entwickelt ist das Ligamentum pectinatum, es erstreckt sich vom Cornealrande aus  $425 \mu$  weit nach hinten, zwischen Sclera und Corpus ciliare. Im Querschnitt erscheint es dreieckig. Seine grösste Dicke liegt am Cornealrande, wo es  $210 \mu$  dick sich zwischen Iris und Cornealrand einschiebt.

Das Aussenblatt der Retina stellt eine  $10-12 \mu$  dicke Zellschicht dar, in der Pars ciliaris enthält sie Pigment in grossen Mengen, so dass keine Zellgrenzen zu erkennen sind.

Nach dem Augengrunde zu nimmt die Pigmentirung ab. Im nasalen Theil des Bulbus enthält das Aussenblatt auch im ganzen Augengrunde Pigment, das aber hier die Zellen nicht vollständig erfüllt, sondern in Form einzelner Körnchen in den Zellen liegt. Im temporalen Theil des Bulbus fehlt das Pigment in der obern Hälfte vollständig, diese pigmentlose Region reicht sogar nach unten etwas über den Augenpol heraus. Im untern Theil enthält das Aussenblatt wieder Pigment, das aber nur spärlich ist und auf kleinere Strecken wieder ganz fehlt.

Das Innenblatt der Retina ist im Augengrunde  $220 \mu$  dick, an der Uebergangsstelle in das Epithel der Ciliarfortsätze misst es noch  $85 \mu$ . Die Stäbchenschicht ist noch nicht angelegt. Die äussern Körner nehmen die Hälfte der ganzen Retinadicke in Anspruch,  $110 \mu$ , es liegen  $13-15$  Reihen von Kernen in ihnen über einander. Die äussere reticuläre Schicht ist  $34 \mu$  dick. Die innere Körnerschicht besteht aus etwa  $6$  Reihen von Kernen, die nicht so dicht liegen wie die Kerne der äussern Körnerschicht. Die Dicke der Schicht beträgt  $43 \mu$ . Auf die innere Körnerschicht folgt vitrealwärts eine Schicht von  $34 \mu$  Dicke, die der innern reticulären Schicht, dem Ganglion nervi optici und der Nervenfaserschicht entspricht. Ihre einzelnen Bestandtheile sind noch nicht zu unterscheiden.

In der *Pars ciliaris retinae* stellt das Innenblatt eine Cylinderzellenschicht von  $26 \mu$  Höhe dar, mit grossen ovalen Kernen. Die *Pars iridica retinae* bildet ein Würfelepitel von etwa  $15 \mu$  Höhe mit runden Kernen.

Der *Nervus opticus* ist im Querschnitt oval, die Durchmesser betragen 680 und  $380 \mu$ . Die Stelle, an der er in den *Bulbus* eintritt, liegt temporal vom hintern Augenpol. Er tritt unter sehr spitzem Winkel an den *Bulbus*, fast als Tangente. Die Opticusscheide ist etwa  $85 \mu$  dick und durchsetzt von einem Netz zahlreicher, relativ grosser Blutgefässe. Gegen die *Sclera* hin verdickt sich die Scheide kegel- oder trichterförmig.

Die Linse ist völlig kugelförmig, ihr Durchmesser beträgt  $3,145 \text{ mm}$ , der Krümmungsradius ist gleich dem Radius,  $1,573 \text{ mm}$ . Der Abstand des hintern Linsenpols von der Innenfläche der *Retina* beträgt  $0,85 \text{ mm}$ . Das Epithel der Linse besteht aus einer Schicht Cylinderzellen von etwa  $24 \mu$  Höhe auf der Vorderfläche,  $34 \mu$  im Aequator. Die Epithelgrenze liegt beträchtlich hinter dem Aequator, etwa  $600 \mu$ . Eine *Tunica vasculosa* umspinnt die Linse.

Die Lider sind mit ihren Rändern verwachsen, ihre Breite beträgt  $2,89 \text{ mm}$ . An der Basis sind die Lider  $1,45 \text{ mm}$  dick, am Rande  $0,238 \text{ mm}$ . Beide Lider sind sehr übereinstimmend gebaut. Das Epithel, das in der übrigen Kopfhaut  $43 \mu$  dick ist, verdickt sich gegen den *Margo ciliaris* hin und ist hier  $85 \mu$  stark. Vom *Stratum germinativum* aus, das als Schicht cylindrischer Zellen deutlich hervortritt, gehen deutliche Epithelsprosse, die Haaranlagen, aus. Die Anlagen sind bis  $130 \mu$  lang. In der Umgebung des Lidrandes, etwa bis zu einer Entfernung von  $0,425 \text{ mm}$  vom Rande, fehlen die Haaranlagen völlig. In dem bindegewebigen Stroma des Lids liegt der *Orbicularis oculi*, der im Unterlid etwas stärker entwickelt ist als im Oberlid. Zwischen den *Orbicularis* und die *Conjunctiva* strahlen die Bündel des *Palpebralis* ein. Drüsenanlagen fehlen im Lid ganz.

Die Nickhaut erhebt sich als starke Falte am nasalen Augenwinkel, sie reicht eine Strecke weit am obern, erheblich weiter aber am untern *Fornix conjunctivae* entlang. In ihrem nasalen Theil enthält sie einen ganz kleinen Knorpel von fast rundem Querschnitt mit  $213 \mu$  Durchmesser. Nur 5 hinter einander folgende Schnitte zeigen den Knorpel. Die Höhe der Nickhaut beträgt auf Schnitten, die etwa median verlaufen, oben  $0,935$ , unten  $1,573 \text{ mm}$ . An der Basis ist die obere Falte  $120 \mu$  dick, die untere  $155 \mu$ .

Der Drüsenapparat besteht aus einer HARDER'schen Drüse und einer Thränendrüse, ein conjunctivales Drüsenstratum ist nicht vorhanden.

Die HARDER'sche Drüse liegt nasal dem Bulbus an und umgreift ihn nach hinten, wo ein Lappen der Drüse hinter dem Bulbus im Kegel der Augenmuskeln liegt. Auf den reich verzweigten Ausführgängen sitzen die secernirenden Theile als kuglige Acini auf. Die Ausführgänge bestehen aus einem zweischichtigen Würfelepitel. Die Kerne der innern Zellenlage sind mehr dem Lumen der Gänge, die der äussern mehr der Basalseite der Zellen genähert. Die Ausmündungen der Drüsen liegen zum Theil unter der Nickhaut, zum Theil auf deren freier Fläche.

Die Thränendrüse mündet am lateralen Augenwinkel mit 4 oder 5 Oeffnungen in den Saccus conjunctivalis. Vom Augenwinkel aus erstreckt sich die Drüse genau nach hinten, ihr Querschnitt ist oval, 385  $\mu$  dick, 1,11 m breit.

Die Musculatur ist stark entwickelt. Das Foramen opticum liegt 4 mm hinter dem hintern Augenpol. Die Orbita ist unvollständig, ihr Boden besteht nur nach aussen aus Knochen, dem Processus zygomaticus. Zwischen diesem und dem Grunde der Orbita bildet der Musculus orbitalis die Begrenzung der Augenhöhle. Die Orbita umschliesst den Bulbus nur in seinem hintern Theil, bei weitem der grösste Theil desselben liegt vor der Orbita in Muskeln und Bindegewebe eingebettet. Der Bulbus wölbt auf diese Weise die Haut buckelförmig in die Höhe. Die Höhe des Buckels beträgt etwa 0,85 mm.

Der Musculus orbitalis ist da, wo er den Boden der Orbita zu bilden hat, sehr stark, 510  $\mu$  dick; am Dach der Orbita liegt er dem Knochen als nur etwa 100  $\mu$  dicke Muskelschicht an.

Die Axe der Orbita sowie die optische Axe des Auges sind etwas nach oben gerichtet, doch nur sehr wenig. Der Winkel, den die optische Axe mit der Horizontalen bildet, beträgt 15°.

## II. Erwaachsenes Thier.

Die Augen sind von RÖMER und SCHAUDINN 1898 in MÜLLER'scher Flüssigkeit conservirt (s. Fig. K u. L und Taf. 2, Fig. 7, Taf. 4, Fig. 17).

Die Axe des Bulbus ist etwas kürzer als die Aequatorialdurchmesser, sie ist 24,5 mm lang, während diese, die in verticaler und horizontaler Richtung einander gleich sind, 29,5 mm betragen. Die

Aequatorialebene liegt 8 mm hinter der Ebene des Cornealrandes. Der Durchmesser der Cornea verhält sich zum Bulbusdurchmesser wie 1:1,586. Das Volumen des Bulbus beträgt nach Entfernung der Muskeln und des Opticus nur 12 ccm.

Die Cornea ist kreisrund, ihr Durchmesser beträgt 18,6 mm. Ihr Rand ist umgeben von einem 1 mm breiten, braunschwarz pigmentirten Ring der *Conjunctiva*, deren Pigmentgehalt dann rasch abnimmt. Die Höhe der Hornhaut beträgt 2,5 mm, woraus sich die Länge des Krümmungsradius zu 18,55 mm und die Grösse des Cornealbogens zu  $60^\circ$  ergibt. Am Rande ist die Cornea ganz bedeutend verdickt. Ihre Dicke beträgt hier 3 mm, während sie im Scheitel nur 0,85 mm misst. Das Cornealepithel ist gleichfalls am Rande, wo es  $120 \mu$  misst, dicker als im Scheitel, wo seine Stärke nur  $90 \mu$  beträgt.

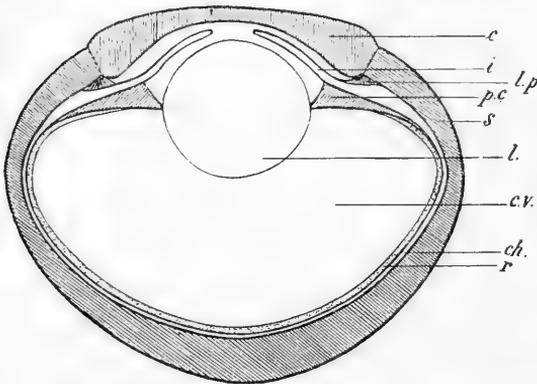


Fig. K. *Odobaenus rosmarus* [L.]. Verticallschnitt.  
2:1. Buchstabenerklärung am Schluss.

Die tiefste Schicht besteht aus Cylinderzellen, die etwa  $25 \mu$  hoch und  $10 \mu$  breit sind. Ihre grossen, ovalen Kerne messen  $16 \mu$  in der Länge und  $8 \mu$  in der Breite. Das entspricht etwa einem Verhältniss vom Kernvolumen zum Zellvolumen wie 1:3.

Auf die Cylinderzellenschicht folgen polygonale Zellen mit runden Kernen, ihre Durchmesser betragen etwa  $18 \mu$ , die Durchmesser der Kerne  $8 \mu$ . Hiernach stellt sich das Verhältniss der Grösse des Kerns zu der der Zelle wie 1:10. Die oberflächlichen Zellenschichten platten sich mehr und mehr ab. Eine *Elastica anterior* fehlt, das Epithel grenzt direct an die *Cornea propria*. Der lamellöse Bau der Cornea ist nur in den tiefern, cameraalen Theilen deutlich, hier kann man  $8-14 \mu$  dicke, glattrandige Lamellen unterscheiden. Der äussere Theil zeigt dagegen in einer durchschnittlichen Dicke von  $200 \mu$  keine deutliche Trennung in Lamellen, er besteht vielmehr aus einem dichten Filz stark gewellter [elastischer?] Fibrillen. Das Endothel der vordern Kammer ist als  $2 \mu$  dicke Zelllage erkennbar.

Die Sclera ist in der Nähe des Cornealrandes 2 mm dick, also

erheblich dünner als die Cornea an ihrem Rande; gegen den Aequator verdünnt sie sich noch mehr, auf 1 mm.

Am Aequator zeigt die Sclera auf der Innenseite einen etwa 6 mm breiten, flachen, muldenförmigen Sulcus, in dessen Bereich die dünnste Stelle der Sclera liegt. Der Sulcus ist nicht in seiner ganzen Breite gleichmässig verdünnt, er zeigt vielmehr ein Arcadenwerk von starken Sclerafasern, zwischen denen grosse Chorioidealgefässe verlaufen. Nach dem Augengrund hin verdickt sich die Sclera wieder und erreicht mit 2,5 mm ihre grösste Dicke.

Die Chorioidea (s. Taf. 2, Fig. 7) ist im Augengrunde 0,8 mm dick. Sie enthält ein Tapetum lucidum von graublauer Farbe mit schwachem, metallischem Glanz. Das Tapetum erfüllt den Augengrund und reicht nach vorn bis auf 3,51 mm an das Corpus ciliare heran, im obern äussern Theil des Bulbus sogar auf 3 mm. Mit der Sclera ist die Chorioidea nur locker durch das weitmaschige Bindegewebe der Lamina suprachorioidea verbunden, nur am Cornealrand ist die Verbindung fester durch das Ligamentum pectinatum, das aus sehr starken, bindegewebigen Zügen besteht, die nur wenige ganz kleine Gefässe enthalten. Im Querschnitt stellt das Ligament ungefähr ein gleichschenkliges Dreieck dar, es schiebt sich in 1,7 mm Breite zwischen Cornealrand und Iris ein und reicht ebenso weit vom Cornealrande aus an der Sclera nach hinten (s. Fig. K l. p).

Die äusserste Schicht der Chorioidea ist die der grossen meridionalen Gefässe. Die Durchmesser schwanken in äquatorialer Richtung zwischen 510 und 680  $\mu$ , die Dicke der Gefässe in radialer Richtung beträgt etwa 340  $\mu$  (s. Taf. 2, Fig. 7). Auf diese Schicht folgt nach innen eine Lage kleinerer Gefässe, die fast rund oder oval sind und 128—170  $\mu$  lichte Weite haben. In diesen beiden Schichten liegen die Gefässe so dicht, dass nur wenig Raum für pigmentirtes Bindegewebe bleibt. Nach innen folgt dann eine Schicht von Bindegewebe, die 80—120  $\mu$  dick ist. Sie besteht aus parallel verlaufenden Zügen von Bindegewebszellen, die lang gestreckt spindelförmig sind und braunes Pigment in Menge enthalten. Die Zellen lassen nur wenig Raum zwischen sich und bilden fast geschlossene Reihen.

Das nach innen auf diese Schicht folgende Tapetum lucidum hat in seinem Aufbau grosse Aehnlichkeit mit ihr. Die Zellen haben zum Theil ihre spindelförmige Gestalt dadurch verloren, dass sie näher an einander gerückt sind und so rechteckige Gestalt gewonnen haben. Es kommen aber auch noch Zellen vor, die völlig spindelförmig sind, sowie solche, die auf einer Seite rechtwinklig abschneiden, auf der andern aber spitz auslaufen. Pigment fehlt natürlich in den Zellen

des Tapetums gänzlich. Die Dicke des Tapetums beträgt  $60 \mu$ , es besteht aus etwa 10 Zellenlagen. Die einzelnen Zellen messen in der Länge etwa  $46 \mu$ , in der Breite  $6 \mu$ . Die Kerne sind oval und bei  $10 \mu$  Länge etwa  $5 \mu$  breit. Zahlreiche Capillaren von  $4 \mu$  Dicke durchbohren das Tapetum und verbreiten sich an seiner Innenfläche als Choriocapillaris von etwa  $7 \mu$  Dicke.

Die Iris ist hellbraun gefärbt, ihre Breite beträgt oben 8 mm, unten 8,7 mm, nasal und temporal je 7 mm. Die Pupille ist nasal breiter als temporal, nasal 2,2 mm breit, temporal nur 1,3 mm, ihre Länge beträgt 3,5 mm, ihre Form ist fast birnförmig zu nennen.

Die Dicke der Iris beträgt am Pupillarrande 0,6, an der Wurzel 0,85 mm. Die dickste Stelle liegt etwa 1,7 mm von der Iriswurzel entfernt, hier ist sie 1,36 mm dick. In ihrer ganzen Breite kann man deutlich eine Gefässchicht von einer Muskelschicht unterscheiden. Die Gefässchicht liegt an der Vorderfläche, sie ist am Pupillarrande 0,34 mm dick, an der dicksten Stelle der Iris misst sie 0,535 mm. Die Gefäße sind in ihr relativ spärlich, sie bilden eine einzige Schicht und stehen weit von einander ab. Die Zwischenräume sind von zellenreichem Bindegewebe erfüllt, alle Zellen, die meist spindel- oder sternförmig gestaltet sind, enthalten reichlich braunes Pigment.

Die Muskelschicht erreicht ihre grösste Stärke an der dicksten Stelle der Iris, sie ist hier 0,825 mm dick. An der Iriswurzel beträgt ihre Dicke 0,595 mm, am Pupillarrand 0,255 mm. Der Sphincter iridis ist an der dicksten Irisstelle, also 1,7 mm von der Wurzel entfernt, am dicksten, er misst hier 0,535 mm, und an dieser Stelle hört er dann auch ciliarwärts unmittelbar auf. Von da an nimmt er zum Pupillarrand hin an Dicke ab und ist am Rande selbst nur noch 0,255 mm dick. Seine Bündel sind nur von wenig Bindegewebe mit pigmentirten Zellen umgeben. Der Dilatator iridis ist sehr stark ausgebildet. Er reicht, im Gegensatz zum Sphincter, der, wie erwähnt, schon 1,7 mm von der Iriswurzel entfernt endet, bis zur Iriswurzel und erreicht hier, unmittelbar vor seinem Ende, seine grösste Dicke mit 0,595 mm. Pupillarwärts nimmt er rasch an Stärke ab, schon an der dicksten Stelle der Iris ist er nur noch  $213 \mu$  dick, und weiterhin gegen den Pupillarrand liegt er als  $68 \mu$  dicke Schicht der Rückseite des Sphincters an, nach hinten bedeckt von der Pars iridica retinae, an der wegen der ungemein starken schwarzen Pigmentirung die beiden Blätter der Retina nicht zu unterscheiden sind. Die Bündel des Dilatators sind von starkem Bindegewebe mit viel Pigment umgeben, besonders an der Iriswurzel, wo die Ent-

wicklung des Bindegewebes so stark ist, dass der Dilator durch dasselbe in drei Bündel getrennt erscheint.

Das *Corpus ciliare* (s. Taf. 4, Fig. 17) ist 5 mm breit, von der Grundplatte erheben sich 60 Ciliarfortsätze von hellbrauner Farbe. Ihre Höhe beträgt 2 mm. Makroskopisch erscheinen sie als dünne, dreieckige Blätter, die mit der Spitze am Linsenäquator ansetzen. Der gegenseitige Abstand der Fortsätze beträgt 0,8 mm. Die Blätter sind in ihrem proximalen Theil etwa 170  $\mu$  dick, in dem distalen, dem Linsenäquator nahen Theil sogar nur 90  $\mu$ . An die Grundplatte setzen sich die Fortsätze mit einer Basis von etwa 500  $\mu$  Breite an. Zwischen den grossen, bis zur Linse reichenden Ciliarfortsätzen finden sich kleine, die kaum halb so hoch sind. In den proximalen Theilen tragen die Ciliarfortsätze eine grosse Menge kleiner Falten von etwa 90  $\mu$  Höhe bei 50  $\mu$  Breite, die in die Gefässe eindringen. Die dünnen distalen Theile dagegen sind völlig glatt, ohne Falten. Die kleinen, secundären Ciliarfortsätze sind in ihrer ganzen Ausdehnung dicht mit Fältchen besetzt. Das Epithel der Ciliarfortsätze, die *Pars ciliaris retinae*, besteht aus 10  $\mu$  hohen Würfelzellen, deren runde Kerne in der Zellmitte liegen und etwa 5  $\mu$  Durchmesser haben. Das *Stratum pigmenti* ist gleichfalls 10  $\mu$  dick und mit dunkelbraunem Pigment erfüllt. Das Innere der Ciliarfortsätze enthält viele Gefässe, kleinere, die von der Grundplatte des Ciliarkörpers aus in die Fortsätze eindringen und sich auch in den secundären Fältchen verzweigen, und grössere, von denen in jedem Fortsatz meist nur eins vorhanden ist, das im Durchschnitt 100  $\mu$  breit und 60  $\mu$  dick ist und etwa an der Grenze des faltenreichen und faltenfreien Theils in meridionaler Richtung verläuft. Von den Muskeln des Ciliarkörpers ist der circuläre *Musculus ciliaris* ungemein schwach entwickelt, er besteht nur aus wenigen zerstreuten Bündelchen von 100—200  $\mu$  Dicke. Stärker entwickelt ist der *Musculus tensor chorioideae*, er besteht aus meridional verlaufenden Bündeln von 120  $\mu$  Breite in äquatorialer Richtung und 80  $\mu$  Dicke in radialer Richtung. Der gegenseitige Abstand der Bündel beträgt 1,35 mm im Durchschnitt, was für den ganzen Umfang etwa die Zahl von 43—45 Muskelbündel ergibt.

Das Aussenblatt der *Retina* besteht aus einer 10  $\mu$  dicken Schicht von cubischen Zellen mit kugelrunden Kernen, die in der Mitte der Zellen liegen und 6  $\mu$  Durchmesser haben. Pigment ist in ihnen nicht enthalten.

Das Innenblatt ist im Augengrund 434  $\mu$  dick. Die Stäbchen sind 90  $\mu$  lang, ihre Dicke ist gering, sie beträgt höchstens 3  $\mu$ , doch

ist dieser Werth unsicher, da die Stäbchen meist in Tröpfchenreihen zerfallen sind, wahrscheinlich ist er noch zu hoch. Die Fläche der Retina beträgt etwa 1790 qmm, so dass sich daraus die Gesamtzahl der Stäbchenzellen zu etwa 256 Millionen ergeben würde. Die äussere Körnerschicht ist  $110 \mu$  dick und besteht aus etwa 20 Schichten runder Kerne, deren Durchmesser etwa  $4 \mu$  betragen. Die äussere reticuläre Schicht ist  $30 \mu$  dick, die innere Körnerschicht ist  $44 \mu$  dick und besteht aus 4—5 Schichten von Kernen, die eine eigenthümliche Anordnung zeigen. Die Durchmesser der Kerne betragen  $6 \mu$ . Die ganzen 7 Reihen sind nur wie Pfeiler von 30—40  $\mu$  Breite vorhanden, deren gegenseitiger Abstand etwa  $40 \mu$  beträgt. Verbunden sind diese Pfeiler durch Zellenreihen, meist nur je eine, die an der äussern und innern Begrenzung der Körnerschicht hinziehen. Die Dicke der innern reticulären Schicht und den Ganglion optici beträgt  $160 \mu$ . Die Ganglienzellen sind nur gering an Zahl, sie bilden keine zusammenhängende Schicht, sondern sind durch grosse Zwischenräume getrennt. Ihre Gestalt ist unregelmässig, der Durchmesser beträgt etwa 20—40  $\mu$ . Die Kerne sind rund und messen  $10 \mu$  im Durchmesser. Die MÜLLER'schen Stützfasern sind zahlreich und stark, die Breite ihrer basalen kegelförmigen Verbreiterungen beträgt  $10 \mu$ . In der innern reticulären Schicht finden sich Gefässe von 30—50  $\mu$  Durchmesser, die Blutkörperchen enthalten. Die Blutkörperchen sind rund und haben  $8 \mu$  Durchmesser. Die Anzahl der Stäbchen auf 1 qmm Retina beträgt etwa 110 000, die Zahl der äussern Körner auf dieselbe Fläche 722 000 und die der innern Körner 82 000.

Der Nervus opticus wird durch eine grosse Anzahl starker, bindegewebiger Septen in eine Menge einzelner Stränge getheilt. Die Fasern sind sehr verschieden dick, ihre Durchmesser schwanken zwischen 4 und  $16 \mu$ . Als Mittelwerth aus einer Anzahl von Messungen ergibt sich  $9,6 \mu$ . An einzelnen Stellen überwiegen die dünnen Fasern, an andern die dicken, meist aber sind sie ziemlich gleichmässig vertheilt. Die Durchmesser des Opticus betragen in horizontaler Richtung 2,89 mm, in verticaler 2,4 mm. Als Zahl der Opticusfasern findet man aus diesen Werthen etwa 111 000, eine Zahl, die eher zu hoch als zu niedrig sein dürfte, da ein nicht unerheblicher Theil des Opticusquerschnitts von Bindegewebe eingenommen wird. Danach entfallen auf 1 qmm der Retina 62 Opticusfasern und auf jede Faser des Opticus kommen 2300 Stäbchenzellen. Der Opticus tritt etwa 3 mm nach aussen vom hintern Augenpol in der Horizontalen an den Bulbus heran. Er wird umgeben von einer dicken bindegewebigen Hülle, in

der ein Geflecht von Ciliargefäßen enthalten ist. Innerhalb der Orbita macht der Opticus starke Krümmungen, was schon deutlich im Bereich der Muskeln, die dem enucleirten Bulbus anhängen, hervortritt.

Die Linse weicht nur wenig von der Kugelform ab, ihre Axe ist 9 mm lang, in Theilen der Bulbusaxe 1:2,722, der Durchmesser beträgt 9,52 mm, in Theilen des Bulbusdurchmessers 1:3,09. Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt, ihre Höhe beträgt je 4,5 mm.

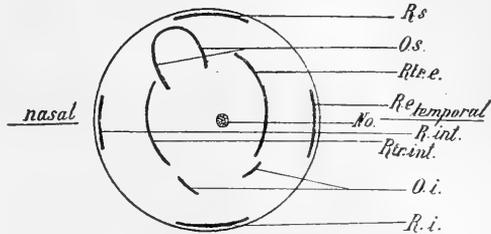


Fig. L. *Odobaenus rosamarus* [L.] Schema des Ansatzes der Augenmuskeln. Bulbus von hinten gesehen. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Von den Augenmuskeln konnten die Bulbusansätze festgestellt werden; sie sind schematisch in Fig. L dargestellt.

Die Ansätze der Recti liegen weit nach vorn, nur 3,8 mm hinter dem Cornealrand. Am stärksten sind R. superior und inferior entwickelt, ihre Ansatzlinien sind 10 mm lang, die Ansatzlinie des R. externus beträgt 9 mm, die des R. internus nur 7 mm.

Die Ansatzlinie des Obliquus superior ist halbkreisförmig, sie liegt nicht genau hinter dem Rectus superior (s. Fig. L *O.s.*), sondern beginnt etwa 10,5 mm hinter dessen Mitte und zieht von da in einem nach vorn convexen Bogen bis 14,5 mm hinter den oberen Rand des R. internus. Die höchste Stelle des Bogens liegt am nasalen Rande des Rectus superior, nur 2 mm hinter ihm.

Der Obliquus inferior setzt in zwei getrennten Portionen an den Bulbus, die Länge des ersten Ansatzes beträgt 9 mm, das Vorderende der schrägen Ansatzlinie liegt 7,4 mm hinter dem Ansatz des Rectus inferior, das Hinterende 13 mm.

Die zweite Ansatzlinie liegt mitten zwischen den Ansätzen der Recti inferior und externus, 7 mm hinter deren Ansatzlinie, sie ist 5 mm lang. Es sind 2 Musculi retractores zu unterscheiden. Der Retractor internus liegt 12 mm hinter dem Rectus internus, die Länge seines Ansatzes beträgt 17 mm. Der Retractor externus hat eine Ansatzlinie von 20 mm Länge, sie erstreckt sich von 9 mm hinter dem temporalen Rande des Rectus superior bis 11 mm hinter den untern Rand des Rectus externus.

### Entwicklung des Walrossauges.

Um das Wachstum des Auges vom Embryo von 12 cm bis zum Erwachsenen darzustellen, mögen zunächst die Verhältnisse der Hauptdimensionen dieser beiden Stadien gegeben werden.

Die Axe beträgt beim Erwachsenen das 5,385fache wie beim Embryo, der Bulbusdurchmesser das 5,268fache. Das Volumen des Bulbus nimmt etwa um das 150fache zu, was einem linearen Wachstum von 1 : 5,313 entspricht.

Der Antheil, den die Cornea an der Zusammensetzung des Bulbus nimmt, verkleinert sich im Laufe der Entwicklung relativ etwas. Beim Embryo (Länge 12 cm) beträgt das Verhältniss des verticalen Cornealdurchmessers zum verticalen Aequatorialdurchmesser des Bulbus 1 : 1,372, beim erwachsenen Thier 1 : 1,586. Viel erheblicher ist die relative Abnahme der Höhe der Cornea; in Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt, beträgt sie beim Embryo 1 : 5,353, beim erwachsenen Thier 1 : 9,8.

Sehr beträchtlich sind die Veränderungen, welche die Dicke der Cornea im Laufe der Entwicklung erfährt. Beim Embryo ist sie im Scheitel dicker als am Rande, dort 160  $\mu$  dick, hier nur 140  $\mu$ . Beim erwachsenen Thier ist das Verhältniss umgekehrt, hier überwiegt die Randdicke, und zwar sehr erheblich, gegenüber der Scheiteldicke. Letztere beträgt nur 0,85 mm, erstere 3 mm. Dies hat zur Folge, dass beim erwachsenen Thier die Innenfläche der Cornea viel stärker gewölbt ist als die Aussenfläche. Beim Embryo beträgt der Krümmungsradius der Cornea 2,87 mm und ihr Bogen misst 91°. Dieser Werth gilt für die Aussenfläche, die Innenfläche ist um ein ganz geringes schwächer gewölbt. Beim erwachsenen Thier sind die Unterschiede der Krümmung beider Flächen erheblich, der Krümmungsradius der Aussenfläche beträgt 18,55 mm, der der Innenfläche nur 10 mm und der Cornealbogen beträgt aussen 60°, innen aber 67°.

Allen Pinnepiediern ist eine Verdünnung der Sclera im Aequator gemeinsam, beim Walross tritt sie am schwächsten, wenn auch immer noch sehr deutlich hervor. Die Dicke der Sclera beträgt im Aequator  $\frac{1}{2}$  der Dicke am Cornealrand und  $\frac{2}{5}$  der Dicke im Augengrund. Diese Dickenunterschiede treten beim Embryo ungleich stärker hervor, hier beträgt die Aequatorialdicke nur  $\frac{1}{5}$  der Dicke am Cornealrand und  $\frac{1}{3}$  jener im Augengrund, so dass das Auge in dieser Hinsicht den ausgebildeten Augen anderer Pinnepieder stärker ähnelt als dem ausgebildeten Walrossauge.

Die relative Dickenzunahme der Sclera erkennt man am besten, wenn man die Dicke in Theilen der Bulbusaxe ausdrückt. Die folgende Tabelle giebt die in dieser Weise berechneten Werthe. I bedeutet den Embryo von 12 cm Länge, II das erwachsene Thier. Unter 1 findet sich die Dicke am Cornealrand, unter 2 die Dicke im Aequator und unter 3 die Dicke im Augengrund in Theilen der Bulbusaxe:

	1	2	3
I	1 : 21	1 : 103	1 : 35
II	1 : 12,25	1 : 24,5	1 : 9,8

Diese Werthe lassen erkennen, dass überall in der Sclera ein nicht nur absolutes, sondern auch relatives Dickenwachsthum im Laufe der Entwicklung stattfindet. Am geringsten ist dasselbe am Cornealrand, der schon beim Embryo von 12 cm eine relativ erhebliche Dicke aufweist, beim erwachsenen Thier ist er relativ nur 1,714mal so dick wie bei diesem. Am stärksten verdickt sich die Sclera im Aequator, sie ist hier beim erwachsenen Thier relativ 4,204mal so dick wie beim Embryo. Auch der Augengrund wächst beträchtlich in der Dicke, nämlich um das 3,574fache.

Die Pupille ist beim Embryo sehr erheblich viel grösser als beim erwachsenen Thier, die Verkleinerung ist eine Folge des sehr bedeutenden Breitenwachsthums der Iris. Drückt man die Breite der Iris in Theilen des Cornealdurchmessers aus, so beträgt sie beim Embryo nur 1 : 6,8 dieses Maasstabes, beim Erwachsenen dagegen in verticaler Richtung 1 : 2,23 und in horizontaler Richtung, in der die Iris schwächer entwickelt ist, 1 : 2,66. Das heisst mit andern Worten, die relative Breite der Iris hat um das Dreifache im Laufe der Entwicklung zugenommen.

Das Corpus ciliare hält in seiner Vergrösserung nicht gleichen Schritt mit der Iris. Beim Embryo ist die Höhe der Ciliarfortsätze 1 : 2,4 der Irisbreite, beim erwachsenen Thier nur 1 : 4,15 dieses Werthes. Dass trotzdem eine relative Vergrösserung der Ciliarfortsätze eintritt, ersieht man, wenn man ihre Höhe in Proportion zum Cornealdurchmesser setzt, dieselbe beträgt dann beim Embryo 1 : 19,15, beim Erwachsenen aber 1 : 9,3, also mehr als das Doppelte. Auch die Breite des Corpus ciliare ist beim erwachsenen Thier relativ erheblicher als beim Embryo, bei diesem beträgt sie 625  $\mu$ , bei jenem 4,5 mm, was einem Wachsthum um das 7,2fache entspricht, also einem stärkern, als es die Durchmesser des Bulbus zeigen (1 : 5,313).

Das Stratum pigmenti rechtfertigt beim Embryo diesen Namen noch einigermaassen, es enthält im vordern Bulbusabschnitt,

bis etwas über den Aequator hinaus, reichliches Pigment, im Augen- grund aber nur noch wenig und im äussern obern Theil des Bulbus gar keins mehr. Beim erwachsenen Thier fehlt das Pigment dem Aussenblatt im ganzen Bereich des *Tapetum lucidum*. Interessant ist, dass das Schwinden der Pigmentirung nicht gleichmässig erfolgt, sondern von einem bestimmten Bezirk (oben aussen) aus beginnt und von da fortschreitet.

Das Innenblatt der Retina ist beim erwachsenen Thier nur doppelt so dick wie beim Embryo, relativ ist sie also erheblich dünner. In Theilen der Bulbusaxe beträgt ihre Dicke beim Embryo 1 : 21, beim Er- wachsenen nur 1 : 57, sie hat sich also relativ um das 2,7fache verdünnt.

Sehr interessant ist das Verhalten der einzelnen Schichten der Retina. Die äussere Körnerschicht ist beim Embryo  $110 \mu$  dick und besteht aus etwa 14 Schichten von Kernen; beim erwachsenen Thier ist die Dicke der Schicht genau dieselbe wie beim Embryo,  $110 \mu$ , die Anzahl der Schichten der Kerne ist etwas grösser, sie be- trägt etwa 18. Die äussere reticuläre Schicht ist beim Embryo eben- so dick wie beim Erwachsenen, etwa  $30 \mu$ . Die innere Körnerschicht ändert ihre Dicke gleichfalls im Lauf der Entwicklung nicht, sie ist  $43 \mu$  dick, wohl aber erleidet die Anordnung ihrer Kerne eine Ver- änderung. Beim Embryo besteht sie aus 6 Schichten von Kernen, die durch die ganze Schicht gleichmässig vertheilt sind. Beim Er- wachsenen haben die Kerne die oben beschriebene eigenthümliche An- ordnung in Pfeilern mit dünnen Verbindungsreihen. In den Pfeilern liegen 7 Reihen Kerne über einander, in den Verbindungsstücken nur 2 Reihen. Da der Flächenausdehnung nach die Pfeiler hinter den Zwischenräumen zurückbleiben, kann als Mittelwerth für die Anzahl der Kernreihen höchstens 4 angenommen werden, also weniger, als der Embryo hat. Es kommen also beim Erwachsenen auf eine innere Körnerzelle mehr äussere Körnerzellen als beim Embryo.

Die Linse ist beim Embryo völlig kuglig, und beim Erwachsenen weicht sie nur sehr wenig von dieser Gestalt ab. Im Lauf der Ent- wicklung wird sie relativ kleiner.

Während sich beim Embryo die Linsenaxe zur Bulbusaxe verhält wie 1 : 1,45, ist dieses Verhältniss beim Erwachsenen 1 : 2,72, und in ähnlicher Weise nimmt die relative Grösse des äquatorialen Durch- messers ab, dieselbe verhält sich beim Embryo zum Bulbusdurchmesser wie 1 : 1,78, beim Erwachsenen wie 1 : 3,1.

Die absolute Grössenzunahme vom Embryo zum erwachsenen Thier beträgt das 3fache (linear).

7. *Otaria jubata* DESM.

Junges Thier,  $1\frac{1}{2}$  Jahre alt, ♀. Länge 130 cm.  $2\frac{1}{2}$  Tage post mortem in Solutio Perenyi conservirt (s. Fig. M).

Der Bulbus ist in der Richtung der Axe etwas verkürzt, sie ist nur 30 mm lang, während der horizontale und verticale Durchmesser, die gleich lang sind, 33,5 mm messen. Die Aequatorialebene liegt 13 mm hinter dem Cornealrand. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden. Der corneale und sclerale Antheil des Bulbus sind fast gleich stark gewölbt. Das Verhältniss der Durchmesser von Cornea und Sclera beträgt 1 : 1,36.

Die Cornea hat einen Horizontaldurchmesser von 25 mm, einen Verticaldurchmesser von 24,4 mm, die Höhe beträgt 5,3 mm. Ein Pigmentring von fast 1 mm Breite umgiebt den Cornealrand. Am Rande ist die Hornhaut 2,4 mm dick, im Scheitel nur 1,4 mm. Das Cornealepithel ist etwa  $70\ \mu$  dick und zeigt in ausgedehntem Maasse Verhornungen. Eine tiefe Cylinderzellenschicht fehlt, schon in der tiefsten Schicht sind die Zellen durch beträchtliche Mengen verhornter Substanz, die sie von allen Seiten umgiebt, auch an der Basalseite, in ihrer Gestalt beeinflusst und erscheinen etwa polygonal. 2—3 Zellschichten haben noch ziemlich grosse Kerne, dann

aber nimmt die Verhornung derart überhand, dass von Zellen fast nichts mehr zu sehen ist; diese zellenlose Schicht ist etwa  $40\ \mu$  dick.

Die Cornea propria besteht ganz aus glatten Lamellen, die theils spaltenförmige Lymphwege zwischen sich fassen, theils auch etwas grössere Lymphröhren, die aber nicht sehr zahlreich sind und keine bedeutenden Dimensionen erreichen. Sie entstehen einfach durch bogenförmiges Auseinanderweichen der Lamellen, ohne dass senkrechte oder schräge Stützlamellen eingeschoben wären (wie bei *Phoca*). Elastica anterior und posterior fehlen vollständig.

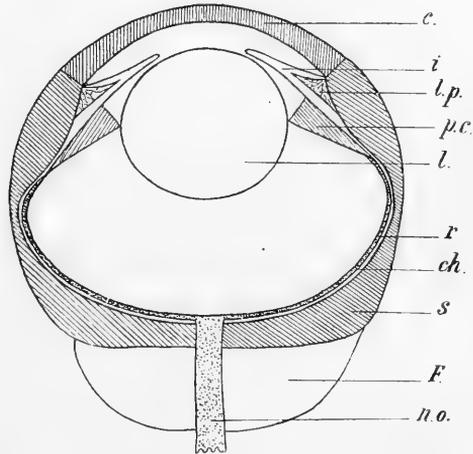


Fig. M. *Otaria jubata*. Verticalsechnitt.  $3/2$ .  
Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Die Sclera ist in der Nähe des Cornealrandes 2 mm dick, in der Mitte des prääquatorialen Segments 3,3 mm. Im Aequator beträgt die Dicke nur 0,6 mm, nimmt aber rasch zu und erreicht bald 4 mm, gegen den Opticuseintritt sinkt der Werth wieder bis auf 2 mm. In der Umgebung des Opticus ist die Sclera ganz flach, eine Ebene darstellend, die einem starken Fettpolster zum Ansatz dient, das den Opticus umhüllt.

Die Chorioidea enthält ein ausgedehntes Tapetum lucidum, das aber nur ein stumpfes Blaugrau als Farbe zeigt, es erfüllt fast den ganzen Augengrund bis zum Aequator. Die Dicke der ganzen Chorioidea beträgt 150  $\mu$ , hiervon kommen nur etwa 20  $\mu$  auf das Tapetum lucidum.

Das Stratum vasculosum ist arm an Gefässen. Sie sind nur etwa 60  $\mu$  breit bei 30  $\mu$  Dicke und liegen ziemlich weit von einander entfernt. Die Hauptmasse des Stratums bilden spindelförmige, lang gestreckte Bindegewebszellen, die dicht mit dunklem Pigment erfüllt sind. Zwischen den grossen Chorioidealgefässen, die nur in einfacher Schicht liegen, und dem Tapetum lucidum ordnen sich diese Bindegewebszellen zu regelmässigen Schichten, deren man etwa 6 oder 7 zählt, sie bilden also eine Lamina pigmenti chorioideae. Das Tapetum lucidum besteht aus etwa 5 Schichten pigmentloser Zellen von etwa 4  $\mu$  Dicke mit runden Kernen von fast 4  $\mu$  Durchmesser. Die Zellgrenzen sind schwer erkennbar, doch sind die Zellen, nach den Abständen der Kerne zu urtheilen, sehr lang, fast faserförmig zu nennen. Sie enden theils mit geraden Zellwänden, theils ziehen sie sich in lange Spitzen aus, wodurch der Eindruck des Faserförmigen noch verstärkt wird.

Feine, 4  $\mu$  dicke Capillaren durchsetzen das Tapetum und vereinigen sich auf seiner Innenfläche zur Choriocapillaris. Das Aussenblatt der Retina besteht im Bereich des Tapetums aus einer endothelartig dünnen Schicht pigmentloser Zellen.

Die Pupille ist kreisrund und hat einen Durchmesser von 7,3 mm <sup>1)</sup>.

Die Iris erscheint makroskopisch an der Wurzel 2,3 mm dick und verdünnt sich rasch gegen den Pupillarrand hin, wo sie nur 80  $\mu$  dick ist. Die sehr beträchtliche Dicke am Ciliarrand kommt auf eine höchst eigenartige Weise zu Stande, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt. Etwa 1,5 mm vom Ciliarrand entfernt spaltet sich nämlich das Stroma der Iris, die hier etwa 1,2—1,3 mm dick ist,

1) Diese Angabe gilt für das todte Auge. Am lebenden Thier ist die Pupille ein senkrecht stehendes Oval, wovon ich mich im Zoologischen Garten zu Köln überzeugen konnte.

in zwei Blätter (s. Fig. M). Das dünnere derselben zieht zum Cornealrand, wo es sich an die Sclera ansetzt, es ist etwa  $290 \mu$  dick und besteht aus Bindegewebe mit einer enormen Menge Pigmentzellen, die sich besonders an der camerale Irisfläche zu einer völlig schwarzen Schicht zusammendrängen, welche keinerlei Details erkennen lässt, sie ist etwa  $30 \mu$  dick. Das dickere Blatt der Iris zieht schräg nach hinten und geht in die Grundplatte des Corpus ciliare ohne eine Grenze über, als Begrenzung der Iris wurde der Anfang der Processus ciliares gewählt. Es ist etwa  $630 \mu$  dick. Zwischen diesen Blättern, und eine Strecke weit noch in den Bereich des Corpus ciliare übergreifend, befindet sich ein Maschenwerk starker, pigmentirter Bindegewebsstränge, die keine Gefässe enthalten (s. Fig. M). Die Stränge setzen sich an die Sclera an und enthalten zwischen sich einen ausgedehnten Lymphraum, der am Cornealrand eine Menge offene Verbindungen mit der vordern Kammer hat, indem nämlich das vordere Blatt der Iris ringsum von zahlreichen Lücken durchsetzt ist.

Die Grundplatte des Corpus ciliare ist nur etwa  $340 \mu$  dick. Sie besteht zum grössten Theil aus festem Bindegewebe, das sehr viele dunkelbraun pigmentirte Zellen von unregelmässiger Gestalt enthält. Die Blutgefässe sind spärlich. Von den beiden ciliaren Muskeln konnte nur der Tensor chorioideae nachgewiesen werden, der M. ciliaris s. str. scheint zu fehlen, doch ist er möglicher Weise durch schwache Bündel vertreten, die nur wegen des wenig guten Erhaltungszustandes nicht mehr festzustellen waren. Der Tensor chorioideae besteht aus meridionalen Bündeln von  $100-130 \mu$  Breite bei  $80-100 \mu$  Dicke. Der Abstand der einzelnen Bündel von einander ist ziemlich gering, es mögen  $90-100$  Bündel im ganzen Umfang des Bulbus vorhanden sein. Jeden Falls ist der Muskel nicht auffallend stärker entwickelt als bei andern Pinnipediern, besonders als bei *Phoca*.

Die Zahl der Ciliarfortsätze beträgt  $70-75$ , ihre Höhe etwa  $2$  mm, die Länge  $9$  mm. Sie haben die Gestalt rechtwinkliger Dreiecke (s. Fig. M *p. c*) und stellen ungemein dünne Blättchen dar. Von der Grundplatte des Corpus ciliare entspringen sie mit leistenförmigen Verdickungen, die im äquatorialen Schnitt dreieckig erscheinen. Die Basis des (gleichschenkligen) Dreiecks ist  $510 \mu$  lang, seine Höhe beträgt  $220 \mu$ , von der Spitze (Vorderkante) dieser Verdickung an sind die Ciliarfortsätze nur  $40-60 \mu$  dick, die Flächen sind glatt ohne secundäre Fältchen.

Ein Stroma ist fast gar nicht vorhanden, der schmale Raum, der zwischen den Blättchen der Pars ciliaris retinae liegt, ist

ganz von Gefässen erfüllt, neben der grössern Anzahl ganz winziger Gefässe erscheinen einige zerstreute grössere, von etwa  $15 \mu$  Durchmesser. Die Dicke des Pigmentepithels beträgt etwa  $10 \mu$ , die des Innenblatts der Pars ciliaris retinae etwa  $8 \mu$ , Details sind nicht mehr zu erkennen.

Die Retina ist im Augengrunde  $280 \mu$  dick. Hiervon kommen auf die Stäbchenschicht  $60 \mu$ , auf die äussere Körnerschicht  $70 \mu$ . Diese Schicht besteht aus 22—24 Lagen sehr dicht gedrängter, kleiner Kerne von  $3 \mu$  Durchmesser. Die äussere reticuläre Schicht ist  $30 \mu$  dick, die innere Körnerschicht besteht aus 3—7 Lagen von Zellen, die viel weniger dicht liegen wie die der äussern Körnerschicht. Sie sind auch grösser als jene, ihr Durchmesser beträgt  $4-5 \mu$ , die Dicke der ganzen Schicht beträgt  $50 \mu$ . Die innere reticuläre Schicht ist  $30 \mu$  dick, das Ganglion nervi optici mit der Nervenfaserschicht zusammen  $40 \mu$ .

Die Ganglienzellen des Ganglion nervi optici bilden keine zusammenhängende Schicht, sondern sind durch ziemlich erhebliche Zwischenräume von einander getrennt. Ihre Durchmesser betragen  $20-26 \mu$ , die der runden Kerne  $8 \mu$ , und das Kernkörperchen hat  $2-3 \mu$  Durchmesser. Die MÜLLER'schen Stützfäsern sind stark entwickelt.

Die Zahl der äussern Körnerzellen übertrifft die der Stäbchenzellen ganz bedeutend. Zwar ist die Dicke der Stäbchen nicht mehr feststellbar, aber selbst wenn sie nur  $2 \mu$  dick wären und ganz ohne Zwischenräume ständen, hätten auf  $1 \text{ qmm}$  nur 250 000 Platz, die Zahl der äussern Körnerzellen, die auf diesem Raum liegen, beträgt aber 2 000 000. Die innern Körnerzellen sind viel weniger zahlreich, es liegen in  $1 \text{ qmm}$  Retina nur 181 000, also nur  $\frac{1}{11}$  der Zahl der äussern Körner.

Der Nervus opticus tritt am hintern Augenpol in den Bulbus, er ist rund und hat einen Durchmesser von  $2,98 \text{ mm}$ . Die Dicke der Nervenfasern ist sehr verschieden, es wurden solche von  $4, 6, 8, 12$  und  $20 \mu$  gemessen, als Mittelwerth ergab sich ein Durchmesser von  $8 \mu$ . Da die Fläche der Retina etwa  $1900 \text{ qmm}$  beträgt und die Zahl der Opticusfasern sich auf 140 000 berechnet, so kommen auf  $1 \text{ qmm}$  Retina etwa 74 Nervenfasern, auf 1 Opticusfaser kommen wohl etwa 2000 Stäbchenzellen.

Schon das am Bulbus erhaltene Stück des N. opticus zeigt erhebliche Sförmige Krümmungen. Am hintern Augenpol ist er umgeben von einem starken Fettpolster (s. Fig. M F), dasselbe setzt in

einem Kreise von mehr als 20 mm Durchmesser an die Sclera an und ist am Opticus 6,5 mm dick.

Die Linse hat einen Durchmesser von 14,5 mm; die Axe misst nur 13,2 mm, die Abweichung von der Kugelform ist also immerhin bemerkbar. Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt. Der Linsendurchmesser verhält sich zum Bulbusdurchmesser wie 1:2,31, zum Cornealdurchmesser wie 1:1,703.

## 8. Vergleichung der Pinnipediaaugen.

### 1. Erwachsene Thiere.

Unter den Pinnipediern hat der Seelöwe das relativ grösste Auge, das Walross dagegen das kleinste. Die Grössenverhältnisse ersieht man am besten aus einer Zusammenstellung, die die Länge des Bulbusdurchmessers (2 der Tabelle) und der Bulbusaxe (3 der Tabelle) zur directen Körperlänge des Thieres in Proportion setzt. Unter 1 ist die Länge der Thiere angegeben.

	1	2	3
<i>Macrorhinus</i>	3,2 m	1:49	1:57
<i>Phoca vitulina</i>	1,75 m	1:53	1:61
<i>Phoca barbata</i>	3,0 m	1:77	1:87
<i>Odobaeus</i>	5,0 m	1:170	1:204
<i>Otaria</i>	1,3 m	1:39	1:43

Ungemein viel grösser sind die Augen im Verhältniss zur Körperlänge bei den Embryonen, bei dem von *Phoca groenlandica* etwa wie 1:20 und beim Walrossembryo wie 1:24, doch ist hierbei in Betracht zu ziehen, dass der Kopf bei placentalen Säugethierembryonen stets stärker als der Rumpf entwickelt ist.

Der Bulbus des Pinnipediaauges weicht im Allgemeinen nur wenig von der Kugelform ab. Am grössten sind noch die Abweichungen bei *Macrorhinus* und *Odobaeus*. Dem Verhältniss der Bulbusaxe zum Durchmesser nach wäre das Walrossauge am meisten elliptisch, was aber nicht ganz zutrifft wegen der so sehr verschiedenen Höhe der Hornhäute beider Thiere, und es ist daher besser, das sclerale Segment allein zu betrachten. Die Höhe dieses Segments verhält sich dann zum Scleradurchmesser bei

<i>Macrorhinus</i>	1:1,402	<i>Phoca vitulina</i>	1:1,129
<i>Odobaeus</i>	1:1,341	<i>Halichoerus</i>	1:1,322
<i>Phoca barbata</i>	1:1,238	<i>Otaria</i>	1:1,34

Um zu erkennen, welche Formveränderungen das sclerale Segment innerhalb der Pinnipedier-Ordnung erleidet, ist es nöthig, die beiden Abschnitte, in welche es durch den Aequator zerlegt wird, gesondert zu betrachten. Es ergibt sich dann, dass der Augengrund im Verhältniss zum prääquatorialen Segment bei *Otaria* und *Macrorhinus* am kleinsten, bei *Odobaeenus* am grössten ist. Der Verbindungstheil zwischen Cornea und Augengrund verkleinert sich also. In welchem Maasse dies geschieht, ersieht man aus folgender Zusammenstellung. Das Verhältniss der Höhe des prääquatorialen Segments zu der des Augengrundes beträgt bei

<i>Otaria</i>	1:0,923	<i>Halichoerus</i>	1:1,270
<i>Macrorhinus</i>	1:1,03	<i>Phoca vitulina</i>	1:1,279
<i>Phoca barbata</i>	1:1,172	<i>Odobaeenus rosmarus</i>	1:1,75

Für alle Pinnipedier ist eine Verdünnung der Sclera im Aequator charakteristisch, der Grad der Verdünnung aber ist sehr verschieden. Nach vorn wie nach hinten verdickt sich die Sclera vom Aequator aus, die Stelle aber, wo ihre grösste Dicke liegt, wechselt sehr stark.

Ueber alle diese Verhältnisse mag zunächst die folgende Tabelle zahlenmässig orientiren: Unter 1 ist die grösste Dicke des prääquatorialen Scleralsegments, unter 2 die des Aequators und unter 3 die des Augengrundes in Theilen der Bulbusaxe aufgeführt:

	1	2	3
<i>Macrorhinus leoninus</i>	1:12,38	1:139,25	1:16,38
<i>Phoca vitulina</i>	1:13,6	1:68,0	1:11,33
<i>Phoca barbata</i>	1:17,25	1:43,13	1:17,25
<i>Odobaeenus rosmarus</i>	1:12,25	1:24,5	1:9,8
<i>Halichoerus gryphus</i>	1:7,17	1:22,0	1:8,25
<i>Otaria jubata</i>	1:9,09	1:50,0	1:7,5

Man sieht, dass die äquatoriale Verdünnung bei *Macrorhinus* am bedeutendsten, bei *Halichoerus* und *Odobaeenus* am geringsten ist, die beiden Species von *Phoca* stehen zwischen diesen Extremen. Bei *Macrorhinus* ist das prääquatoriale Segment der Sclera dicker als der Augengrund, bei *Phoca barbata* sind beide gleich dick, bei *Ph. vitulina* übertrifft die Dicke des Augengrundes, die hier schon recht erheblich ist, die des vordern Segments. Die grösste allgemeine Verdickung der Sclera zeigen aber *Odobaeenus*, *Halichoerus* und *Otaria*, besonders im Augengrund, der z. B. beim Walross 1,7mal so dick wie bei *Macrorhinus* ist, während das vordere Segment nur wenig dicker ist.

Veränderlicher noch als die Sclera erscheint bei den Pinnipediern die Cornea. Der Antheil, den sie am Aufbau des Bulbus nimmt, schwankt nur wenig, als Mittelwerth können wir für das Verhältniss des Corneal- zum Bulbusdurchmesser 1:1,54 angeben. Die grössten Abweichungen von diesem Werth zeigen *Otaria* und *Phoca barbata*. Bei ersterer beträgt das Verhältniss 1:1,36, bei letzterer 1:1,695. Auffallend ist der grosse Unterschied der beiden Species von *Phoca*. Während *Ph. barbata* die relativ kleinste Hornhaut hat, treffen wir bei *Ph. vitulina* die zweitgrösste (Verhältniss 1:1,429). Der Cornealbogen schwankt von 90° bei *Macrorhinus* zu 55° bei *Phoca vitulina*, *Ph. barbata* hat 59° und *Odoboenus* 60°. Die Abnahme der Höhe der Cornea zeigt einen regelmässigen Gang; in Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt ist sie bei

<i>Otaria</i>	1:6	<i>Odoboenus</i>	1:9,8
<i>Macrorhinus</i>	1:6,19	<i>Phoca vitulina</i>	1:11,33
<i>Halichoerus</i>	1:9,43	<i>Phoca barbata</i>	1:11,5

Am flachsten ist sie also beim Genus *Phoca*. Auch ihre Dickenverhältnisse ändern sich innerhalb der Ordnung beträchtlich.

Bei *Macrorhinus* ist sie im Scheitel ebenso dick wie am Rande, bei *Phoca barbata* ist der Hornhautscheitel sogar ein wenig dicker als der Rand (Verhältniss 1:0,8), bei *Ph. vitulina* beträgt das Verhältniss 1:3,33, bei *Odoboenus* 1:3,53, bei *Otaria* 1:1,71 und bei *Halichoerus* sogar 1:2.

Zieht man weiter in Betracht, dass auch die relative Dicke der Cornea ganz bedeutend zunimmt, so dass sie, besonders bei *Odoboenus*, ganz erstaunliche Dimensionen erreicht, so erhält man ein Bild von der Grösse der Umbildungen, deren dieses Organ innerhalb einer einzigen Ordnung fähig ist.

Die Chorioidea ist an Dicke und Gefässreichtum bei den verschiedenen Thieren sehr verschieden. Sieht man zunächst vom Tapetum lucidum ab, so findet man, dass der übrige die grossen Gefässe enthaltende Abschnitt bei *Macrorhinus* bei weitem am dünnsten ist, er ist nur 90  $\mu$  dick. Bei *Phoca barbata* beträgt die Dicke 460  $\mu$ , bei *Odoboenus* 510  $\mu$  und bei *Ph. vitulina* sogar 740  $\mu$ . Noch auffallender erscheinen die Unterschiede, wenn man die relativen Dicken, ausgedrückt in Theilen der Bulbusaxen, vergleicht, sie betragen bei

<i>Macrorhinus</i>	1:619	<i>Halichoerus</i>	1:61
<i>Otaria</i>	1:231	<i>Odoboenus rosamarus</i>	1:48
<i>Phoca barbata</i>	1:75	<i>Phoca vitulina</i>	1:46

Es ist also der gefässhaltige Theil der Chorioidea im Auge von *Ph. vitulina* relativ mehr als 13mal so dick wie bei *Macrorhinus*. Ausserdem ist in Betracht zu ziehen, dass bei *Macrorhinus* die Gefässe viel weniger dicht liegen als in den Aderhäuten der übrigen Thiere.

Bei der Vergleichung der Tapeta lucida der Pinnipedier muss man ein Gebilde berücksichtigen, das oben als Lamina pigmenti chorioideae beschrieben wurde und bei *Macrorhinus*, *Otaria* und *Odoboenus* zu finden ist. Es gleicht dem Tapetum im Bau so sehr, dass man es als einen Theil desselben auffassen könnte, der eine niedrigere Entwicklungsstufe repräsentirt, indem er das Pigment nicht wie das eigentliche Tapetum lucidum verloren hat.

Auch das Tapetum ist, ebenso wie die Gefässchicht der Chorioidea, bei *Otaria* und *Macrorhinus* am schwächsten entwickelt, selbst unter Hinzurechnung der Lamina pigmenti ist es bei letzterm nur 50  $\mu$  dick, 20  $\mu$  davon kommen auf die Pigmentschicht und bei *Otaria* ist das eigentliche Tapetum gar nur 20  $\mu$  dick. Etwas stärker ist das Tapetum bei *Odoboenus*, doch kommen von den 180  $\mu$  Dicke nur 60  $\mu$  auf das eigentliche Tapetum, 120  $\mu$  auf die Pigmentschicht. Beim Genus *Phoca* fehlt die Pigmentschicht, als ihre Reste kann man wohl die zu parallelen Reihen geordneten Bindegewebszellen ansehen, die zwischen den innern Gefässen der Lamina vasculosa liegen. Das Tapetum ist bei *Ph. vitulina* 160  $\mu$  dick, bei *Ph. barbata* erreicht es mit 340  $\mu$  Dicke seine grösste Ausbildung. Drückt man die Dicke des Tapetum lucidum, ausschliesslich der Lamina pigmenti, in Theilen der Bulbusaxe aus, so beträgt dieselbe bei

<i>Macrorhinus</i>	1:1856	<i>Odoboenus rosmarus</i>	1:408
<i>Otaria</i>	1:1500	<i>Phoca vitulina</i>	1:212
<i>Halichoerus</i>	1:600	<i>Phoca barbata</i>	1:101

Das Tapetum von *Ph. barbata* ist also mehr als 18mal so dick wie jenes von *Macrorhinus*. Die Gefässe, welche das Tapetum durchbohren um sich an seiner Innenfläche als Choriocapillaris auszubreiten, sind stets Capillaren; um so auffallender sind die grossen Verschiedenheiten ihrer Durchmesser, bei *Macrorhinus* sind sie nur 4  $\mu$  dick, bei *Phoca barbata* dagegen 30  $\mu$ , bei *Ph. vitulina* 10  $\mu$ .

Eine ganz ungewöhnliche Entwicklung erreicht im Pinnipedierauge das Ligamentum pectinatum. Es schiebt sich als starke, im Querschnitt dreieckige Gewebsmasse vom Cornealrande aus zwischen Sclera und Chorioidea ein und bildet, da seine Stränge bei den meisten Species Blutcapillaren enthalten, hier einen Gefässplexus. Bei

weitem die stärkste Ausbildung hat es bei *Macrorhinus*, wo es nach hinten 10,2 mm weit reicht und am Cornealrande 4 mm dick ist. Bei *Phoca barbata* ist es 2,5 mm dick und reicht 5,6 mm nach hinten, fast ebenso sind die Dimensionen bei *Ph. vitulina*. Am schwächsten ist es bei *Odobaeenus* ausgebildet, wo es bei 1,7 mm Dicke auch nur 1,7 mm weit nach hinten reicht.

Besondere Erwähnung verdient das entsprechende Gebilde bei *Otaria*. Wie oben beschrieben (S. 164 und Fig. M l. p), spaltet sich hier die Iris in zwei Blätter. Das vordere Blatt ist am ciliaren Rande vielfach durchbrochen. Es stellt diese Bildung einen Uebergang zwischen dem normalen Verhalten der Iris bei Landsäugethieren und dem der übrigen Pinnipieder dar, in so fern die Auflockerung des Irisstromas in ein weites Maschenwerk von Bindegewebsbalken (die später auch Gefässe führen), die zur Bildung weiter Lymphräume am Cornealrande führt, hier erst die tiefern Schichten ergriffen hat, während an der camerale Irisfläche noch eine ziemlich dicke Platte festen Stromas liegt. Denkt man sich dieselbe verdünnt und in einzelne Bindegewebszüge aufgelöst, so erhält man genau das Bild wie bei den übrigen Pinnipidiern.

Die Pupille zeigt an den conservirten Augen drei Typen. Bei *Otaria* und *Halichoerus* ist sie kreisrund (bei *Otaria* im Leben ein senkrechtcs Oval), bei *Macrorhinus* und *Phoca vitulina* ein liegendes Oval, und bei *Ph. barbata* und *Odobaeenus* „birnförmig“ (s. o.), wobei die grösste Breite am nasalen Ende liegt.

Entsprechend der geringen Grösse der Pupille ist die Iris überall sehr breit, sie liegt kuppenförmig erhoben der vordern Linsenfläche auf. Ganz ausserordentlich stark ist die Irismusculatur, die den Hauptantheil am Aufbau der Iris nimmt, so dass das Stroma iridis gänzlich gegen sie zurücktritt.

Der Dilatator iridis ist überall stark entwickelt, bleibt aber hinter dem Sphincter zurück, der den pupillaren Rand fast ganz allein bildet.

Der Sphincter erreicht den Rand der Iris nicht, nur bei *Macrorhinus* scheint er ihn zu erreichen oder sogar über ihn hinauszugreifen, doch ist hier, wie oben erwähnt, keine scharfe Irisgrenze zu ziehen, jedenfalls reicht auch hier, wie bei allen Pinnipidiern, der Dilatator iridis weiter peripher als der Sphincter. Beide haben ihre dickste Stelle stets nahe an ihrem peripheren Ende, also der Dilatator meist an der Iriswurzel, der Sphincter eine Strecke weit pupillar-

wärts davon. Die Gefässchicht der Iris ist bei weitem am stärksten bei *Odobaeenus* entwickelt, wo sie im ganzen Verlauf der Iris der Vorderfläche der Musculatur aufliegt, sie ist am pupillaren Rande 0,34 mm dick, an der dicksten Stelle der Iris 0,535 mm. Schon schwächer zeigt sie sich bei *Macrorhinus* ausgebildet, dem pupillaren Rande fehlt die Gefässchicht in einer Breite von 2,55 mm völlig, und auch im weitem Verlauf der Iris ist sie nur 0,14 mm dick. Auch bei *Phoca barbata* bleibt ein 2,21 mm breiter pupillarer Rand der Iris frei von Gefässen, und in den peripheren Iristheilen liegen die Gefässe meist in einfacher Schicht der Vorderfläche der Musculatur auf. Am schwächsten zeigen sich die Gefässe bei *Ph. vitulina* entwickelt, hier ist überhaupt keine zusammenhängende Gefässchicht mehr vorhanden, und nur einzelne Gefässe erscheinen auf Radialschnitten an der Vorderfläche der Iris, zum Theil weit in das Innere der Vorderkammer hineinragend.

Das Corpus ciliare ist im Pinnipedierauge ausgezeichnet durch eine aus straffem, fasrigem Bindegewebe bestehende Grundplatte. Bei weitem am stärksten ist diese Grundplatte bei *Macrorhinus* entwickelt, wo sie bis in den Bereich der Irismusculatur vordringt und eine erhebliche Dicke aufweist. Bei den übrigen Pinnipediern tritt sie mehr gegen die stärker entwickelten Blutgefässe zurück. Von den Muskeln des Ciliarkörpers ist der eigentliche, circular verlaufende *Musculus ciliaris* überall sehr schwach entwickelt, am besten noch bei *Macrorhinus*, doch besteht er auch hier nur aus wenigen Bündeln. Der meridional verlaufende *Tensor chorioideae* ist dagegen ziemlich stark entwickelt; bei *Macrorhinus* besteht er aus etwa 30 Bündeln von 130—170  $\mu$  Dicke, bei *Ph. barbata* ist er nicht in einzelne Bündel getheilt, sondern umgibt im ganzen Umkreis den Ciliarkörper, ausserdem zeigt er im Aequator des Bulbus eine sehr bedeutende Verdickung, so dass er hier, an der dünnsten Stelle der Sclera, seine grösste Dicke mit 680  $\mu$  hat. Weniger stark ist der Muskel bei *Ph. vitulina*, wo er aus etwa 77 Bündeln oder Gruppen von Bündeln besteht, deren Dicke von 80—180  $\mu$  schwankt. Nicht unerheblich im Verhältniss zur Kleinheit des Auges ist die Entwicklung des Muskels bei *Odobaeenus*, wo er aus etwa 47 Bündeln von 100  $\mu$  Dicke besteht. Jeden Falls ist er bei *Macrorhinus* am schwächsten entwickelt, wo die Abstände seiner Bündel 3—4 mm betragen, stärker bei *Odobaeenus*, wo die Bündel 1,53 mm von einander abstehen und am stärksten bei *Phoca*, von denen *Ph. vitulina* die grösste Anzahl isolirter Bündel mit nur 1,2 mm Abstand hat, während bei *Ph. barbata* überhaupt keine

einzelnen Bündel mehr auftreten, sondern der Muskel im ganzen Umfang vorhanden ist. Die Zahl der Ciliarfortsätze schwankt um das Doppelte innerhalb der Ordnung, *Odoboenus* hat nur 60 Ciliarfortsätze, *Ph. barbata* 120, *Halichoerus* hat 70—75, *Otaria* 80, während *Macrorhinus* und *Ph. vitulina* 100 besitzen. Ueber die Grössenverhältnisse der Ciliarfortsätze, die stets die Form dreieckiger Platten haben, orientirt folgende Tabelle, in der unter 1 die Länge der Ciliarfortsätze in Theilen der Bulbusaxe, unter 2 die Höhen in Theilen des Bulbusdurchmessers angegeben sind:

	1	2		1	2
<i>Macrorhinus</i>	1 : 3,28	1 : 15,33	<i>Phoca vitulina</i>	1 : 3,09	1 : 11,66
<i>Odoboenus</i>	1 : 3,0	1 : 14,75	<i>Halichoerus</i>	1 : 3,67	1 : 13,0
<i>Phoca barbata</i>	1 : 2,65	1 : 19,5	<i>Otaria</i>	1 : 3,33	1 : 16,75

Man ersieht hieraus die Grössenzunahme des Ciliarkörpers. Der Höhe nach steht *Ph. vitulina* obenan, während *Ph. barbata* die längsten Ciliarfortsätze hat. Bei *Macrorhinus* und *Ph. vitulina* sind die Flächen der Ciliarfortsätze völlig glatt ohne secundäre Fältchen; H. VIRCHOW sagt (50, p. 448): „beim Seehund erreichen die mechanischen Charaktere im Bau der Falten die höchste Stufe.“

Bei *Phoca barbata* ist die ganze Fläche der Fortsätze mit kleinen, niedern Fältchen besetzt. Einen eigenartigen Bau zeigen die Fortsätze bei *Odoboenus*, hier ist der distale Theil der Fortsätze, der bei allen übrigen Pinnipediern verdickt und etwas gefältelt erscheint, unverdickt und vollkommen glatt, dagegen erheben sich proximal von der Fläche der Ciliarfortsätze in grosser Anzahl Fältchen von 90  $\mu$  Höhe und 50  $\mu$  Breite, die meridional verlaufen.

In allen Pinnipediaaugen fehlt die Ora serrata, die Retina geht an der Grenze des Corpus ciliare in einer glatten, als Linea terminalis retinae bezeichneten Linie in das Epithel der Ciliarfortsätze über.

Die Retina selbst ist bei *Macrorhinus* und *Otaria* am dünnsten, 280  $\mu$  dick, bei *Phoca vitulina* 340  $\mu$  und bei *Ph. barbata* und *Odoboenus* sogar 434  $\mu$  dick.

Die reticulären Schichten bieten kein besonderes Interesse, die äussere ist 20—30  $\mu$  dick, die innere 30—50  $\mu$ . Die Stäbchen sind durchweg etwa 3  $\mu$  dick, bei *Macrorhinus* und *Phoca vitulina* vielleicht eine Kleinigkeit dicker. Ihre Länge beträgt bei *Ph. barbata* 64  $\mu$ , bei *Macrorhinus* 70  $\mu$ , bei *Ph. vitulina* 80  $\mu$  und bei *Odoboenus* ist sie mit 90  $\mu$  am grössten. Entsprechend der relativ etwas grössern Anzahl der Stäbchen bei *Ph. barbata* und *Odoboenus* sind bei diesen

Thieren die äussern Körnerschichten am dicksten, bei erstem 160, bei letzterm 110  $\mu$  dick, während sie bei *Ph. vitulina* nur 70 und bei *Macrorhinus* 100  $\mu$  messen. Zur weitem Orientirung diene die folgende Tabelle. Unter 1 sind die Zahlen der Schichten von Kernen verzeichnet, die in der äussern Körnerschicht über einander liegen, unter 2 dieselbe Zahl für die innere Körnerschicht:

	1	2		1	2
<i>Macrorhinus</i>	25	4	<i>Odoabaenus</i>	18	4
<i>Phoca barbata</i>	27	10	<i>Otaria</i>	23	5
<i>Phoca vitulina</i>	21	7			

Auch hier sieht man erhebliche Schwankungen in allen Werthen. Die Zahl der innern Körner ist stets geringer als die der äussern, das Verhältniss schwankt sehr, doch sind zahlenmässige Angaben hier nicht am Platz, da die Kerne sehr verschieden dicht in den Schichten liegen, was nicht genügend in der Rechnung berücksichtigt werden kann. Die Kerne der innern Körnerschicht sind stets etwas grösser als die der äussern, die erstern haben im Durchschnitt einen Durchmesser von 6  $\mu$ , die äussern einen solchen von 4  $\mu$ .

Die Opticusfasern sind bei den einzelnen Thieren sehr verschieden dick, bei *Odoabaenus* schwanken sie zwischen 4 und 16  $\mu$ , bei *Otaria* gar zwischen 4 und 20  $\mu$ , bei *Phoca barbata* zwischen 6 und 10  $\mu$ , bei *Ph. vitulina* zwischen 4 und 8  $\mu$  und bei *Macrorhinus* sind die Grenzen am engsten, 4–6  $\mu$ .

In wie verschiedener Weise die Netzhäute mit Nervenfasern versorgt werden, zeigt folgende Tabelle:

- 1 giebt die Fläche der Retina,
- 2 die Zahl der Opticusfasern,
- 3 die Zahl der Stäbchenzellen in Millionen,
- 4 die Zahl der Opticusfasern, die auf 1 qmm Retina entfallen,
- 5 die Zahl der Stäbchenzellen, die auf eine Opticusfaser kommen.

	1	2	3	4	5
<i>Macrorhinus</i>	7400 qmm	767 000	700	103	920
<i>Phoca barbata</i>	2543 "	174 000	363	68	2086
<i>Phoca vitulina</i>	1980 "	147 000	227	74	1544
<i>Odoabaenus</i>	1790 "	111 000	256	62	2300
<i>Otaria</i>	1900 "	140 000	?	74	?

Am besten ist das Auge von *Macrorhinus* mit Nervenfasern versorgt, und die Anzahl der Stäbchen, welche auf eine Nervenfaser kommen, ist bei ihm die kleinste unter den erwachsenen Pinnipediern. Die wenigsten Nervenfasern auf 1 qmm der Retina erhält *Odoabaenus*, bei dem

zugleich die Zahl der Stäbchen, die auf eine Faser entfallen, ihr Maximum erreicht. Das Genus *Phoca* steht zwischen beiden Extremen, wobei *Ph. barbata* in seinem Verhalten eine Annäherung an *Odoboenus*, *Ph. vitulina* eine solche an *Macrorhinus* erkennen lässt; *Otaria* verhält sich wie *Ph. vitulina*.

Der Opticus tritt meist etwas nach unten vom hintern Augenpol und etwas temporal an den Bulbus heran, meist umgeben von einem dicken Geflecht von Ciliargefässen, das bei *Otaria* fehlt (s. o.). Bei *Otaria* und *Halichoerus* liegt die Eintrittsstelle am hintern Augenpol.

Die Linse weicht in allen Pinnipedieraugen sehr wenig, zuweilen überhaupt nicht von der Kugelform ab. Sie ist stets relativ gross, doch verschieden stark bei den verschiedenen Species entwickelt, wie die folgende Zusammenstellung zeigt, bei der unter 1 die Länge der Linsenaxe in Theilen der Bulbusaxe aufgeführt ist, unter 2 der Linsendurchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers.

	1	2		1	2
<i>Otaria</i>	1 : 2,27	1 : 2,30	<i>Phoca barbata</i>	1 : 2,464	1 : 2,708
<i>Odoboenus</i>	1 : 2,45	1 : 3,105	<i>Phoca vitulina</i>	1 : 2,429	1 : 2,5
<i>Macrorhinus</i>	1 : 2,785	1 : 2,862	<i>Halichoerus</i>	1 : 2,06	1 : 2,32

Die Vergleichung der untersuchten Pinnipedieraugen ergibt, das ein Durchschnitts-Pinnipedierauge nicht existirt; die Unterschiede sind sehr gross, und jedes Auge tritt uns als eine ganz eigenartige Individualität entgegen. Dieselben, wenigstens zum Theil, als Anpassungserscheinungen an verschiedene Lebensbedingungen zu verstehen, soll weiter unten versucht werden.

## 2. Entwicklungsstadien.

Als Ergänzung der vergleichend-anatomischen Betrachtung des Pinnipedierauges kann noch ein Blick auf die beiden untersuchten Embryonen von *Phoca groenlandica* (etwa 10 cm lang) und *Odoboenus*, 12 cm lang, dienen, sowie eine Betrachtung der neugeborenen *Phoca vitulina* und *Halichoerus gryphus*. Diese neugeborene *Phoca* steht, was manche Eigenschaften ihres Auges anlangt, zwischen den beiden ausgebildeten Species *Ph. barbata* und *Ph. vitulina*. Die Dickenverhältnisse der Sclera zeigen diese Thatsache sehr gut. In der folgenden Uebersicht findet sich unter 1 die maximale Dicke des prä-äquatorialen Segments, unter 2 die Äquatorialdicke und unter 3 die grösste Dicke des Augengrundes, alle in Theilen der Bulbusaxen:

	1	2	3
<i>Phoca barbata</i>	1 : 17,25	1 : 43,13	1 : 17,25
<i>Phoca vitulina</i> juv.	1 : 16	1 : 95	1 : 14,25
<i>Phoca vitulina</i> adult.	1 : 13,6	1 : 68	1 : 11,33

Es erhellt aus diesen Zahlen, dass die Dicke des vordern Augensegments wie des Augengrundes beim Neonaten gerade in der Mitte zwischen den Werthen steht, die *Ph. barbata* und *Ph. vitulina* zeigen. Im Aequator dagegen ist die Sclera beim Neugeborenen viel dünner als bei den erwachsenen Thieren beider Species.

In der Mitte zwischen den beiden Species liegen auch die Zahlen für das Verhältniss der Randdicke der Cornea zur Scheiteldicke. Bei *Ph. barbata* betrug das Verhältniss 1 : 1,255, beim Neonaten stellt es sich auf 1 : 2 und beträgt bei der erwachsenen *Phoca vitulina* 1 : 3,33.

Diese Mittelstellung tritt auch in der Dicke der Chorioidea und des Tapetums hervor, wenn man sie in Theilen der Bulbusaxe ausdrückt. Die Dicke der erstern, 1 : 53,3, steht in der Mitte zwischen dem Werth bei *Ph. barbata*, 1 : 75, und dem bei *Ph. vitulina*, 1 : 46. Und für das Tapetum stehen dem Werth 1 : 154 des Neonaten bei *Ph. barbata* 1 : 101, bei *Ph. vitulina* 1 : 212 gegenüber.

Für die Höhe der Ciliarfortsätze und die Linsenaxe gilt dasselbe, die Höhe in Theilen des Bulbusdurchmessers beträgt bei *Ph. vitulina* 1 : 11,66, beim Neugeborenen 1 : 16,6 und bei *Ph. barbata* 1 : 19,5. Und für die Linsenaxe in Theilen der Bulbusaxe beträgt der Werth bei *Ph. vitulina* 1 : 2,5, beim Neugeborenen 1 : 2,57 und bei *Ph. barbata* 1 : 2,708.

Zum Schluss sei noch die Retina erwähnt, die bei *Ph. barbata* sich zur Bulbusaxe verhält wie 1 : 79, beim Neugeborenen wie 1 : 92 und bei *Ph. vitulina* wie 1 : 100.

Die übrigen Charaktere stellen nicht Differenzirungen der beiden Species von einander dar; um ihre Bedeutung zu verstehen, muss man weiter in der phylogenetischen Reihe zurückgehen, und hier geben die beiden oben erwähnten Embryonen Material zur Verfolgung des Stammbaums des Pinnipedierauges.

Die Embryonen zeigen in den äussern Formen ihrer Bulbi, und auf diese soll hier nur eingegangen werden, bemerkenswerthe Aehnlichkeiten unter einander und Abweichungen von den Formen aller andern Pinnipedieraugen. Es wurde oben (s. S. 167) angegeben, in welchem Maasse die Augen der einzelnen Pinnipedier von der Kugel-

form abweichen. Am meisten war dies bei *Macrorhinus* der Fall, bei dem die Höhe des scleralen Bulbussegments sich zu dessen Aequatorialdurchmesser verhielt wie 1 : 1,402. Die beiden Embryonen haben nun noch weit elliptischere Bulbi, die entsprechenden Verhältnisszahlen sind für den Walrossembryo 1 : 1,51, für den von *Phoca groenlandica* 1 : 1,71.

Der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, ist fast derselbe bei den Embryonen wie bei den erwachsenen Thieren; zwar findet man ihn etwas grösser, doch sind die Schwankungen zu gering, als dass man darauf irgend welche phylogenetischen Erörterungen stützen könnte.

Die grösste Cornea unter jenen hat, wie oben gezeigt wurde (S. 131), *Phoca vitulina*, ihr Durchmesser verhält sich zu dem des Bulbus wie 1 : 1,429. Beim Walrossembryo beträgt dieses Verhältniss 1 : 1,373 und beim Embryo von *Ph. groenlandica* 1 : 1,22. Den grössten Cornealbogen hat unter den Pinnipediern *Macrorhinus* mit 90°, der Walrossembryo kommt ihm mit 91° Cornealbogen etwa gleich, dagegen übertrifft ihn der Embryo von *Ph. groenlandica* mit 112° nicht unwesentlich. Auch die grösste Höhe der Cornea zeigt *Macrorhinus*, sie beträgt 1 : 6,19 der Bulbusaxe. Beim *Odobaeus*-Embryo beträgt ihre Höhe 1 : 5,35 und bei *Ph. groenlandica* gar 1 : 3,67, also fast das Doppelte.

Wenn wir die so gewonnenen Resultate phylogenetisch verwerthen, so kommen wir zu dem Resultat, dass bei den Pinnipediern der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, beim Uebergang zum Wasserleben keine Veränderungen erlitten hat, wohl aber die Grösse ihres Bogens und ihre Höhe, und ebenso auch die Form des Bulbus.

## II. Das Sirenenauge.

An Literatur über das Sirenenauge habe ich nur eine sehr lückenhafte Beschreibung des Auges von *Manatus americanus* bei MURIE (26) gefunden und eine kurze Notiz H. VIRCHOW's (50), die die Form der Ciliarfortsätze eines jungen Manati betrifft (gleichfalls *M. americanus*).

### 1. *Manatus latirostris* HARLAN.

Embryo von 6,85 cm Länge. In Frontalschnitte zerlegt.

Der Bulbus (s. Fig. N) ist in der Richtung der Axe verkürzt, diese beträgt nur 3,29 mm, der verticale Bulbusdurchmesser dagegen 4,25 mm.

Die Aequatorialebene liegt 1,25 mm hinter der Fläche des Cornealrandes, ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden. Das vordere, corneale Segment des Bulbus ist stärker gewölbt als der Augengrund; sein Krümmungsradius beträgt 1,44 mm, der Cornealbogen 120°. Der verticale Cornealdurchmesser verhält sich zum Bulbusdurchmesser wie 1 : 1,7.

Die Cornea hat einen verticalen Durchmesser von 2,5 mm, ihre Höhe beträgt 0,72 mm. Im Scheitel ist sie fast doppelt so dick wie am Rande, hier misst sie 140  $\mu$ , dort 260  $\mu$ . Das Cornealepithel ist am Rande mit 30  $\mu$  nur wenig dicker als im Scheitel, wo es 24  $\mu$  dick ist, es lässt 3 Schichten erkennen, die tiefste ist etwa 10  $\mu$  dick und besteht aus annähernd cubischen Zellen, deren sehr grosse, runde oder ovale Kerne 8  $\mu$  im Durchmesser haben. Es folgt eine Schicht polygonaler Zellen von 8  $\mu$  Dicke, die runden Kerne sind etwa 6  $\mu$  dick. Die oberflächlichste Schicht bildet eine Lage Plattenzellen von 6  $\mu$  Dicke, ihre Kerne sind längs oval und bei 4  $\mu$  Dicke bis 10  $\mu$  lang.

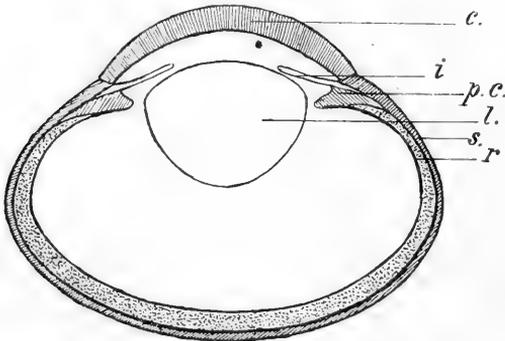


Fig. N. *Manatus latirostris*, Verticalschnitt. 13:1.  
Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Die Cornea propria zeigt im Scheitel sehr lockern Bau, die Lamellen fassen viele weite Lymphräume zwischen sich. Gegen den Rand hin wird das Gefüge fester, die Lymphräume kleiner. Die Kerne der Cornealfasern liegen im Scheitel ziemlich weit von einander entfernt, sie sind meist lang und

schmal, am Rande aber liegen sie sehr dicht, ihre Form ist rund oder oval, auch sind sie grösser als die im Cornealscheitel.

Die Sclera ist nahe dem Cornealrand 70  $\mu$  dick, dann verdünnt sie sich bald auf 40  $\mu$ , eine Dicke, die sie auch im Aequator beibehält. Gegen den Augengrund nimmt sie nur unbedeutend an Dicke zu, sie misst hier etwa 50  $\mu$ . Sie besteht aus starken, nur meridional verlaufenden Fasern mit langen, flachen Kernen; die Fasern liegen fest an einander.

Eine Anlage der Chorioidea ist noch nicht vorhanden.

Die Iris stellt einen Ring von etwa 590  $\mu$  Breite dar. Am Pupillarrand ist sie 60  $\mu$  dick, an der Wurzel 120  $\mu$ . Das Stroma enthält Pigment in grosser Menge. Das Aussenblatt der Pars iridica retinae ist 14—20  $\mu$  dick und ganz mit schwarzem Pigment erfüllt. Das Innenblatt ist bis an den Pupillarrand hin völlig pigmentfrei. Am pupillaren Rand ist es 10  $\mu$  dick, an der Wurzel 20  $\mu$  dick und hier schon mehrschichtig.

Das Corpus ciliare schliesst sich als 425  $\mu$  breiter Ring an die Iris an. Die Ciliarfortsätze haben eine sehr einfache Gestalt, sie stellen dreieckige Platten ohne secundäre Fältchen dar. Ihre Höhe beträgt 170—200  $\mu$ , die Dicke an der Basis etwa 100. Die Fortsätze stehen sehr eng, so dass ihre Gesamtzahl sicher 90—100 beträgt. Das Pigmentblatt zieht als 40  $\mu$  dicke, tief schwarze Schicht über die Fortsätze hin. Das Innenblatt der Retina ist auf der Höhe der Fortsätze nur 10  $\mu$  dick, nimmt dann aber rasch bis auf 50  $\mu$  am hintern Ende der Falten zu.

Das Aussenblatt der Retina ist im Ganzen stark pigmentirt, es ist im Augengrund 17  $\mu$  dick, gegen das Corpus ciliare nimmt es bis auf 40  $\mu$  zu.

Das Innenblatt der Retina ist im Augengrund 180  $\mu$  dick, an der Linea terminalis retinae 90  $\mu$  dick, die Grenzlinie ist nicht scharf markirt, sondern der Uebergang des Pars optica in die Pars ciliaris retinae erfolgt allmählich. Die äussere Körnerschicht ist 130  $\mu$  dick und besteht aus etwa 26 Lagen von Kernen. Sie liegen ungeheuer dicht gedrängt, nur gegen die innere Grenze hin ist die Anordnung eine lockere. Die äussere reticuläre Schicht ist 10  $\mu$  dick. Die innere Körnerschicht besteht aus 1—3, im Durchschnitt 2 Lagen von Kernen, die viel weniger dicht liegen als die äussern Körner, die Dicke der Schicht beträgt 20  $\mu$ . Die Durchmesser der Kerne betragen in beiden Körnerschichten etwa 4  $\mu$ . Vitreal von der innern Körnerschicht liegt eine Zone von 20  $\mu$  Breite, in der weitere Unterscheidungen in innere reticuläre Schicht und Ganglion optici nicht zu erkennen sind.

Der Nervus opticus hat elliptischen Querschnitt; in der Horizontalen beträgt sein Durchmesser 760  $\mu$ , in der Verticalen 380  $\mu$ . Er tritt im horizontalen Meridian des Auges erheblich temporal vom hintern Augenpol an den Bulbus, den er unter sehr spitzem Winkel trifft. Sein Verlauf zeigt eine höchst auffallende Abweichung von dem Verhalten bei allen übrigen Säugethieren, er tritt nämlich aus dem Kegel der Musculi recti heraus und dann durch das Foramen

opticum, das hier also nicht innerhalb der Ansätze der Recti gelegen ist, sondern nasal von denselben.

Die Linse hat einen Durchmesser von 1,53 mm, die Axe ist 1,23 mm lang. Die Vorderfläche ist viel flacher als die Hinterfläche, ihre Höhe beträgt nur 380  $\mu$ , ihr Krümmungsradius 0,96 mm und ihr Bogen 105°. Die Hinterfläche ist 850  $\mu$  hoch, ihr Krümmungsradius ist 0,77 mm lang, und ihr Bogen beträgt 168°. Das vordere Linsenepithel ist mehrschichtig, seine Dicke beträgt etwa 30  $\mu$ . Die grossen, runden Kerne haben etwa 6  $\mu$  Durchmesser. Die Epithelgrenze liegt nicht im Aequator, sondern 340  $\mu$  hinter demselben ganz auf der Hinterfläche der Linse. Die Kerne der peripheren Linsenfaser sind sehr gross, sie haben etwa 10  $\mu$  Durchmesser und lassen deutlich in heller gefärbtem Plasma dunkle Kernkörperchen erkennen. Die Kerne der Centralfasern sind dagegen viel kleiner, der Durchmesser beträgt 4—5  $\mu$ , und sie sind ganz dunkel gefärbt.

Das Corpus vitreum erscheint als ein Netz von Stärkern und schwächern Fibrillen, welche sich gegen die Retina als Membrana limitans, gegen die Fossa lentis als Membrana hyaloidea verdichten. An der Papilla nervi optici treten 2 feine Vasa hyaloidea in den Glaskörper ein. Die Capsula vasculosa lentis besteht aus feinen, meridional um die Linse verlaufenden Gefässen, die zahlreiche Anastomosen unter einander bilden. Ihre Dicke beträgt etwa 17  $\mu$ , ihr gegenseitiger Abstand 26  $\mu$ .

Von den Lidern ist das Oberlid schwächer entwickelt, es ist 1,87 mm breit und an der Basis 0,85 mm dick, das Unterlid ist 2,04 mm breit und an der Basis 1,06 mm dick. Die Epidermis, die am übrigen Kopf etwa 34  $\mu$  dick ist, verdickt sich gegen den Margo ciliaris bis auf 85  $\mu$ . Auf die Epidermis folgt die Speckschicht. Diese hat auf dem Kopf die erhebliche Dicke von 1,27 mm, nimmt dann gegen die Lider rasch an Dicke ab und misst an der Lidwurzel 255  $\mu$ , am Lidrand nur noch 128  $\mu$ . Der Orbicularis oculi ist im Unterlid stärker entwickelt als im Oberlid, er reicht einerseits bis gegen den freien Lidrand, andererseits bis über die Basis des Lides heraus. Das Conjunctivalepithel zeigt mehrere Schichten von Zellen. Die Membrana nicticans ist stark entwickelt und enthält einen winklig gebogenen Nickhautknorpel.

Auffallend ist das völlige Fehlen von Augendrüsen; weder die geringste Anlage einer HARDER'schen noch einer Thränen drüse ist vorhanden, auch ein subconjunctivales Drüsenstratum fehlt gänzlich.

Bemerkenswerth ist der Reichthum an Gefässen: unter dem Kegel der Musculi recti zieht ein starkes arterielles Rete mirabile

durch die Orbita. Ausserdem liegt am obern äussern Rande derselben ein aus mehreren grossen Venen bestehender Plexus venosus.

### Anhang.

Hier muss eine Beobachtung Platz finden, die ich nicht zu deuten wage:

Im obern Abschnitt des Bulbus, etwa im Aequator und in der Nähe der Medianebene des Auges, schnürt sich von der Retina ein bläschenförmiger Körper ab. Er liegt an der vitrealen Seite der Retina und ragt in den Glaskörperraum hinein. Seine Länge beträgt etwa 400  $\mu$ , die Breite 260  $\mu$ . Die der „äussern“ Körnerschicht entsprechende Zellschicht des Bläschens ist von der äussern Körnerschicht der Retina getrennt, eine Schicht vom Aussehen der innern Körnerschicht der Retina schiebt sich zwischen beide. Das Bläschen ist völlig geschlossen.

Diese Bildung findet sich an der gleichen Stelle des Bulbus an den beiden Augen der Embryos. Schon hierdurch wird die nächstliegende „Erklärung“, dass es sich um eine „Schrumpfung“ handeln könnte, unwahrscheinlich, um so mehr als der eine Bulbus gut erhalten ist, während der andere starke Deformationen im Ganzen und besonders Faltungen der Retina zeigt. Trotz dieses schlechten Zustands ist das fragliche Gebilde durchaus sicher festzustellen.

Wenn aber nach sorgfältiger Erwägung der Umstände ein Kunstproduct hier nicht vorliegt, so bleibt es doch vorläufig unmöglich, diesem sonderbaren Gebilde, das meines Wissens kaum irgendwo eine Analogie findet, irgend eine Deutung zu geben.

### 2. *Manatus köllikeri* KÜKENTHAL.

Embryo von 51 cm Länge (s. KÜKENTHAL, 96).

Der Bulbus (s. Fig. O) ist elliptisch, in der Richtung der Axe verkürzt. Die Axe ist 8,5 mm lang, der Verticaldurchmesser 10,8 mm, und der Horizontaldurchmesser, der am längsten ist, misst 11,4 mm. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden. Die Aequatorialebene liegt 3 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Die Cornea ist recht klein, das Verhältniss ihres Durchmessers zum Bulbusdurchmesser beträgt in horizontaler Richtung 1:2,714, in verticaler ist die Hornhaut noch kleiner, das Verhältniss beträgt 1:3,273. Der Krümmungsradius beträgt 2,7 mm, der Bogen 102°.

Die Cornea hat einen verticalen Durchmesser von 3,3 mm, einen horizontalen von 4,2 mm, die Höhe beträgt 1,0 mm.

Die Cornea ist im Scheitel 0,76 mm dick, d. h. mehr als doppelt so dick wie am Rande, wo sie nur 0,34 mm misst. Das Epithel ist am Rande wie im Scheitel  $30 \mu$  dick, es besteht aus einer tiefen Schicht von Cylinderzellen, die  $16 \mu$  hoch sind und sehr grosse Kerne zeigen, und einer oder zwei oberflächlichen Lagen flacher, in der Verhornung begriffener Zellen.

Die Sclera ist im Aequator nur  $85 \mu$  dick, im Augengrunde verdickt sie sich auf  $170 \mu$ , am Cornealrande beträgt die Dicke  $210 \mu$ .

Die Chorioidea ist nur als  $40 \mu$  dicke Schicht lang gestreckter, pigmentirter Bindegewebszellen an der Innenfläche der Sclera erkennbar.

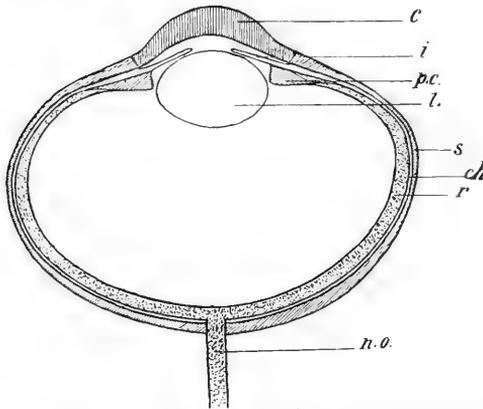


Fig. O. *Manatus köllikeri*. Verticalschnitt.  
5 : 1. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Die Iris bildet einen 1,445 mm breiten Ring, ihre Dicke beträgt  $85 \mu$ .

Die Zahl der Processus ciliares beträgt 45–50, ihre Höhe  $468 \mu$  bei einer Länge von 1,36 mm. Sie haben die Form dreieckiger Platten, in ihren untern (hintern) Theilen sind sie glatt, in den vordern reich mit Fältchen besetzt. Der freie Rand ist verdickt.

Die Retina ist im Augengrunde  $180 \mu$  dick,

die äussere Körnerschicht besteht aus etwa 7 Schichten von Zellen, ihre Gesamtdicke beträgt  $40 \mu$ . Die äussere reticuläre Schicht ist  $10 \mu$  dick, die innere Körnerschicht, aus etwa 5 Zellschichten bestehend,  $30 \mu$ . Auf das Ganglion optici entfallen  $70 \mu$ .

Der Nervus opticus tritt am hintern Augenpol an den Bulbus heran. Der Durchmesser der Linse beträgt 2,8 mm, ihre Axe 2 mm, Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt, je 1 mm hoch.

### 3. *Halicore dugong* Q. et G.

Embryo von 46 cm directer Körperlänge, Länge über den Rücken 52 cm. In Alkohol (s. Fig. P).

Der Bulbus ist in der Richtung der Axe verlängert, diese übertrifft mit 15,5 mm Länge den Horizontal- und Verticaldurchmesser,

die einander gleich, beide 14,5 mm lang sind. Die Aequatorialebene liegt 6 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden. Die Cornea ist recht klein, ihr verticaler Durchmesser verhält sich zum verticalen Bulbusdurchmesser wie 1 : 2,64, die horizontalen Durchmesser verhalten sich wie 1 : 2,23. Das corneale Segment des Bulbus ist viel stärker gewölbt als das sclerale, sein Krümmungsradius beträgt 3,25 mm, der Bogen der Cornea 134°. Der Krümmungsradius der Sclera beträgt 6,34 mm, der Bogen 303°.

Die Cornea hat einen Horizontaldurchmesser von 6,5 mm, der Verticaldurchmesser beträgt 5,5 mm, die Höhe 2 mm. Im Scheitel ist die Cornea fast doppelt so dick wie am Rande, dort 1,1 mm dick, am Rande nur 0,595 mm.

Die Sclera ist im Aequator am dünnsten, hier misst sie 0,4 mm, am Cornealrande beträgt die Dicke 0,6 mm und im Augen Grunde 0,7 mm.

Am Cornealrande liegt, nahe der Innenfläche der Sclera der

Sinus venosus Schlemmi, ein Gefäß von 60  $\mu$  Breite und 30  $\mu$  Dicke.

Die Chorioidea erscheint in einem Ringe von etwa 4 mm

Breite, der sich an das Corpus ciliare anschliesst und nach hinten etwa bis zum Aequator reicht, völlig schwarz. Der Augengrund erscheint dunkelgrau. Man muss diesen ganzen Bezirk als die Anlage eines Tapetum lucidum betrachten. Nasal reicht das Tapetum auf eine Strecke von 7—8 mm bis an das Corpus ciliare heran. Der Bau der Chorioidea ist etwas verschieden, je nachdem man den peripheren, äquatorialen Theil oder den Augengrund untersucht. In den peripheren Theilen folgt auf eine 50  $\mu$  dicke Lamina suprachorioidea, die aus dünnen Bindegewebszügen besteht, die weite Maschenräume zwischen sich fassen und Pigmentzellen enthalten, die Gefässchicht der Chorioidea. Sie ist 90  $\mu$  dick und besteht aus einer einfachen

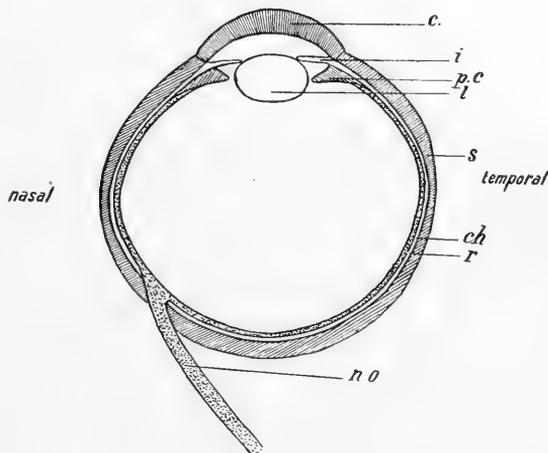


Fig. P. *Halicore dugong* Q. et G. Horizontalschnitt. 3 : 1. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Lage grosser, dünnwandiger Gefässe. Nach innen folgt dann eine  $40 \mu$  dicke Schicht, die aus mehreren Lagen lang gestreckter, pigmentirter Bindegewebszellen besteht und der sich nach innen die Choriocapillaris mit  $10 \mu$  Dicke anschliesst. Das  $10 \mu$  dicke Aussenblatt der Retina ist ganz mit schwarzem Pigment erfüllt. Die Gesamtdicke der Chorioidea beträgt hier  $140 \mu$ .

Im Bereich der Anlage des Tapetums besteht der Unterschied im Bau wesentlich darin, dass die Bindegewebsschicht, die zwischen Lamina vasculosa und Choriocapillaris liegt, hier  $110 \mu$  dick ist und die Zahl der Pigmentzellen in ihr abnimmt. Doch enthält sie noch eine Anzahl solcher Zellen, die ihr das dunkelgraue Aussehen geben, in Verbindung mit dem Stratum pigmenti retinae, das auch hier pigmentirt ist.

Die Iris ist oben am breitesten,  $1,5$  mm breit, etwa ebenso breit nasal und temporal, unten dagegen nur  $1,4$  mm breit. Die Pupille ist rund und hat einen Durchmesser von  $2,2$  mm. An der Wurzel beträgt die Dicke der Iris  $128 \mu$  und ebenso viel am Pupillarrande, in der Mitte ist sie  $255 \mu$  dick.

Das stark entwickelte Stroma enthält zahlreiche, unregelmässig gestaltete Pigmentzellen und nur wenige grössere Gefässe. Vom Pupillarrande aus erstreckt sich  $0,6$  mm weit der stark entwickelte Sphincter iridis in einer Dicke von  $50 \mu$ , an der Rückseite der Iris überlagert von den beiden Blättern der Pars iridica retinae, die gleich stark pigmentirt und zusammen  $30-40 \mu$  dick sind.

An der Umschlagsstelle des Aussenblatts in das Innenblatt, am Pupillarrande, bilden beide Blätter einen  $50 \mu$  dicken Wulst.

Das Corpus ciliare ist  $2$  mm breit, es erheben sich auf ihm etwa  $50$  Ciliarfortsätze zu einer Höhe von  $0,84$  mm. Die Form der Ciliarfortsätze ist einfach, ohne secundäre Fältchen, sie sind nach dem „mechanischen Typus“ gebaut. Von der Pars ciliaris retinae ist das Aussenblatt stark pigmentirt und  $20 \mu$  dick, an der dem Linsenäquator zugewandten Spitze noch erheblich dicker, das unpigmentirte Innenblatt ist  $12 \mu$  dick.

Die Retina ist im Augengrunde etwa  $160 \mu$  dick. Die äussere Körnerschicht besteht aus  $10$  Lagen von Kernen, sie ist etwa  $50 \mu$  dick. Die innere Körnerschicht besteht bei  $20 \mu$  Dicke aus etwa  $3$  Lagen von Kernen, die etwas grösser sind als die der äussern Körnerschicht. Weitere Angaben zu machen, verbietet der Zustand der Retina.

Der Nervus opticus tritt an der nasalen Seite unter sehr spitzem Winkel an den Bulbus. Seine Eintrittsstelle liegt im horizon-

talen Meridian, auf der nasalen Seite 11,6 mm hinter dem Cornealrande (s. Fig. P). Die Dicke des Nerven beträgt 1 mm, seine Länge bis zur Spitze der Orbita 20 mm. Nahe der Spitze der Orbita tritt der Opticus aus dem Kegel der Musculi recti heraus und vor denselben, nasal also, durch das Foramen opticum. Die Musculi recti entspringen also nicht um das Foramen opticum, sondern hinter ihm, temporal von ihm.

Die Linse hat einen Durchmesser von 3 mm, die Axe ist 2,4 mm lang. Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt, der Krümmungsradius beträgt bei beiden 1,54 mm, ihr Bogen 155°. Die Dicke der Linsenkapsel beträgt 30  $\mu$ , das Epithel ist in der Nähe des Aequators als ein 16  $\mu$  hohes Cylinderepithel zu erkennen; wo die Epithelgrenze liegt, ist nicht mehr feststellbar.

Die Lidöffnung ist oval, 5 mm lang, 3 mm breit. Die Tiefe des Conjunctivalsackes beträgt oben 6,4, unten 6,3 mm, innen und aussen 7,8 mm. Die Dicke der Lidwurzel misst oben 2 mm, unten 2,5 mm, und ebenso viel innen, aussen 3 mm.

Den nasalen Theil des Conjunctivalsacks durchzieht die Palpebra tertia. Sie erreicht ihre grösste Dicke unten im Mittelmeridian des Auges, hier erhebt sie sich als 3 mm hohe Falte vom Fornix conjunctivae, ihre Dicke beträgt 0,5 mm. Am nasalen Augenwinkel ist die Nickhaut mit 3,5 mm am höchsten, aber viel dünner als unten. Dann nimmt die Höhe rasch ab, und die Falte verstreicht, ohne im Oberlid den Mittelmeridian des Auges erreicht zu haben.

Das Epithel des Lides ist 170  $\mu$  dick und im Stratum germinativum dunkelbraun, in den obern Zellschichten hellbraun pigmentirt. Nahe der Lidwurzel in der Stirnhaut greifen noch sehr regelmässige Epithelzapfen in die Cutis ein, auf der Fläche des Lides selbst werden zuerst die Abstände dieser Zapfen grösser, dann unregelmässig und die Zapfen flacher. Am Margo ciliaris sind die Zapfen auf eine kurze Strecke wieder besser ausgebildet.

Unmittelbar unter dem Epithel liegen im Lid eine Anzahl Gefässe, am dichtesten am Lidrand. In dem Bindegewebe, das die Hauptmasse des Lides bildet, liegt der starke Orbicularis oculi, er reicht bis zum Lidrande. Seine Dicke ist nicht gut anzugeben, da die Bündel durch starke Bindegewebszüge von einander getrennt sind. In 1,87 mm Entfernung vom Lidrande beginnt nach innen vom Orbicularis ein starkes subconjunctivales Drüsenstratum von 0,765 mm Dicke, das bis zum Fornix conjunctivae reicht.

Nur eine etwa 0,2 mm dicke Schicht direct unter der Conjunctiva, die aus kleinen Einzeldrüsen besteht, mündet auf der Innenfläche des Lides, gegen die Hauptmasse ist sie durch eine Bindegewebsschicht abgeschlossen. An der Lidwurzel tritt noch eine weitere Drüsenmasse auf, die noch tiefer unter der Conjunctiva liegt und von den übrigen Drüsen wieder durch Bindegewebe getrennt ist.

Die Nickhaut ist an ihrem Rande nur 0,255 mm dick; dieser Rand wird durch eine Spange von hyalinem Knorpel gestützt, die bei 850  $\mu$  Breite 128  $\mu$  dick ist. Das ganze Innere der Nickhaut besteht aus Drüsen, die auch über ihre Basis hinaus sich fortsetzen.

Der knöcherne Orbitalring, der im temporalen obern Quadranten unvollständig ist, liegt tief unter der Körperoberfläche. Die Dicke der ihn überlagernden Schicht von Muskeln und Bindegewebe ist oben 6,75 mm dick, unten 5,5 mm, innen 5,4 und aussen 6,5 mm. In Folge dessen liegt der Bulbus grössten Theils ausserhalb der Orbita, vor ihr, der Orbitalring umfasst ihn erst hinter dem Aequator.

#### 4. Vergleichung der untersuchten Sirenenaugen.

Die Form des Bulbus ist bei dem Embryo von *Manatus latirostris* (Länge 6,85 cm) stark elliptisch, das Verhältniss der Höhe des scleralen Bulbussegments zum Bulbusdurchmesser beträgt 1 : 1,654. Bei *M. köllikeri* beträgt es nur 1 : 1,44 und an dem Bulbus von *Halicore* (Länge 46 cm) sind die Unterschiede beider Werte äusserst gering, das Verhältniss beträgt nur 1 : 1,074. Aus diesen Zahlen geht hervor, dass der Bulbus in der Richtung der Axe stärker wächst als in der des Durchmessers. Dieses relative Wachstum der Axe vertheilt sich auf die drei Abschnitte derselben, auf die Höhe der Cornea, die des präaquatorialen Segments und des Augengrundes, in sehr verschiedener Weise. Die relative Höhe der Cornea nimmt ab, sie beträgt bei *Manatus latirostris* in Theilen der ganzen Axe 1 : 4,569, bei *M. köllikeri* nur 1 : 8,5.

Die Höhe des präaquatorialen Segments zeigt keine bedeutenden Veränderungen, die des Augengrundes dagegen nimmt relativ zu, sein Wachstum ist es, das die relative Verlängerung der Axe bewirkt.

Die Cornea erfährt schon in dem kleinen Entwicklungsabschnitt, der zwischen den beiden Manati-Embryonen liegt, eine erhebliche Verkleinerung. Das Verhältniss ihres Durchmessers zu dem des Bulbus beträgt bei *M. latirostris* 1 : 1,7, bei *M. köllikeri* dagegen in horizontaler Richtung 1 : 2,71, in verticaler 1 : 3,27. Auch der Embryo von *Halicore* hat eine sehr kleine Cornea.

Bei dem geringen Umfang des untersuchten Materials hat es keinen Werth eine vollständige Vergleichung der untersuchten Augen durchzuführen, es sei nur noch mit einigen Worten das Verhalten der Linse erwähnt, das einiges Interesse bietet.

Die folgende Tabelle giebt unter:

- 1 das Verhältniss des Linsen- zum Bulbusdurchmesser;
- 2 Verhältniss der Linsen- zur Bulbusaxe;
- 3 Verhältniss des Linsen- zum Cornealdurchmesser.

		1	2	3
<i>Manatus latirostris</i>	6,8 cm	1:2,78	1:2,67	1:1,63
„ <i>köllikeri</i>	51 cm	1:4,0	1:4,25	1:1,34
<i>Halicore dugong</i>	52 cm	1:4,83	1:6,45	1:2,0

Man ersieht hieraus, dass die relative Grösse der Linse ganz beträchtlich abnimmt, besonders die Grösse der Axe. Wichtiger aber ist das unter 3 angegebene Verhältniss des Linsendurchmessers zum Cornealdurchmesser. Der Werth für den jüngsten Embryo steht hier in der Mitte zwischen den Werthen für die grössern Embryonen von *Manatus* und *Halicore*. Während bei *Halicore* eine beträchtliche relative Verkleinerung stattfindet, vergrössert sich die Linse bei *Manatus*. Der Werth, den das Verhältniss bei *M. köllikeri* erreicht, weicht bedeutend von dem Mittelwerth ab, den man für die übrigen Wassersäugethiere findet. Von den untersuchten Thieren ist der Manati das einzige, das im Süsswasser lebt; vielleicht liegt hierin die Ursache des abweichenden Verhaltens?

### III. Das Mysticetenaug.

Die Reihe der Autoren, die sich mehr oder weniger eingehend mit dem Walaug beschäftigt haben, ist nicht gering, um so verwunderlicher aber unser geringes thatsächliches Wissen über dieses Capitel. Die alten Autoren, die umfassende anatomische Darstellungen der gröbern Anatomie, meist ganzer Thiere, unternahmen oder wenigstens das Auge als Ganzes bearbeiteten, wie ALBERS (1810), ALDERSON (1827), RAPP (1837), ESCHRICHT (1838 und 1849), MAYER (1852), berühren theils nur sehr im Vorübergehen das Auge, oder wenn sie ihm grössere Aufmerksamkeit zuwenden, so arbeiten sie mit zu groben Mitteln und, vor allem, meist an zu schlechtem Material, um erhebliche Resultate zu erzielen.

Auch die Autoren, die nur einzelne Theile, besonders die Retina

des Walauges zum Gegenstand von Studien gemacht haben, wie RITTER (1864), SANTI SIRENA (1872), oder die Chorioidea (SÄTTLER, 1876), die Plexus in der Opticusscheide (BEAUREGARD u. BOULART, 1894), haben bei aller Vermehrung der Kenntnisse dieser einzelnen Theile für die vergleichende Anatomie des Walauges damit nur wenig gethan.

Zahn- und Bartenwale sind in den Arbeiten nicht getrennt, man erfährt höchstens, dass ihre Augen einander ungeheuer ähnlich sein sollen. Stets sind es nur einzelne Daten, die man von dem Auge einer bestimmten Species erfährt, vergleichbare Werthe von mehreren Species fehlen.

Von Bartenwalen finden sich Angaben über *Balaena mysticetus*, *Balaenoptera rostrata* und *musculus*, *Megaptera boops*. Von Zahnwalen finden Erwähnung: *Delphinus*, *Phocaena*, *Grampus griseus*, *Monodon*, *Physeter*, *Globiocephalus melas*.

Aber selten ist eine Angabe genau genug, um sich vergleichend-anatomisch verwerthen zu lassen.

Eine grosse Förderung hat das Verständniss des optischen Baues der Walaugen durch die vorzüglichen Untersuchungen von MATTHIESSEN erfahren, der seit 1886 eine ganze Reihe Arbeiten über den „physikalisch-optischen Bau“ der Zahn- und besonders der Bartenwalaugen veröffentlicht hat.

Die Entwicklungsgeschichte des Walauges ist vollends ein unbebautes Feld, die einzige Notiz über Augen von Wal-Embryonen finde ich bei ESCHRICHT (10). Sie bezieht sich auf 2 Embryonen von *Balaenoptera rostrata* und *Megaptera boops*. Wie geringe Aufmerksamkeit der Altmeister der Cetologie diesem Punkt geschenkt hat, geht aus der Bemerkung hervor (l. c. p. 85): „Die Altersverschiedenheiten an den äussern Theilen des Auges beschränkten sich nach meinen Beobachtungen auf die verhältnissmässig bedeutendere Grösse derselben in den frühern Perioden.“

### 1. *Balaenoptera rostrata* (FABR.)<sup>1)</sup>.

Embryo von 20,1 cm Länge. Genaue Maasse finden sich bei KÜKENTHAL (87), „Walthiere“, p. 239, No. 1 der Tabelle. Der Kopf ist in Frontalschnitte zerlegt (s. Fig. Q).

Der Bulbus hat die Form eines Rotationsellipsoids, sein Vertical-

1) Die Namen der arktischen Barten- und Zahnwale sind nach der Nomenclatur angegeben, die KÜKENTHAL (110) aufgestellt hat.

durchmesser misst 6,4 mm, die Axe 4,75 mm. Die Aequatorialebene liegt 1,6 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Der Sulcus corneae ist 2 mm breit. Das vordere, von der Cornea gebildete Segment des Bulbus ist viel stärker gewölbt als das hintere sclerale. Der Krümmungsradius des erstern beträgt 2,83 mm, der des letztern 11,24 mm, zwischen beide schiebt sich der Sulcus corneae ein. Das Verhältniss des Verticaldurchmessers des Bulbus zu dem der Cornea,

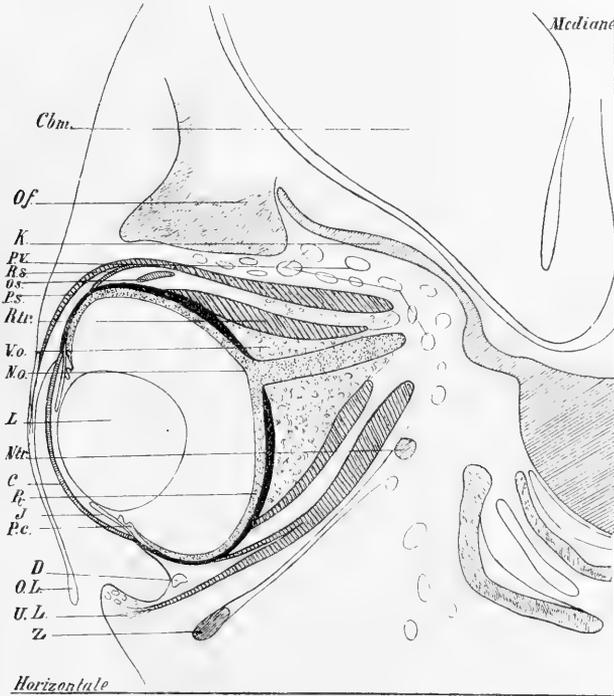


Fig. Q. *Balaenoptera rostrata* (FABR.). Frontalschnitt durch den Kopf. 6:1. *Cbm.* Cerebrum, *D* Drüse, *K* Knorpel, *Ntr* Nervus trigeminus, *O. f* Os frontale, *O. L* Oberlid, *P. s* Palpebralis superior, *U. L* Unterlid, *Z* Zygomaticum. Weitere Buchstaben-erklärung s. am Schluss.

welches ausdrückt, einen wie grossen Antheil am Aufbau des Bulbus die Cornea nimmt, beträgt 1:1,455. Der Bogen der Cornea hat die beträchtliche Grösse von  $102^{\circ}$ . Der Durchmesser der Cornea beträgt etwa 4,4 mm. Die Höhe des Cornealscheitels lässt sich nicht aus directen Messungen angeben, da sie völlig eingedrückt ist und zahlreiche Falten zeigt. Um einen mit den Maassen der übrigen Embryonen vergleichbaren Werth für die Höhe des Cornealscheitels zu

erhalten, wurde die Länge der Cornea direct, allen Falten folgend, mit dem Ocularmikrometer gemessen. Die Länge ergab 5,1 mm. Unter der Voraussetzung, dass der meridionale Schnitt der Cornea ein Kreissegment darstellt, wurde nun die Höhe berechnet und construirt und ergab sich zu 1,05 mm. Die Dicke der Cornea beträgt im Scheitel 130  $\mu$ , wovon 26  $\mu$  auf das Epithel, 104  $\mu$  auf die Cornea propria kommen.

Am Rande ist die Hornhaut 128—153  $\mu$  dick, sie enthält hier Pigment, das hauptsächlich als Brocken in den Zellen des Epithels, vereinzelt aber auch in denen der Cornea propria auftritt. Das Hornhautepithel besteht aus einer tiefen Lage cubischer Zellen, mit runden Kernen und einer oberflächlichen Schicht von Plattenzellen mit schmalen, ovalen, der Oberfläche parallelen Kernen. Die Cornea propria ist in ihren vordern Lagen viel schwächer gefärbt als in den hintern. In den vordern Schichten sind wellig verlaufende Fibrillen zu erkennen, hinten dagegen nicht mehr, vielmehr hat hier die Cornea viel dichteres Gefüge und zeigt die Anordnung in Lamellen, ist also schon weiter entwickelt als vorn. Die zahlreichen ovalen Kerne der Grundsubstanz liegen vorn noch ziemlich unregelmässig, häufig im Winkel gegen die Oberfläche, im hintern Theil dagegen liegen sie alle parallel der Oberfläche.

Die Sclera ist im Aequator ungemein dünn, nur 50—60  $\mu$  dick, gegen den Augengrund hin nimmt sie an Dicke zu, und diese beträgt hier 170  $\mu$ . Die Sclera zeigt fast denselben Bau wie die Cornea, die innerste Schicht besteht aus sehr dichten Faserbündeln, deren bandförmige, lange, dünne Kerne parallel der Oberfläche verlaufen. Die äussere Schicht zeigt lockern Bau, wellig verlaufende Fibrillen, ovale oder sogar runde Kerne, die nicht mehr so streng orientirt sind.

Eine gesonderte Anlage der Chorioidea fehlt noch. Die Breite der Iris beträgt etwa 1,1—1,27 mm, ihre mittlere Dicke 127  $\mu$ . Das Irisstroma enthält zahlreiche zerstreute Pigmentbrocken. Die Pars iridica retinae besteht aus dem völlig schwarz pigmentirten Aussenblatt, das 25  $\mu$  dick ist und diese Dicke auch in der Pars ciliaris behält, und dem etwa ebenso starken Innenblatt, das nur am Pupillarrande etwas Pigment enthält, sonst aber gänzlich frei von ihm ist. Es besteht aus Cylinderzellen, deren Kerne nahe dem Grunde der Zellen, gegen das Stratum pigmenti hin liegen.

Das Corpus ciliare bildet einen 1 mm breiten Ring, dessen hintere Begrenzung 0,6 mm hinter der Iriswurzel liegt, der vordere Theil der Processus ciliares erhebt sich auf der Rückseite der

Iris. Die Falten sind ziemlich hoch und von einfacher Form, ihr Stroma enthält reichlich Gefässe.

Das Aussenblatt der Retina ist als tief schwarz pigmentirte Schicht im Bereich des Corpus ciliare und in der ganzen untern Hälfte des Bulbus gut ausgebildet, dagegen fehlt die Pigmentirung in der obern Bulbushälfte völlig, auch der Augengrund ist frei von Pigment. Die Dicke des Aussenblatts beträgt  $17 \mu$ .

Das Innenblatt der Retina ist im Augengrunde  $170 \mu$  dick. Diese Dicke erhält sich fast unverändert bis zu den Wurzeln der Processus ciliares hin, wo sehr rasch eine Verdünnung erfolgt, so dass auf den Ciliarfortsätzen das Innenblatt nur als einschichtiges Epithel erscheint.

Die äussere Körnerschicht nimmt im Augengrunde mit  $85 \mu$  Dicke die Hälfte der Retinadicke ein. Innerhalb der äussern Körnerschicht ist besonders im Augengrund ein heller, schmaler Streifen von etwa  $12 \mu$  Breite bemerkbar, der die Körner in eine etwas schmalere äussere und eine breitere innere Zone theilt. Ausserhalb der Trennungslinie liegen 4, innerhalb etwa 10 Schichten von Kernen. Die Trennungslinie selbst enthält eine Kernschicht, so dass im Ganzen etwa 15 Schichten über einander liegen. Im Augengrund ist diese Trennung der äussern Körnerschicht am deutlichsten, im Aequator ist sie überhaupt nicht vorhanden. Die innere Körnerschicht ist  $60 \mu$  dick und besteht aus etwa 6 Zellschichten, die aber nicht scharf in Reihen geordnet sind wie die äussern Körner, sondern unregelmässig und auch weniger dicht als die äussern Körner liegen. Die Opticusfasern liegen als eine etwa  $25 \mu$  dicke Schicht den innern Körnern auf.

Der Opticus ist  $0,51$  mm dick und zeigt eine Anzahl längs verlaufender Reihen von Bindegewebszellen, die Anlagen der Septen, durch die der Nerv in einzelne Stränge getheilt wird. Der Eintritt erfolgt nach aussen und oben vom hintern Augenpol. Die Scheide des Opticus beginnt dünn am Foramen opticum und verdickt sich von da an gegen den Bulbus derart, dass sie einen starken Kegel bildet, dessen Spitze nur wenig dicker als der Opticus ist, nur  $0,68$  mm dick, dessen Basis dagegen  $3,4$  mm breit ist, und zwar unten dicker als oben, unten  $2,04$  mm, oben  $0,85$  mm dick, vom Rande des Opticus gemessen. Die ganze mächtige Scheide ist erfüllt von einem dichten Netz kleiner Ciliararterien.

Der Durchmesser der Linse beträgt  $3$  mm, in Theilen des Bulbusdurchmessers  $1:2,13$ , die Axe  $2,8$  mm, in Theilen der Bulbusaxe  $1:1,7$ . Die Vorderfläche der Linse ist viel flacher als die Hinterfläche, sie ist nur  $0,8$  mm hoch, hat einen Krümmungsradius von

1,8 mm und einen Bogen von  $113^{\circ}$ , während die Hinterfläche 2 mm hoch ist, einen Krümmungsradius von 1,56 mm und einen Bogen von  $208^{\circ}$  hat. Der hintere Linsenpol ist von der Innenfläche der Retina 2,678 mm entfernt. Das vordere Linsenepithel ist einschichtig, es hat sich in mehreren Falten von den Fasern abgehoben. Der Grund hierfür liegt wohl in einer stärkern Schrumpfung der Linsenfaser, wodurch eine grössere Abflachung der Vorderfläche zu Stande kommt. Der Werth für den Krümmungsradius der Vorderfläche muss daher als recht unsicher angesehen werden. Die Epithelgrenze der Linse liegt etwas hinter dem grössten Kreise. Die Kerne der Randfasern sind längs oval, die der Centrifasern rund und kleiner als die Randfaserkerne. Eine feine Tunica vasculosa lentis umhüllt die Linse.

Das Corpus vitreum stellt sich als ein Netz von Fibrillen dar, gegen die Retina ist es von einer dünnen Lage sehr platter Zellen begrenzt, die Abgrenzung in der Fossa lentis bewirkt eine einfache Verdichtung des Fibrillennetzes.

Die beiden Lider (s. Fig. Q *Ol* und *Ul*) sind auffallend von einander verschieden. Das Unterlid ist eine starke, im Querschnitt etwa dreieckige Falte. Sie ist 1,87 mm hoch und an der Basis 0,893 mm dick. Das Oberlid stellt einen breiten, sehr dünnen Vorhang vor dem Auge dar. Seine Breite beträgt 6,8 mm, dabei ist es an der Basis nur 0,128 mm dick und behält diese bis nahe zum Lidrand bei, dann verdickt es sich bis zum Rande wulstförmig auf 0,34 mm. Der Rand des Oberlides greift etwas über das Unterlid über. Die Epidermis ist an der Lidwurzel  $34 \mu$  dick, gegen die Lidränder verdickt sie sich bedeutend. Am Unterlid ist sie am äussersten Lidrand, wo das Maximum ihrer Dicke liegt,  $85 \mu$  dick, gegen den innern Lidrand verdünnt sie sich wieder auf  $13 \mu$  und geht hier in die Conjunctiva über. Am Oberlid macht sich eine Verdickung des Epithels erst etwa 0,9 mm vom Lidrand entfernt geltend. Die grösste Dicke beträgt auch hier am äussern Lidrand  $85 \mu$ , doch greift das Epithel noch eine Strecke weit auf die Innenseite des Lides über, etwa 0,34 mm weit, um erst hier, mit  $43 \mu$  Dicke, in die Conjunctiva überzugehen. Die Conjunctiva besteht aus einer tiefen Schicht annähernd cylindriger Zellen und 1 oder 2 oberflächlichen Schichten von Pflasterzellen, ihre Gesamtdicke beträgt im Durchschnitt  $34 \mu$ . Auf der Innenfläche der Lider finden sich kleine, gruben- oder schlauchförmige Einsenkungen drüsiger Natur. Im Unterlid liegt unter der Epidermis zunächst die Speckschicht, ihre Textur nimmt gegen den Lidrand an Festigkeit zu.

Die Mittellage des Lides bildet lockeres Bindegewebe. Hierauf folgt nach innen die Schicht des *Musculus palpebralis*, dessen Fasern um den Fornix herum in die Basis des Lides eindringen und etwa 0,9 mm weit darin zu verfolgen sind. Im Randtheil des Lides fehlt der Muskel, auch ein *Orbicularis* fehlt vollständig. Auf den *Palpebralis* folgt nach innen eine dünne Schicht sehr straffen, dichten Bindegewebes.

Unter der *Conjunctiva* liegen zahlreiche Blutgefäße. Im Oberlid liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Die Speckschicht liegt als dünne Lage unter der Epidermis, das lockere Bindegewebe, das beim Unterlid die Mitte bildete, fehlt hier, auf die Speckschicht folgt unmittelbar die Schicht des *Palpebralis*, dessen Fasern 0,595 mm vom Lidrand entfernt enden, da, wo die wulstförmige Verdickung des Lidrandes beginnt. Auch hier fehlt die Anlage eines *Orbicularis*.

Auf Schnitten, nahe dem nasalen Augenwinkel, findet sich am Fornix inferior eine breite Falte, die Nickhaut. Die Höhe beträgt etwa 340  $\mu$ , die Dicke an der Basis 425  $\mu$  und nicht viel weniger die Dicke auf der Höhe der Falte, die oben abgeplattet erscheint. Auf ihrer Höhe münden einige kurze DrüsenSchläuche. Diese Form der Nickhautanlage ist möglicher Weise künstlich entstellt, da auf einer Anzahl von Schnitten, die etwas mehr lateral liegen, die Falte im Querschnitt dreieckig erscheint und bei 255  $\mu$  Höhe an der Basis 510  $\mu$  breit ist. Kurze DrüsenSchläuche münden auch hier auf ihrer Oberfläche.

Sehr gering ist die Ausbildung des Drüsenapparats.

Die HARDER'sche Drüse ist vorhanden, sie umfasst in bedeutender Ausdehnung den Bulbus von innen und unten, auf die obere Hälfte greift sie nicht über, sondern bleibt durchweg unter der Horizontalen. Ihre Masse ist aber trotz der erheblichen Flächenausdehnung sehr gering, sie ist nirgends dicker als 170  $\mu$ , und gegen die Ränder hin verdünnt sie sich auf nur 85  $\mu$ . Sie besteht aus einzelnen langen, unverzweigten Schläuchen, an denen die Acini unmittelbar aufsitzen. Schläuche wie Acini bestehen aus 2 Schichten cubischer Zellen, mit runden Kernen und deutlichen Kernkörperchen, eins in jedem Kern. Aus nur einer solchen Schicht Schläuche und Acini besteht die Dicke der Drüse.

Temporal auf den Bezirk, in welchem unten am Bulbus die *Glandula Harderi* erscheint, in den obern *Conjunctivalsack* aber keine Drüsen münden, folgt eine Zone, in der zusammenhängende Drüsenanlagen überhaupt fehlen, nur ganz vereinzelt sind einige kleine

Drüsen­schläuche an der Basis der Nickhautanlage vorhanden, sowie die oben erwähnten kleinen Drüsen auf der Innenfläche der Lider.

Gegen den temporalen Augenwinkel hin zeigen sich am Fornix inferior wieder Drüsen, die am temporalen Augenwinkel eine richtige *Glandula lacrimalis* bilden. Dass es sich wirklich um eine solche handelt, ersieht man auf Schnitten, die temporal vom Con­junctivalsack geführt sind und diesen nicht treffen; hier können mit Sicherheit die Schläuche der Thränendrüse nachgewiesen werden.

Ein eigenthümliches Gebilde von anscheinend drüsigem Charakter liegt im obern hintern Theil der Orbita, bedeckt vom *Palpebralis superior*, dem *Retractor superior* auf. Mit seinen flachen Rändern reicht es hinten bis gegen die Spitze der Orbita, vorn nicht weiter als bis zur Höhe des hintern Augenpols. In der Mitte ist es am dicksten, etwa 0,5 mm dick. In dem Bindegewebe, das seine Stützsubstanz bildet, liegen nur relativ wenige, ziemlich weit von einander entfernte Schläuche. Ein Ausführgang war nicht zu finden. Die Wandung der Schläuche besteht aus zweischichtigem, cubischem Epithel. Ueber die Natur dieses Gebildes ins Klare zu kommen ist mir nicht gelungen.

Das Dach der Orbita ist vollständig, der Boden dagegen sehr unvollständig, nur unmittelbar unter dem Fornix inferior zieht der *Processus zygomaticus* von vorn nach hinten (s. Fig. Q Z). Ihm liegt, nur durch den *Palpebralis* getrennt, der *Bulbus* etwa mit seinem Aequator auf. Der ganze prääquatoriale Abschnitt des *Bulbus* liegt ausserhalb der Orbita vor ihr, in Muskel und Speckgewebe eingelassen.

Zwischen den Wänden der Orbita und dem Kegel der *Musculi palpebrales* liegt lockeres Bindegewebe. Am ganzen Dach der Orbita und besonders auch in ihrem Grunde ist dies erfüllt von einem mächtigen *Plexus venosus* (s. Fig. Q P. V). Die grossen Querschnitte der Venen machen den grössten Theil der Fläche aus. Das lockere Gewebe, welches die untere Begrenzung der Orbita bildet, geht in das Gewebe der Wandung der Mundhöhle über, das besonders am Gaumen und in der äussern Bekleidung des Unterkiefers gleichfalls mit venösen *Plexus* erfüllt ist, doch sind diese Geflechte nicht so bedeutend wie jenes, das das Dach der Orbita einnimmt.

## 2. *Balaenoptera physalus* [L.].

### 1. Embryo von 76 cm Länge.

Genauere Maasse finden sich bei KÜKENTHAL (87) „Walthiere“, p. 240, No. 7 der Tabelle.

Der Bulbus ist in der Richtung der Axe abgeflacht, sie beträgt nur 21 mm, während der Verticaldurchmesser 25 mm und der Horizontaldurchmesser 27 mm misst. Er weicht stark vom symmetrischen Bau ab, die obere Hälfte des Verticaldurchmessers beträgt 14,5 mm, die untere 10,5 mm, und wie die obere Hälfte die untere, so übertrifft die temporale die nasale. Die temporale Hälfte des Horizontaldurchmessers misst 15 mm, die nasale nur 12 mm. Zwischen Cornea und Sclera schiebt sich der Sulcus corneae ein, er ist im Mittel 8,1 mm breit und 7 mm hoch, ist also noch nicht viel flacher als die Sclera.

Die Cornea ist ziemlich stark gewölbt, im verticalen Meridian viel stärker als im horizontalen, in ersterm beträgt der Krümmungsradius 9,28, im horizontalen dagegen 13,4 mm. Der Bogen misst in verticaler Richtung 81°, in horizontaler nur 66°.

Der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, lässt sich ausdrücken durch das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleraldurchmesser. In der Verticalen beträgt dies Verhältniss 1 : 2,08, in der Horizontalen 1 : 1,86. Die Höhe der Cornea beträgt 2,2 mm, ihr Horizontaldurchmesser 14,5 mm, der Verticaldurchmesser 12 mm.

Im Umkreis der Cornea ist die *Conjunctiva sclerae* dunkel pigmentirt. Bei der Conservirung haben die Ränder der Lider auf die quellende Cornea gedrückt und dadurch die Stelle der Cornea kenntlich gemacht, die der Lidspalte entspricht. Diese Stelle liegt im untern äussern Theil der Cornea. Die Randdicke der Cornea beträgt 1,148 mm und übertrifft damit die Scheiteldicke, 1,02 mm, nur unbedeutend. Das Hornhautepithel fehlt. Die *Elastica anterior* ist als Membran von 18  $\mu$  Dicke vorhanden. Theilung in Lamellen ist an der Cornea nicht wahrzunehmen, während sie an der Sclera sehr deutlich ist. Die *Cornea propria* besteht aus dünnen, welligen Fibrillen, die einen förmlichen Filz bilden und zwischen denen zahlreiche Kerne liegen. Im äussern Theil der Cornea sind die Kerne längs gestreckt und geringer an Zahl als im innern, cameralen Abschnitt.

Die Sclera verdünnt sich vom Cornealrand aus und misst schon 2,5 mm von ihm entfernt nur noch 0,595 mm. Sie lässt eine Anzahl Lamellen erkennen, die aus starken Faserzügen bestehen.

Die *Chorioidea* ist 30  $\mu$  dick und besteht aus etwa 6 Schichten Bindegewebszellen. Auch die *Lamina suprachorioidea* ist als weitmaschiges Geflecht zarter Fasern zwischen Sclera und *Chorioidea* angelegt.

Die Iris ist oben am breitesten, 5,3 mm breit, unten nur 5,0 mm, und ebenso breit temporal, nasal dagegen nur 4 mm. Die Pupille ist schwach längs oval, 7 mm lang, 6 mm hoch. Die Iris lässt in ihren hintern, vitrealen Theilen die Anlage der Musculatur erkennen, doch sind genaue Details nicht mehr feststellbar. Zahlreiche Bindegewebszellen des Irisstromas sind völlig mit Pigment erfüllt. Die Pars iridica retinae ist ebenfalls völlig pigmentirt, wie auch die Pars ciliaris, dagegen fehlt dem Aussenblatt der Retina im Augengrund das Pigment gänzlich. Die pigmentfreie Zone reicht oben bis auf eine schmale Zone an das Corpus ciliare heran, im untern Bulbusabschnitt dagegen kommen grössere, dunkel pigmentirte Flecken nach hinten bis über den Aequator hinaus vor.

Die Retina ist 300  $\mu$  dick, hiervon entfallen 200  $\mu$  auf die äussern Körner, deren etwa 40 Schichten über einander liegen. Diese Schicht entspricht den beiden Körnerschichten des erwachsenen Thiers.

Der Opticus tritt etwa am hintern Augenpol, etwas nach oben, in die Retina ein. Die Opticusscheide verdickt sich trichterförmig gegen den Bulbus und setzt an ihn in einer ovalen Fläche an, deren horizontaler Durchmesser 10,7 mm, deren verticaler 8 mm misst.

Die Ciliarfortsätze sind 2 mm hoch und sehr zahlreich.

Der Aequatorialdurchmesser der Linse beträgt 8,1 mm, die Höhe der Hinterfläche 4 mm, die der Vorderfläche scheint etwas geringer zu sein, doch gestattet die schlechte Erhaltung keine weitem Angaben. Zum Bulbusdurchmesser verhält sich der Aequatorialdurchmesser der Linse wie 1 : 3,21.

Die Länge der Lidspalte beträgt links 8 mm, rechts 9 mm der Abstand der Lidränder ist links 3 mm, rechts 2,5 mm. Die Tiefe des Saccus conjunctivalis ist oben am beträchtlichsten, 17,5 mm, unten am geringsten, nur 8 mm, nasal ist er 10, temporal 9,5 mm tief. Das Oberlid ist sehr dünn, an der Basis misst es nur 1 mm, verdünnt sich auf der Fläche bis auf 0,5 mm und zeigt am Lidrand eine kleine Verdickung auf 0,8 mm. Anders das Unterlid, das an der Basis 3 mm dick ist und sich gegen den Lidrand gleichmässig verdünnt.

Ausser einigen unregelmässigen Hautfalten auf dem Ober- und Unterlid sind 2 charakteristische Falten zu erwähnen, die von der nasalen Commissura palpebrarum fast horizontal, etwas divergirend nach vorn ziehen. Auf eine Strecke von 7 mm sind sie deutlich zu verfolgen.

Das Auge liegt über dem hintern Theil der Mundspalte, in die sich die Orbita vorwölbt. Eine Senkrechte, die man am Mundwinkel auf dem Unterkieferrande errichtet, trifft gerade noch den temporalen knöchernen Rand der Orbita.

## 2. Embryo von 103 cm Länge.

Genaue Maasse finden sich bei KÜKENTHAL (87) „Walthiere“ (s. Fig. R).

Der Bulbus ist elliptisch, seine Axe ist 25 mm lang, sein Horizontaldurchmesser 32 mm und der Verticaldurchmesser 29 mm. Die Aequatorialebene liegt 5 mm hinter dem Cornealrand. Der Sulcus corneae ist etwa 10 mm breit. Der obere äussere Theil des Bulbus zeigt eine erhebliche Ausweitung.

Die Cornea ist elliptisch, der Horizontaldurchmesser ist 19 mm, der Verticaldurchmesser 13 mm lang, die Höhe beträgt 2,5—3 mm; sie ist also in verticaler Richtung stärker gewölbt, hier misst ihr Krümmungsradius 9,7 mm, ihr Bogen  $84^\circ$ , während in der Horizontalen der Krümmungsradius 19,3 mm beträgt und der Bogen nur  $59^\circ$ . Das Verhältniss der Cornea zum Scleraldurchmesser beträgt in horizontaler Richtung 1 : 1,68, in verticaler 1 : 2,23. Die Dicke der Cornea beträgt etwa 1 mm, Rand und Scheitel sind etwa gleich dick.

Die Sclera ist im Sulcus corneae etwa 1 mm dick, im Aequator beträgt die Dicke 1,5 mm und nimmt gegen den Augengrund immer mehr zu, wo sie am Rande der Opticusscheide mit 3 mm

Dicke ihre grösste Stärke erreicht. In dem Bezirk, in dem die Opticusscheide an den Bulbus herantritt, ist die Sclera verdünnt.

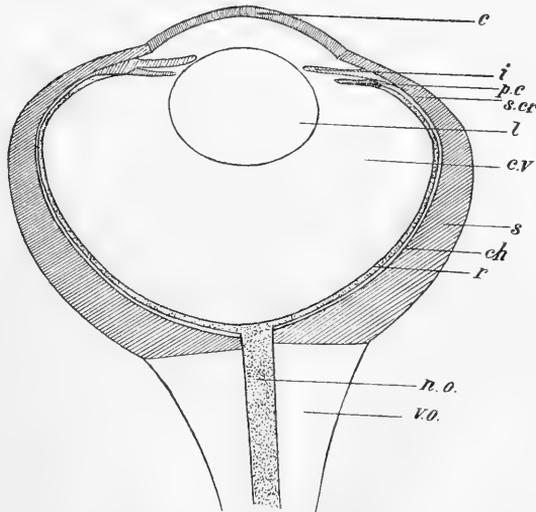


Fig. R. *Balaenoptera physalus* [L.]. Embryo von 103 cm Länge. 2 : 1. Verticalsechnitt. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Das Innere des Bulbus befand sich in sehr schlechtem Erhaltungszustand, die Retina war völlig zerfallen, das Corpus ciliare abgelöst, so dass nur wenige Angaben gemacht werden können.

Das Tapetum erscheint blaugrau und erfüllt den ganzen Augen Grund; wie weit es an den einzelnen Stellen sich nach vorn erstreckt, lässt sich nicht mehr feststellen.

Die Iris bildet einen 4 mm breiten, schwarz pigmentirten Ring, die Pupille ist oval, 9 mm lang, 7,5 mm breit. Die Processus ciliares sind zahlreich, dicht gestellt, 2,8 mm hoch und zeigen schon die überwiegende Ausbildung des vordern Theils (s. u.).

Der Opticus ist bei 3 mm Breite 1,5 mm dick, seine Länge innerhalb der Orbita beträgt 37 mm. Die Opticusscheide ist im Grunde der Orbita dünn, verdickt sich aber gegen den Augen Grund hin, an dem sie in verticaler Richtung in 15 mm Breite ansetzt. Der Opticus tritt etwas oberhalb des hintern Augenpols im Mittelmeridian des Auges an den Bulbus.

Die Linse misst 10 mm im Durchmesser, die Axe ist 8 mm lang, in Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt 1 : 3,125, während der Durchmesser sich zum Bulbusdurchmesser verhält wie 1 : 3,05. Vorder- und Hinterfläche sind gleich hoch, ihre Krümmungsradien betragen 5,125 mm, ihre Bogen je 154°.

Die Länge der Lidspalte beträgt 10,3 mm, die Breite 1,3—2 mm. Der Fornix conjunctivae bildet fast genau einen Kreis von 29 mm Durchmesser. Vom innern Winkel der Lidspalte ist der Fornix 10,5 mm entfernt, vom äussern 7,5 mm. Die Breite des Oberlids beträgt 14 mm, die des Unterlids 13 mm. Vom vordern Winkel der Lidspalte aus ziehen 2 Furchen horizontal nach vorn. Sie divergiren etwas und verstreichen in 8—9 mm Entfernung vom Lidwinkel. Die Dicke des Oberlids beträgt 1,5 mm, die des Unterlids 2,5 mm. Die Conjunctiva ist in der Umgebung der Cornea in einem schmalen Ringe stark pigmentirt. Die Oeffnung der Lidspalte liegt vor der Mitte der Cornea.

### 3. Erwachsenes Thier, 22 m lang.

Von RÖMER und SCHAUDINN conservirt (s. Fig. S—U sowie Taf. 2, Fig. 2, 8; Taf. 3, Fig. 11; Taf. 4, Fig. 20, 22).

Die Form des Bulbus ist fast halbkuglig zu nennen, der ganze vordere Theil, Cornea und Sulcus corneae, ist ungemein flach, fast eben. Er ist etwas elliptisch, der Horizontaldurchmesser beträgt

120 mm, der Verticaldurchmesser nur 110 mm, hinter diesen Werthen bleibt der für die Axe, 80 mm, weit zurück.

Die Aequatorialebene liegt, wenn man die äussere Form des Bulbus betrachtet, 36 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Im Innern sind die Verhältnisse allerdings ganz andere, hier liegt der grösste Durchmesser des Bulbus nur 8 mm hinter dem Cornealrand. Dieser Werth entspricht der Höhe des Sulcus corneae, der sehr verschieden breit ist, oben 27 mm breit, misst er unten nur 23 mm und nasal wie temporal nur 20 mm. Aeusserlich ist eine Abgrenzung des Sulcus nicht gegeben, vom Cornealrande an geht die Sclera in continuirlicher Wölbung weiter. Innen dagegen ist er deutlich gegen den Augengrund abgesetzt, seine Fläche bildet fast einen rechten Winkel mit der Tangentialebene des Augengrundes in seinem grössten Umfange.

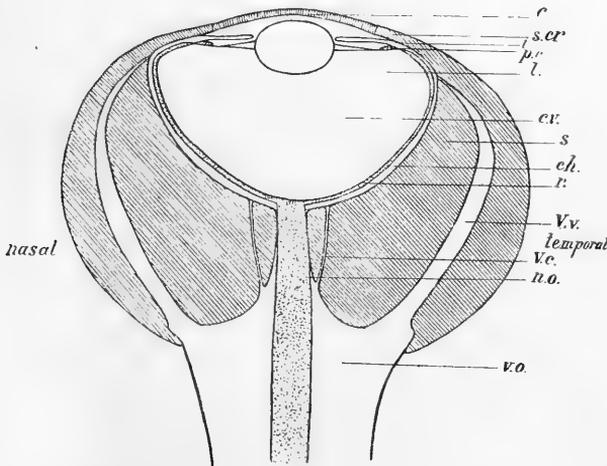


Fig. 8. *Balaenoptera physalus* [L.]. Erwachsenes Thier von 22 m Länge.  $\frac{1}{2}$ . Horizontalschnitt. *V.c.* Vasa ciliaria. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Schon äusserlich erkennt man die Asymmetrie des Bulbus, seine äussere Hälfte ist grösser als die innere, und die obere ist grösser als die untere, so dass seine grösste Ausdehnung oben und aussen liegt.

Wegen der ungeheuren Dicke der Sclera sind die Dimensionen des Innenraums ganz andere als die äusserlich messbaren. Der innere grösste Horizontaldurchmesser, der, wie erwähnt, viel weiter vorn liegt als der äussere, beträgt 76 mm, und hiervon kommen auf die nasale Hälfte des Bulbus nur 36 mm, auf die temporale dagegen 40 mm. Der innere Verticaldurchmesser lässt gleichfalls die Asymmetrie erkennen,

von seiner Gesamtlänge von 74,5 mm entfallen auf die untere Hälfte 36 mm, auf die obere 38,5 mm, es liegt also auch im Innern die grösste Ausdehnung des Bulbus nach oben und aussen. Der Abstand des Augengrundes vom Cornealrande beträgt 47 mm, die innere Augenaxe 49,5 mm, diese ist also 30,5 mm kürzer als die äussere.

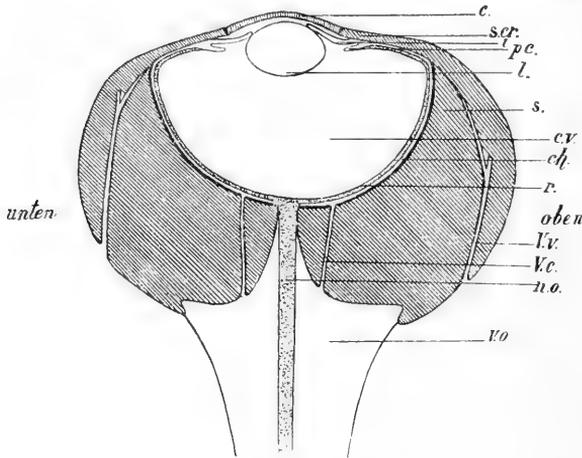


Fig. T. *Balaenoptera physalus* [L.]. Thier von 22 m Länge. Verticallschnitt.  $\frac{1}{2}$ . V.c Vasa ciliaria. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Das vordere corneale Segment des Bulbus ist viel flacher als das hintere sclerale. Der Krümmungsradius der Cornea beträgt in verticaler Richtung 33,89 mm, ihr Bogen 53°, in horizontaler Richtung ist sie noch erheblich flacher, der Krümmungsradius beträgt hier sogar 56,07 mm, und der Bogen misst nur 41°. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum äussern Bulbusdurchmesser beträgt in verticaler Richtung 1 : 3,667, in horizontaler 1 : 3,076. Etwas anders stellen sich die Verhältnisse, wenn man die innern Maasse von Cornea und Sclera nimmt, es verhält sich dann der innere Cornealdurchmesser zum innern horizontalen Bulbusdurchmesser wie 1 : 2,235 und zum innern verticalen wie 1 : 2,865.

Das Volumen des Bulbus beträgt mit einem daran hängenden Stück des Opticus 722 ccm; bringt man für dieses 4 ccm in Abzug, so bleibt als Werth für das Volumen 718 ccm.

Die Cornea ist elliptisch, ihr horizontaler Durchmesser beträgt 39 mm, der verticale nur 30 mm. Sie ist dellenförmig eingesunken und zwar in sehr regelmässiger Weise. Die Tiefe der Delle beträgt 3,5 mm. Es ist anzunehmen, dass sie intra vitam sich ebenso hoch über den Cornealrand vorwölbt. Am Rande ist sie 2,5 mm dick, in

der Mitte nur 1 mm. Das Cornealepithel ist  $100\ \mu$  dick und sitzt einer  $16\ \mu$  dicken *Elastica anterior* auf. Im Hornhautepithel lassen sich 9 oder 10 Zellschichten unterscheiden. Die tiefsten Schichten bestehen aus annähernd cylindrischen Zellen mit grossen ovalen Kernen, die zur Oberfläche senkrecht stehen. Ihre Dimensionen betragen beispielsweise: Länge der Zelle  $20\ \mu$ , Breite  $10\ \mu$ , Länge des Kerns  $14\ \mu$ , Breite  $6\ \mu$ . Die Schichtung ist nicht streng durchgeführt, die Zellen liegen ziemlich unregelmässig. In den oberflächlichen Schichten werden sie kleiner, polyedrisch, die Kerne werden rund, die Zellgrenzen undeutlich, bis sie endlich ganz verschwinden und in die oberflächliche verhornte Schicht übergehen, die  $14\ \mu$  dick ist. Von dieser verhornten Schicht aus senken sich in ziemlich geringen Abständen, durchschnittlich  $100\text{--}120\ \mu$  von einander entfernt, verhornte Partien in das lebende Cornealepithel ein. Im Längsschnitt erscheint ein solcher Zapfen etwa doppelkegelförmig (s. Taf. 2, Fig. 2). Die geringste Breite,  $20\ \mu$ , liegt etwa in der Mitte des Cornealepithels, von hier aus verbreitern sich die Zapfen nach aussen wie nach innen kegelförmig und gehen einerseits in die oberflächliche verhornte Schicht über, andererseits setzen sie sich mit ihren innern Verbreiterungen an die *Elastica anterior* an<sup>1)</sup>. Dieser Ansatz ist  $40\ \mu$  breit. Auf Schnitten, die mit Pikrokarmine gefärbt sind, erscheinen die Kegel wie die verhornte Oberflächenschicht gelb, die lebenden Zellen dagegen roth. In diesen Hornzapfen sind Zellen nur in der Schicht wahrnehmbar, die direct unter der völlig verhornten Oberfläche liegt, also in der Schicht der halb verhornten Zellen; der ganze tiefere Theil des Zapfens, der die Schichten der wohl ausgebildeten lebenden Cylinderzellen durchsetzt, lässt keinerlei Zellen oder auch nur Grenzen verhornter Zellen erkennen. Aus wie vielen Lamellen die *Cornea propria* besteht, lässt sich kaum sagen, man kann etwa  $40\text{--}45$  zählen, doch ist diese Zahl willkürlich, da die Lamellen oft schräg zur Oberfläche verlaufen und sich vielfach unter einander verflechten. Die innere Begrenzung der *Cornea* bildet das Endothel der vordern Kammer, das  $4\ \mu$  dick ist. Eine *Elastica posterior* fehlt anscheinend.

Der Uebergang der *Cornea* in die *Sclera* ist nicht scharf begrenzt. Die *Corneallamellen* nehmen einfach an Stärke zu und wandeln sich dadurch in *Sclerallamellen* um. Die einzige Möglichkeit einer Begrenzung giebt die Ablagerung des Pigments in der *Sclera*, das in der *Cornea* natürlich fehlt.

---

1) Durch ein Versehen ist auf Taf. 2, Fig. 2 die *Elastica anterior* nicht so deutlich dargestellt, wie sie thatsächlich ist.

Das Pigment liegt in streifenförmigen Anhäufungen den Scleralfasern an. An der Innenseite der Sclera hört die Pigmentirung schon erheblich, 0,85 mm, eher auf als in der Mitte und an der Aussenfläche.

Die Sclera enthält eine Anzahl von Blutgefässen, die theils meridional, theils circular verlaufen. Besonders constant erscheinen nahe der Aussenfläche, 1,7 mm vom Cornealrande entfernt, die Quer- und Längsschnitte einiger Gefässe. Die Durchmesser der elliptischen Querschnitte betragen 90 und 30  $\mu$ , die Dicke der Wandung 10  $\mu$ . Auch tiefer im Gewebe der Sclera finden sich Gefässquerschnitte, die etwa dieselben Dimensionen haben wie die oberflächlichen. In der Umgebung der Gefässe ist das Pigment besonders stark angehäuft.

Vom Cornealrande an, wo sie etwa 2,5 mm dick ist, verdickt sich die Sclera ständig, schon an der Grenze des Sulcus corneae ist sie 6 mm dick. Ihre grösste Dicke in radialer Richtung beträgt 46 mm. Diese dickste Stelle liegt jederseits etwa 20 mm vom hintern Augenpol entfernt. Im Augengrunde selbst verdünnt sich die Sclera dadurch, dass das mächtige Geflecht der Ciliargefässe, das den Opticus einhüllt, in sie eindringt. Es entsteht dadurch eine trichterförmige Einsenkung, deren Grundkreis 71 mm Durchmesser hat.

An der Oberfläche der Sclera verlaufen die starken Scleralfasern ziemlich meridional, diese Schicht ist an verschiedenen Stellen verschieden dick, im Durchschnitt 5 mm. Auch gegen die Innenfläche ordnen sich die Fasern in dieser Weise. Der Raum zwischen beiden Systemen meridionaler Bündel wird ausgefüllt durch ein Flechtwerk von Fasern, von denen eine geringe Anzahl circular verlaufen, die überwiegende Menge aber ist radiär gestellt, also senkrecht zwischen den Systemen der meridionalen Fasern ausgespannt.

Die Chorioidea hängt ungemein locker mit der Sclera zusammen, die Lamina suprachorioidea besteht nur aus wenigen spärlichen Bindegewebssträngen. Nur an der Iriswurzel besteht eine feste Verbindung von Sclera und Chorioidea.

Im Bau der Chorioidea kann man zwei verschiedenartige Bezirke unterscheiden: 1) den peripheren, kein Tapetum enthaltenden Theil und 2) den Bereich des Tapetum lucidum. In dem peripheren Theil ist die Aderhaut sehr einfach gebaut. Das Stratum vasculosum besteht aus den grossen, ungemein regelmässig neben einander liegenden Chorioidealgefässen, die so dicht liegen, dass sie sich mit ihren Wandungen fast berühren. Ihr elliptischer Querschnitt ist 380  $\mu$  breit und in radialer Richtung 212  $\mu$  dick. Die Dicke der Wandung beträgt 42  $\mu$ . Zwischen diesen grossen Gefässen liegen hin und wieder

kleinere von etwa  $50 \mu$  Durchmesser. Der zwischen den Gefässen übrig bleibende Raum ist von Bindegewebe erfüllt, dessen unregelmässig stern- oder spindelförmige Zellen stark pigmentirt sind. Der runde Kern ist häufig als heller Kreis von  $8 \mu$  Durchmesser kenntlich. Nach innen liegt dem Stratum vasculosum die Choriocapillaris auf, die in den peripheren Theilen nur schwach entwickelt ist. Nach innen folgt dann das Aussenblatt der Retina, das hier aus einem cubischen Epithel von  $24 \mu$  Höhe besteht. Die stark pigmentirten Zellen lassen in ihrer Mitte den runden Kern von  $6 \mu$  Durchmesser als hellen Fleck erkennen.

Den Abfluss der Chorioidealgefässe bilden 4 Blutleiter, die ungefähr in den 4 Hauptmeridianen verlaufen. Die beiden horizontalen sind die stärksten, sie bilden Fortsätze des grossen Gefässplexus, der den Opticus umgiebt. Als Röhren von 3—4 mm Durchmesser durchziehen sie, 10—12 mm unter der Oberfläche der Sclera, diese in meridionaler Richtung (s. Fig. S). Dann verzüngen sie sich rasch und treten im Aequator (innerer Aequator) mit den Gefässen der Chorioidea in Beziehung. Oben und unten verläuft auch je ein Blutleiter, die sich aber ganz anders verhalten. Sie haben keine Beziehungen zum Plexus der Ciliargefässe, sondern treten in einiger Entfernung vom Rande derselben, der obere 16 mm, der untere 25 mm von ihm entfernt, aus der Sclera aus, von wo an dann am enucleirten Bulbus ihr weiterer Verlauf nicht mehr zu verfolgen ist. Die Dicke dieser Blutleiter beträgt 2—3 mm, doch enthalten sie nicht, wie die horizontalen, ein Geflecht einzelner Gefässe, sondern stellen je eine grosse Vene dar. In einiger Entfernung vom innern Aequator theilen sich beide Gefässe dichotomisch, so dass die Einmündung in die Chorioidealgefässe oben und unten durch zwei kleinere Gefässe erfolgt (s. Fig. T).

Das Tapetum erfüllt den grössten Theil des Augengrundes, an den verschiedenen Stellen reicht es verschieden weit gegen das Corpus ciliare heran. Unten bleibt es 30 mm von ihm entfernt, oben, nasal und temporal dagegen reicht es auf 9 mm an den Ciliarkörper heran. Seine Farbe ist ein metallisch glänzendes Spangrün. Unzählige kleine, punktförmige Oeffnungen sind schon mit blossem Auge auf dem Tapetum sichtbar, es sind die Durchtrittsstellen der Gefässe. Beim Uebergang in den pigmentirten Theil der Chorioidea geht die grüne Farbe zunächst in Blau über, dann in Hellbraun und endlich in Dunkelbraun. Gegen das Licht gehalten erscheint das Tapetum durchscheinend, in leicht gelblichbraunem Ton. Die Chorioidea ist recht schwach pigmen-

tirt, nicht nur im Bereich des Tapetums, wo nur zerstreut und ganz unregelmässig hie und da die grossen Chorioidealgefässe eine Strecke weit pigmentirt sind, sondern auch in den peripheren Theilen, in denen das Tapetum fehlt. Erst im Bereich der Iris und des Corpus ciliare ist die Pigmentirung so stark, dass diese Partien schwarz oder schwarzbraun erscheinen. Während peripher die Chorioidea nur 0,255 mm dick war, misst sie im Augengrunde 1,02 mm in der Dicke.

Die Lamina vasculosa enthält aussen zunächst die Schicht der grössten Chorioidealgefässe (s. Taf. 2, Fig. 8). Hierauf folgen nach innen zwei nicht immer deutlich ausgebildete Schichten kleinerer Gefässe und endlich direct unter dem Tapetum wieder eine Schicht grösserer Gefässe. Die äusserste und innerste von diesen Schichten, die der grössten Gefässe, enthalten die eigentlichen Chorioidealgefässe. In der äussern Schicht beträgt ihr Durchmesser 300—425  $\mu$ , in der innern sind sie 170—250  $\mu$  breit und 144  $\mu$  dick, ihre Wandungen sind 10  $\mu$  dick und enthalten elastische Fasern. Die zwischen diesen beiden Schichten gelegenen Gefässe sind durch ihre starken, musculösen Wandungen, die keine elastischen Fasern enthalten, als Arterien gekennzeichnet. Sie entspringen aus etwa 14 Gefässen, die in der Umgebung des Opticus sich aus dem mächtigen Geflecht der Ciliargefässe trennen, die Sclera durchsetzen und sich in der Chorioidea verteilen. Während die grossen Chorioidealgefässe dicht an einander grenzen, sind die Arterien von reichlichem Bindegewebe umgeben, das nur wenige Pigmentzellen enthält. Die Arterien haben einen durchschnittlichen Durchmesser von 85  $\mu$ , ihre Wandungen sind etwa 16  $\mu$  dick.

Das Tapetum besteht aus einer Anzahl Schichten gerade verlaufender, glattrandiger Zellen, die faserförmig lang gestreckt sind. Es konnte in jeder ein lang gestreckter, spindelförmiger Kern nachgewiesen werden. Die Fasern verlaufen circular, d. h. sie überkreuzen die Chorioidealgefässe senkrecht. Die Anzahl der über einander liegenden Schichten beträgt 10 oder 12, was bei einer Dicke des Tapetums von 60  $\mu$  für die einzelne Faserzelle 5—6  $\mu$  Dicke ergibt. Durchbohrt wird das Tapetum, das selbst gefässlos ist, von einer Anzahl ziemlich dicker Gefässe, ihr Durchmesser beträgt im Mittel etwa 24  $\mu$ . Diese Gefässe sind aber alle echte Capillaren, ihre Wandungen bestehen nur aus einer feinen Schicht von Endothelzellen.

Nach innen vom Tapetum breitet sich die Choriocapillaris aus. Die Dicke der Gefässe beträgt 10  $\mu$ , sie enthalten Blutkörperchen, wie auch die sämmtlichen Gefässe der Chorioidea in grösserer oder geringerer Zahl, und sind dicht gelagert. Sie werden bedeckt vom

Aussenblatt der Retina, das hier, im Bereich des Tapetums, kein Pigment enthält. Es besteht aus einem  $24 \mu$  hohen Würfelepitel. Die runden Kerne liegen in der Mitte der Zellen und haben  $6 \mu$  Durchmesser.

Die Pupille ist längs oval, sie ist 18 mm lang und 12 mm breit, ihre Ränder sind glatt.

Die Breite der Iris ist in den verschiedenen Richtungen nicht sehr verschieden; oben ist sie 13 mm breit, aussen und unten 14 mm und innen 15 mm. Auf ihrer Vorderfläche zeigt die Iris eine grosse Menge kleiner, zottenförmiger Unebenheiten, die ziemlich regelmässig, annähernd in concentrischen Kreisen angeordnet sind. Wie die mikroskopische Untersuchung zeigt, dringt in jede derselben ein Blutgefäss ein, das die Zotte ganz erfüllt. Die Hinterfläche ist in ihrem pupillaren Theil ganz glatt, in dem ciliaren weist sie niedrige, schwache Radialfalten auf. An der Iris lassen sich nach ihrer Dicke zwei Abschnitte unterscheiden, die der glatten und der mit Radialfältchen versehenen Partie entsprechen. Am pupillaren Rande hat sie in einer Breite von etwa  $3,4$  mm eine durchschnittliche Dicke von  $383 \mu$ , im ciliaren Theil wächst dieselbe auf  $1,1$  mm. Dieser Verschiedenheit in der Dicke entsprechen bedeutende bauliche Unterschiede. Der dünne pupillare Theil besteht fast ausschliesslich aus Muskeln, erst gegen den Uebergang in den ciliaren, dickern Abschnitt hin treten einige kleine, zerstreute Gefässe auf, diese liegen alle vor den Muskeln, an der Vorderfläche der Iris (s. Taf. 3, Fig. 11).

Den Pupillarrand der Iris bildet in einer Breite von  $255 \mu$  der Sphincter iridis allein, er ist hier über  $350 \mu$  dick. Von da an peripher liegt er der Hinterfläche der Iris in einer Dicke von  $130$  bis  $170 \mu$  an. Er endet, schwächer werdend, in einer Entfernung von etwa  $2$  mm vom Pupillarrande. Peripher von seinem Aussenrande, etwa  $770 \mu$  von ihm entfernt, liegt, durch eine Verdickung des Dilatators von der pupillaren Portion getrennt, noch ein Bündel des Sphincters. Es ist  $160 \mu$  breit und  $100 \mu$  dick. Eine zweite isolirte Portion findet sich noch erheblich weiter ciliarwärts, ihre Entfernung vom peripheren Rande des Sphincters beträgt  $2,9$  mm, das Bündel ist  $385 \mu$  breit und  $255 \mu$  dick.

Der Dilatator iridis beginnt  $255 \mu$  vom Pupillarrande entfernt an der Hinterfläche der Iris, in einer Dicke von  $85 \mu$ . Diese Dicke behält er bei seinem radialen Verlauf bis zum äussern Rand des Sphincters, also bis  $2,21$  mm vom Puppillarrand entfernt, bei. Hier verdickt er sich auf eine Strecke von  $340 \mu$  erheblich, er weist

hier eine Dicke von  $255 \mu$  auf und zieht dann, schwächer werdend, an der Hinterfläche der Iris weiter. Sein peripheres Ende erreicht er  $4,93 \text{ mm}$  vom Pupillarrande entfernt.

Der ciliare Theil der Iris zeigt den für das Irisstroma typischen Bau, grosse Gefässe füllen einen bedeutenden Theil des Stromas aus. Die Zellen des Bindegewebes, das die Gefässe verbindet, enthalten reichlich braunes Pigment, das in kleinen, runden Tröpfchen die Zellen ganz erfüllt. Das grösste Gefäss der ganzen Iris liegt nur wenig peripher vom äussern Rande des Sphincters. Es hat elliptischen Querschnitt und ist bei  $765 \mu$  Breite  $600 \mu$  dick. Die vordere Begrenzung der Iris bildet das Endothel der Vorderkammer, das als stark pigmentirte Schicht erscheint. Die Pigmentanhäufung im Stroma ist in der Umgebung der Gefässe am stärksten. Die hintere Begrenzung bildet das der Retina angehörige Pigmentepithel, dessen Zweischichtigkeit aber in Folge der starken Pigmentirung nicht zu erkennen ist.

Die Ciliarfortsätze reichen eine Strecke weit auf die Rückseite der Iris hinauf.

Die Breite des Corpus ciliare beträgt  $12 \text{ mm}$ . In diesem ganzen Gürtel, bis zur Iriswurzel hin, sind die Processus ciliares ungemein schwach entwickelt, sie erscheinen als ganz flache, schmale, meridionale Fältchen. Am Iriswinkel, zum Theil sogar, wie erwähnt, etwas auf der Hinterfläche der Iris, erheben sie sich dann mit einem Male zu einer freien Höhe von  $5 \text{ mm}$ . Sie sind  $1,3 \text{ mm}$  dick und  $1 \text{ mm}$  breit. Dieser freie Theil ist sehr stark ausgebildet, indem die etwa cylinderförmigen, freien Fortsätze der Hauptfalten mit zahlreichen kleinen Fältchen und Erhebungen völlig bedeckt sind. Die Anzahl der Processus ciliares beträgt  $125-130$ . Die Fortsätze werden vollständig ausgefüllt von einer Gefässchlinge, die für Bindegewebe gar keinen Raum lässt.

Der Epithelüberzug besteht aus dem Pigmentblatt der Retina und der Pars ciliaris des Innenblatts, das die Form eines cubischen Epithels hat. Die runden Kerne der Zellen liegen in deren Mitte.

Interessant ist der Befund, dass im ganzen Bereich des Corpus ciliare keinerlei Muskeln zu finden sind, der Musculus ciliaris fehlt also, ebenso der Tensor chorioideae.

Die Retina wird gegen den Ciliarkörper nicht durch eine Ora serrata, sondern durch eine glatte Linea terminalis retinae begrenzt. Die Papilla nervi optici liegt fast genau am hintern Augenpol, sie stellt eine trichterförmige Einsenkung dar, in deren Tiefe die Arteria centralis retinae in die Netzhaut eintritt. Von der

Papille aus ziehen je nach aussen und innen eine stärkere Arterie, nach allen andern Richtungen schwächere Aeste. Diese sowohl wie die stärkern, die sich sehr rasch theilen, gehen bald in fast genau meridional verlaufende Gefässe über, die erst gegen den Netzhautrand hin dem blossen Auge sichtbar werden. Ihre gegenseitige Entfernung beträgt im Durchschnitt 2,5 mm.

Die Retinagesfässe scheinen ganz den Charakter von Endarterien zu haben, denn sie bilden keinerlei Anastomosen. Zuweilen sieht man, dass ein Gefäss sich theilt und dass die in veränderter Richtung weiter ziehenden Aeste andere Arterien überkreuzen, ohne mit ihnen Verbindungen einzugehen.

Die Dicke der Retina beträgt im Augengrunde 340  $\mu$ . Die Stäbchen sind 60  $\mu$  lang; die Stäbchenschicht ist schon ziemlich zerfallen, so dass die einzelnen Elemente nicht mehr scharf hervortreten, doch sieht man an Stelle der Stäbchen häufig sehr deutlich Reihen von Tröpfchen, in die die Stäbchen zerfallen sind. Ihre Breite beträgt etwa 4—5  $\mu$ , ein Werth, der für die Dicke der Stäbchen sicher zu hoch ist. Sie stehen ungemein dicht. Zapfen waren nicht nachweisbar, doch ist bei dem Erhaltungszustand der Retina ihr Vorhandensein nicht auszuschliessen. Die äussere Körnerschicht ist 77  $\mu$  dick und besteht aus 12 Schichten von Kernen. Die Kerne sind rund und haben 4  $\mu$  Durchmesser. In der äussern reticulären Schicht, die 42  $\mu$  dick ist, liegen nur einige wenige zerstreute Zellen. Die innere Körnerschicht ist 43  $\mu$  dick und besteht aus 4—5 Schichten von Kernen, die aber weniger regelmässig geordnet sind als die der äussern Körner und auch weniger dicht liegen. In der innern reticulären Schicht, die wie die äussere 42  $\mu$  dick ist, liegt nur hier und da ganz zerstreut eine Zelle. Das Ganglion nervi optici besteht aus sehr wenigen, weit von einander entfernt liegenden, aber ungewöhnlich grossen Ganglienzellen von unregelmässiger Gestalt. Es wurden Dimensionen von 50 und 60  $\mu$  in zwei auf einander senkrechten Dimensionen an einer Zelle gemessen. Die Kerne sind ziemlich rund, ihr Durchmesser beträgt 16  $\mu$ , sie enthalten ein sehr deutliches Kernkörperchen von 4  $\mu$  Durchmesser. Einige weitere Angaben entnehme ich SANTI SIRENA (24, p. 37—41), der die Zellen bei „*Balaena australis*“ untersuchte; er fand ihre Farbe meist gelb, „an einigen Stellen durchscheinend, an andern ganz und gar dunkel, als ob hier eine grössere Anzahl gelblicher oder schwarzer Pigmentkörnchen vorhanden wäre, welches letztere in der That der Fall zu sein scheint“ (24, p. 39). „Die Nervenzellen sind multipolar und haben 4—5,

manchmal bis 7 Hauptfortsätze. An ihrem Ursprung bieten die Fortsätze einen Durchmesser von 6—10  $\mu$  dar, welcher allmählich im weitem Verlauf und je nach der Zahl der abgegebenen Seitenzweige abnimmt, so dass derselbe in den feinem Verästelungen nur noch 3  $\mu$  beträgt“ (24, p. 40).

Sehr stark ausgebildet sind die MÜLLER'schen Stützfasern, deren kegelförmig verbreiterte Endstücken einander berühren und so nach innen den Abschluss der Retina, die Begrenzungsschicht bilden. Sie füllen einen sehr bedeutenden Theil der Schicht des Ganglion nervi optici aus.

In der innersten Schicht der Retina liegen auch die schon makroskopisch sichtbaren, oben beschriebenen Gefässe. Ihr Durchmesser beträgt im peripheren Theil der Retina noch 70  $\mu$ . Sie sind ganz mit Blut erfüllt. Die Blutkörperchen sind rund und sehr klein, sie haben nur 4  $\mu$  im Durchmesser. Blutgefässe finden sich auch noch in der innern Körnerschicht, weiter nach aussen aber fehlen sie.

In der Nähe der Retinagrenze verschwinden zuerst die innern Körner und die Ganglienzellen des Ganglion optici; 1,7 mm von der Linea terminalis retinae entfernt beträgt die ganze Dicke der Retina nur noch 100  $\mu$ . Hiervon kommen 24  $\mu$  auf die Stäbchenschicht, 30  $\mu$  auf die äussern Körner, die aus 6 Schichten von Kernen bestehen. Die innerste, etwa 50  $\mu$  dicke Schicht der Retina besteht nur noch aus einem weiten Maschenwerk von Stützfasern.

An der Grenzlinie nimmt die Dicke ziemlich rasch ab und die Retina geht in ein einschichtiges cubisches Epithel über. Die Höhe der Zellen beträgt etwa 20  $\mu$ , die runden, in der Zellmitte gelegenen Kerne haben 8  $\mu$  Durchmesser. Diesen Charakter behält das Innenblatt auf 1,1 mm hin bei, dann werden die Zellen cylindrisch, die Kerne oval, und es erfolgt derart der Uebergang in das Epithel der Ciliarfortsätze.

Der Opticus wird durch eine grosse Anzahl, etwa 24, starke, radiäre, bindegewebige Septen in annähernd keilförmige Segmente getheilt, die aber dadurch unregelmässig werden, dass sich die Septen gegen die Mitte hin vielfach verflechten, so dass sie hier ganz unregelmässige Maschenräume bilden. In den Septen verlaufen einige grössere und eine ganze Anzahl kleinerer Gefässe.

Zur Bestimmung der Dicke und der Zahl der Opticusfasern wurden Schnitte verwandt, die in 44 mm Entfernung von der Pupille geführt waren. Die Durchmesser des Opticus betragen hier 5,8 mm und 4,5 mm. Die Dicke der Nervenfasern mit ihrem Neurilemma ist sehr

verschieden, neben dünnen Fasern, deren Durchmesser 4—6  $\mu$  beträgt, finden sich dicke Fasern von 16—26  $\mu$  Durchmesser. Hieraus ergibt sich die grösste mögliche Zahl der Opticusfasern zu 157 000.

Die dicken und dünnen Fasern sind nicht gleichmässig vertheilt, die dünnen liegen in Bündeln zusammen, die in manchen Bezirken ganz fehlen. Die Fläche der Retina beträgt 11 500 qmm, so dass also auf jeden Quadratmillimeter derselben nur etwa 13 Opticusfasern entfallen. Die Anzahl der Stäbchenzellen der Retina berechnet sich bei der oben angegebenen Dicke der Stäbchen auf etwa 800 Millionen, so dass auf jede Faser des Opticus nicht weniger als 5095 Stäbchen entfallen.

Auch der Finwal zeigt das mehrfach erwähnte eigenthümliche Ueberwiegen der Anzahl der äussern Körnerzellen über die Anzahl der Stäbchen. Letztere beträgt auf 1 qmm höchstens 62 000, die Zahl der innern Körnerzellen stellt sich ebenso hoch, 62—63 000, dagegen findet man für die äussern Körnerzellen mindestens einen Werth von 550 000 auf 1 qmm, also fast 9mal so viel wie Stäbchenzellen.

Der Durchmesser der Linse beträgt 20,5 mm, d. h. in Theilen des Bulbusdurchmessers 1:5,122, die Axe ist 14 mm lang, beträgt also 1:5,714 der Bulbusaxe. Nach diesen Werthen erscheint die Linse ungemein klein, doch muss man zum Vergleich mit andern Thieren ihre Grösse in Proportion zum Innenraum des Bulbus setzen. Dann verhält sich ihr Durchmesser zum Innendurchmesser wie 1:3,683 und die Axe zur innern Axe wie 1:3,535. Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt, ihr Krümmungsradius beträgt 10,93 mm und ihr Bogen 139°, es fehlt also ein nicht unerhebliches Stück zur vollständigen Kugel.

Der hintere Linsenstern hat eine sehr complicirte Gestalt, wie Fig. U zeigt.

Fig. U. *Balaenoptera physalus* [L.]. Hinterer Linsenstern. Natürliche Grösse.



Die Linsenkapsel ist eine starke, homogene Membran von 60  $\mu$  Dicke. Das Linsenepithel geht, so viel festgestellt werden konnte, im Aequator in die Fasern über. In der Nähe der Epithelgrenze ist es doppelschichtig und 16  $\mu$  dick, es folgt dann nach vorn eine Strecke, wo es ein einschichtiges Würfelethel darstellt und nur 12  $\mu$  dick ist; 2,8 mm vor der Epithelgrenze aber wird es wieder 2- oder sogar 3schichtig und 20  $\mu$  dick. Von da an nimmt es nach vorn rasch an Dicke ab und bildet ein 10  $\mu$  dickes Pflasterepithel. Die Kerne der

Epithelzellen sind rund und haben etwa  $4 \mu$  Durchmesser. An der Epithelgrenze werden sie unter erheblicher Grössenzunahme oval, sie sind dann  $10 \mu$  lang und  $4 \mu$  breit. Die Linsenfaser (zur Untersuchung gelangten nur Randfasern) sind sehr regelmässig 6eckig,  $10 \mu$  breit und  $2,5 \mu$  dick.

Unmittelbar vor und ein kleines Stückchen hinter dem Linsenäquator finden sich zwei Kränze kleiner, meridional gerichteter Ein drücke, es sind die Ansatzstellen für die *Zonula ciliaris*. Die *Zonula* entspringt im Basalgebiet der *Processus ciliares*, in ihrem Verlauf liegen die *Zonulafasern* den *Ciliarfortsätzen* an, doch so locker, dass sie sich leicht von ihnen als zusammenhängendes Häutchen abheben lassen. Die *Processus ciliares* bleiben vom Linsenäquator  $4,5$  mm entfernt. Ein zweites Blatt der *Zonula* scheint nahe dem Iriswinkel zu entspringen, an der Stelle, wo sich die freien Fortsätze der *Processus ciliares* erheben, doch reicht das zur Verfügung stehende Material nicht aus, alle diese anscheinend noch verwickeltern Verhältnisse klar zu legen.

Die Präparation der Muskelansätze am Bulbus zeigt die unverhältnismässig geringe Ausbildung der *Musculi recti* und *obliqui*. Sie setzen sehnig an den Bulbus an. Der *Obliquus inferior* setzt sich in zwei Portionen an den Bulbus an, die eine liegt etwas nach innen und vorn vom Ansatz des *Rectus inferior* und verläuft in einer Länge von  $22$  mm schräg zur Bulbusaxe. Die zweite Portion setzt sich in einer Breite von  $16$  mm nach aussen und hinten vom *Rectus inferior* an den Bulbus, etwa in der Mitte zwischen *R. inferior* und *externus*. Dicht neben dem *Rectus superior* setzt sich nach unten und aussen der *Obliquus superior* in  $14$  mm Breite an den Bulbus, er verläuft eine Strecke weit in einer flachen, schräg nach innen und hinten ziehenden Furche der *Sclera*.

Die *Retractoren* setzen sich als *Retractor superior* und *inferior*, die durch die *Opticusscheide* getrennt sind, an den Bulbus. Sie sind im Vergleich zu den *Rectis* und *Obliquis* enorm stark entwickelt. Der Ansatz des *Retractor superior* bildet ein grosses, ovales Feld, dessen vordere Begrenzung etwas hinter dem Äquator liegt, während die hintere nahe dem Ansatz der *Opticusscheide* verläuft. Die Innengrenze überschreitet die Medianebene nur wenig, dagegen reicht die Aussengrenze bis fast zum Rande des *Rectus externus*. Die Ausdehnung der Ansatzfläche beträgt in horizontaler Richtung  $86$  mm, in verticaler  $38$  mm. Die *Retractoren* setzen fleischig an den

Bulbus an. Der *Retractor inferior* ist symmetrisch zu dem *Rtr. superior* gelegen, seine Ansatzfläche reicht weit nach innen, bis nahe an den *Rectus internus*, andererseits nach aussen nur wenig über die Medianebene heraus. Die Länge der Ansatzfläche beträgt in der Horizontalen 86 mm, in der Verticalen 34 mm.

Die Länge der Lidspalte beträgt 62 mm, ihre grösste Breite 30 mm. Der nasale Winkel der Lidspalte ist kenntlich durch die von ihm ausgehenden beiden Furchen, die schon beim Embryo von 103 cm Länge vorhanden sind und oben beschrieben wurden. Der nasale Winkel ist spitz, der temporale hingegen gerundet und breit. Am Unterlid erhebt sich am temporalen Winkel ein kleiner, halbkreisförmiger Lappen von 9 mm Basislänge und 3 mm Höhe.

Der Lidrand ist in einer Breite von 30 mm blauschwarz gefärbt, weiterhin geht diese Farbe in einen graubräunlichen Ton über.

Die Farbe der *Conjunctiva sclerae* ist blauschwarz, die *Cornea* ist umgeben von einem 5 mm breiten Ring, in dem die blauschwarze Farbe in ein helleres Blaugrau übergeht.

Die langen Epithelzapfen, die sich überall in die Haut des Wales einsenken, sind auch im Lid stark entwickelt. Ihre Höhe nimmt gegen den Lidrand allmählich ab, beträgt aber hier doch noch, von der Oberfläche an gemessen, 560  $\mu$ . Das *Stratum corneum* hebt sich deutlich vom *Rete Malpighii* ab, das reichlich schwarze Pigmentkörner enthält, es ist 43  $\mu$  dick und reicht über den freien Lidrand ein Stückchen weit auf die Innenseite der *Conjunctiva* herüber. Unter der Epidermis liegt die Speckschicht, die im Lidrande fast das ganze Innere ausfüllt. Starke Bindegewebszüge theilen ihr Gewebe in einzelne Räume und dringen zwischen die Epithelzapfen der Epidermis ein. An der Aussenfläche ist das Lid fast frei von Gefässen. Die Arterien verlaufen in der Speckschicht. Die Venen liegen am Lidrande unmittelbar unter dem Epithel, an der Innenfläche des Lides nehmen sie rasch an Zahl und Grösse zu, so dass die *Conjunctiva palpebrarum* überaus reich mit Blut versorgt ist.

Der *Musculus orbicularis* beginnt 3,66 mm vom Lidrande entfernt (s. Taf. 4, Fig. 22).

Die Epithelzapfen der Epidermis erstrecken sich auch auf die *Conjunctiva*, nur sind sie hier nicht so regelmässig gestaltet wie dort und von sehr verschiedner Länge, sie senken sich bis 255  $\mu$  tief ein. Die Oberfläche der *Conjunctiva* ist durch zahlreiche Fältchen erheblich vergrössert, die Fältchen enthalten unter ihrem Epithel und zwischen den Epithelzapfen ein dichtes Netz von Venen.

Die Entwicklung des Auges von *Balaenoptera*.

In der folgenden Darstellung soll der Embryo von *Balaenoptera rostrata* von 20,1 cm Länge als I, die Embryonen von *B. physalus* von 76 und 103 cm Länge als II und III und das erwachsene, 22 m lange Thier als IV bezeichnet werden.

Im Laufe der Entwicklung ändert sich die relative Grösse des Bulbus im Verhältniss zur Körperlänge sehr bedeutend. Beim Embryo I beträgt die Axe 1:42, der Bulbusdurchmesser 1:31 der Körperlänge, bei II sind sie sogar noch etwas grösser, die Axe 1:36, der Durchmesser 1:29 der Körperlänge. Auch bei III ist der Werth noch nicht sehr gesunken, er beträgt für die Axe 1:41 für den Durchmesser, 1:34 der Körperlänge. Dem gegenüber erscheint das erwachsene Auge ungemein klein; legt man der Rechnung die äussern Maasse des Bulbus zu Grunde, so ist die Axe 1:275 der Durchmesser 1:191 der Körperlänge. Für den optischen Werth des Auges kommen aber nur die innern Dimensionen in Betracht, und für diese ist das Verhältniss bei der Axe 1:440, beim Durchmesser 1:293 der Körperlänge.

Ueber das absolute lineare Wachsthum orientirt die folgende Uebersicht. 1 giebt das Wachstum der Axen, 2 das der Durchmesser an, die Maasse von I als Einheit genommen.

	I	II	III	IVa	IVb
1	1	4,42	5,26	16,84	14,2
2	1	4,06	4,76	17,0	11,8

Unter IVa sind die äussern Maasse des erwachsenen Auges aufgeführt, unter IVb die innern.

Die Veränderungen, welche die äussere Form des Bulbus erfährt, sind sehr erheblich, trotzdem spiegelt sich dies zunächst nicht in dem Verhältniss der Axe zum Durchmesser, das nur recht geringe Schwankungen erleidet, es ist bei I, wo es 1:1,397 beträgt, fast ebenso gross wie bei IV, wo es 1:1,438 beträgt. Die Bulbi der Stadien II und III nähern sich mehr der Kugelform, für II beträgt das Verhältniss 1:1,19, für III 1:1,22. Fasst man übrigens für das erwachsene Thier die innern Dimensionen ins Auge, so ergiebt sich, dass hier die Axe relativ erheblich kleiner ist, sie verhält sich zum Durchmesser wie 1:1,924. Viel besser als bei Vergleichung der ganzen Axen treten die Formveränderungen hervor, wenn man die drei Theilstücke, aus denen sie sich zusammensetzt, gesondert betrachtet: 1) die Höhe der Cornea, 2) die Höhe des Verbindungstheils oder

Sulcus corneae und 3) die Höhe des Augengrundes, des postäquatorialen Segments.

Die Höhe der Cornea nimmt ganz wesentlich ab, bei I beträgt sie in Theilen der Axe 1 : 4,523, bei II 1 : 9,545, bei III 1 : 9,091 und bei IV 1 : 22,857, wenn man die äussern, 1 : 19,8, wenn man die innern Maasse nimmt. Sie hat also beim erwachsenen Thier noch nicht einmal  $\frac{1}{5}$  der Höhe wie beim Embryo von 20,1 cm Länge.

Auch der Sulcus corneae wird im Lauf der Entwicklung immer flacher, doch ist die Abflachung nicht so erheblich wie bei der Cornea. Bei I verhält sich seine Höhe zur Axe wie 1 : 2,97, bei II ist das Verhältniss fast dasselbe, 1 : 3,00, und das Breitenwachsthum, das 1 : 4,05 beträgt, ist so stark, wie das Durchschnittswachsthum in äquatorialer Richtung. Bei III hat die Höhe schon erheblich abgenommen, sie beträgt nur  $\frac{1}{5}$  der Axenlänge, das Breitenwachsthum aber zeigt die normale Grösse 5 : 1 in Bezug auf den Embryo I. Beim erwachsenen Thier ist der Sulcus corneae in den verschiedenen Meridianen sehr verschieden breit, oben am breitesten, 27 mm breit, was einem Wachsthum von 13,5 : 1 entspricht, innen und aussen am schmalsten, 20 mm breit, Wachsthum 10 : 1, und unten 23 mm breit, Wachsthum 11,5 : 1. Dieses Breitenwachsthum bleibt innen und aussen ein wenig hinter dem durchschnittlichen des Durchmessers, 11,8 : 1, zurück, dagegen ist es oben nicht unerheblich grösser. Sehr stark hat die Höhe abgenommen, die nur 1 : 10 der Bulbusaxe oder, wenn man die innern Werthe wählt, 1 : 6,188 derselben beträgt. Seine Höhe hat also im Verhältniss von 1 : 3,37 in Hinsicht auf Stadium I abgenommen.

Den entgegengesetzten Gang der Entwicklung schlägt der Augengrund ein, er erfährt eine bedeutende relative Vergrösserung im Lauf der Entwicklung, wie aus folgenden Proportionen hervorgeht. Seine Höhe verhält sich zu der Länge der Bulbusaxe bei I wie 1 : 2,262, bei II wie 1 : 1,78, bei III wie 1 : 1,449 und bei IV wie 1 : 1,168, wenn man die äussern, wie 1 : 1,253, wenn man die innern Werthe in Ansatz bringt.

Ausser dieser Tiefenzunahme geht aber noch eine andere Veränderung mit dem Bulbus vor, er wird stark asymmetrisch, indem sich seine obere und äussere Hälfte stark ausbaucht.

Eine gute Uebersicht über diesen Vorgang giebt die folgende Tabelle. Die Zahlen geben das relative Wachsthum in Beziehung auf I an, und zwar in 1 für den temporalen, in 2 für den nasalen Abschnitt des Horizontaldurchmessers, in 3 für den obern, in 4 für den

untern Abschnitt des Verticaldurchmessers. Unter 5 findet man die Zahlen für das durchschnittliche Wachstum in äquatorialer Richtung. Die Werthe für IV beziehen sich auf innere Maasse.

	1	2	3	4	5
II	<b>4,69</b>	3,75	<b>4,53</b>	3,28	4,06
IV	<b>12,5</b>	11,3	<b>12,0</b>	11,3	11,8

Man ersieht deutlich das überwiegende Wachstum des obern (3) und äussern (1) Theils, während der innere und untere hinter dem Durchschnittswachstum zurückbleiben.

Nicht weniger bemerkenswerth als die Formveränderungen ist die Dickenzunahme der Sclera. Die folgende Uebersicht giebt unter 1 die Dicke im Sulcus corneae, unter 2 die im Aequator und unter 3 die grösste Dicke des Augengrundes in Theilen der Bulbusaxe.

	1	2	3
I	1 : 32	1 : 86	1 : 28
III	1 : 25	1 : 16	1 : 8
IV	1 : 20	1 : 13	1 : 1,74

Die Dickenzunahme des Sulcus corneae ist nicht sehr bedeutend, besonders wenn man in Betracht zieht, dass der Werth bei II 1 : 20 einen Mittelwerth darstellt und dass die Dicke des Sulcus an der Grenze der Cornea nur 1 : 32 beträgt, also ebenso viel wie beim Embryo I. Die Aequatorialdicke nimmt von I zu III bedeutend zu. Beim Embryo I ist der Aequator die dünnste Stelle des ganzen Bulbus, das corneale Segment nicht ausgenommen, er ist nur  $\frac{1}{3}$  so dick wie der Augengrund, bei III dagegen ist er halb so dick, obgleich die Maximaldicke der Sclera sehr bedeutend zugenommen hat. Das absolute Wachstum der Sclera im Aequator übertrifft mit 29 : 1 das Durchschnittswachstum 5,26 : 1 sehr wesentlich. Nunmehr liegt die dünnste Stelle des Bulbus im Sulcus corneae, und so bleibt es auch beim erwachsenen Thier, bei dem die Aequatorialdicke im Verhältniss zu Embryo III noch etwas, aber nicht sehr beträchtlich zugenommen hat. Viel stärkeres Dickenwachstum aber zeigt der Augengrund, er ist bei IV relativ mehr als 16mal so dick wie bei I, bei III schon 3,5mal so dick wie bei I. Schon bei II zeigt sich in der Umgebung des hintern Augenpols die Verdünnung der Sclera, die beim erwachsenen Thier sich als trichterförmige Einsenkung darstellt, in deren Axe der Opticus verläuft.

In der Entwicklung der Cornea haben wir gleichfalls Form- und Dickenverhältnisse zu berücksichtigen.

Was zunächst die Formverhältnisse anlangt, so fällt sehr die relative Verkleinerung des Antheils ins Auge, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Bulbusdurchmesser durch das dieser Antheil ausgedrückt wird, ist für die 4 Stadien im Folgenden zusammengestellt, zugleich mit der jedesmaligen Grösse des Cornealbogens. Unter 1 findet sich das Verhältniss der horizontalen Durchmesser, unter 2 die zugehörigen Bogen, 3 giebt das Verhältniss der verticalen Durchmesser, 4 die zugehörigen Bogen.

	1	2	3	4		1	2	3	4
I	—	—	1:1,455	102°	III	1:1,68	59°	1:2,23	84°
II	1:1,86	66°	1:2,08	88°	IV	1:3,076	41°	1:3,667	53°

In verticaler Richtung verkleinert sich die Cornea am stärksten, sie ist hier beim Erwachsenen 2,52mal kleiner als bei I, etwas weniger verkleinert sich der Horizontaldurchmesser. Es ist vielleicht richtiger, die innern Dimensionen des erwachsenen Auges zum Vergleich heranzuziehen, aber auch dann ist die Verkleinerung sehr deutlich, die Proportionen betragen in horizontaler Richtung 1:2,235, in verticaler 1:2,865.

Wie die Höhe der Cornea abnimmt, sieht man an der Verkleinerung des Hornhautbogens, noch deutlicher aber an dem Verhältniss der Corneahöhe zur Bulbusaxe. Dieses Verhältniss ist bei I wie 1:4,52, bei II wie 1:9,54, bei III wie 1:10, bei IV wie 1:23, wenn man die äussern, wie 1:19,8, wenn man die innern Werthe benutzt. Die Höhe hat also um das 4—5fache abgenommen.

Der grosse Unterschied der Randdicke und Scheiteldicke der Cornea tritt erst sehr spät in der Entwicklung auf. Ueber den sehr bemerkenswerthen Verlauf der Dickenveränderungen der Cornea orientirt die folgende Zusammenstellung. Unter 1 ist die Randdicke, unter 2 die Scheiteldicke in Theilen der Bulbusaxe aufgeführt. IVa giebt die äussern, IVb die innern Werthe für das erwachsene Auge.

	I	II	III	IVa	IVb
1	1:33,9	1:18,3	1:25	1:32	1:19,8
2	1:36,5	1:20,6	1:25	1:80	1:49,5

Beim Embryo I haben wir also eine gleichmässig dünne Cornea. Diese verdickt sich, wie die Stadien II und III zeigen, relativ etwas, ohne dass aber der bei I ganz schwach angedeutete Unterschied der Randdicke und Scheiteldicke schärfer hervortrete. Dann findet beim Erwachsenen eine nicht unerheblich relative Verdünnung der Cornea statt, diese aber betrifft wesentlich die Mitte, also den optisch wichtigsten Bezirk der Hornhaut, der beim Erwachsenen relativ fast

4mal dünner ist als bei Embryo II. Der Cornearand hat etwa dieselbe relative Dicke wie bei Embryo I, aber eine geringere als bei II und III.

Es scheint also, dass hier die relative Verdickung der Cornea eine Richtung einschlägt, die, um die Verhältnisse des erwachsenen Thiers zu erreichen, verlassen werden muss. Da es sich hier gerade um Verhältnisse handelt, die für die Dioptrik des Auges von Bedeutung sind und der functionelle Reiz des Lichts im intrauterinen Leben noch nicht zur Wirkung kommt, so liegt vielleicht der Gedanke nahe, dass die secundäre Verdünnung des Corneascheitels eine functionelle Anpassung an den Durchgang des Lichts sei, die als solche natürlich erst post partum auftreten kann.

Bei dem jüngsten Embryo fehlt die Anlage der Chorioidea noch ganz. Bei II dagegen ist sie vorhanden und  $30 \mu$  dick, d. h. 1 : 700 der Bulbusaxe. Vergleicht man damit die Dicke beim ausgewachsenen Thier, die 1,02 mm beträgt, oder 1 : 78 der Bulbusaxe, so ergibt sich, dass sie relativ 9 mal dicker ist als bei II, eine Dickenzunahme, die kaum geringer ist als die der Sclera.

Wenn man die Entwicklung der Iris betrachtet, so muss man zwei Erscheinungen aus einander halten: das Wachsthum im Verhältniss zu dem des Bulbus in äquatorialer Richtung und das Verhältniss zu dem Cornealdurchmesser. Entwicklungsgeschichtlich ist ersteres das interessantere, biologisch das letztere Verhältniss, durch das ja die relative Grösse der Pupille ausgedrückt wird. In Bezug auf den Bulbusdurchmesser verkleinert sich die Iris in der Entwicklung, wie die folgenden Verhältnisszahlen zeigen: bei I verhält sich die Irisbreite zum Bulbusdurchmesser wie 1 : 5,82, bei II wie 1 : 5,2, bei III wie 1 : 7,6 und bei IV wie 1 : 8,2. Also nach einer geringen Breitenzunahme in den ersten Stadien der Entwicklung eine beständige Abnahme.

Umgekehrt nimmt im Verhältniss zum Cornealdurchmesser die Iris an Breite zu, was natürlich durch die sehr erhebliche relative Verkleinerung des Cornealdurchmessers bewirkt wird. Bei I verhält sich die Irisbreite zum Cornealdurchmesser wie 1 : 4,0, bei II wie 1 : 2,7, bei III wie 1 : 4,0 und bei IV wie 1 : 2,47. Die Vergrösserung geht, wie man hieraus ersieht, nicht gleichmässig vor sich, sondern ist unterbrochen durch eine zeitweilige relative Verkleinerung, die bei III deutlich hervortritt.

Bei Betrachtung des Corpus ciliare ergibt sich eine eigenartige Thatsache: der Embryo von *Balaenoptera rostrata* zeigt nicht,

wie es sonst bei allen Säugethieren der Fall ist, einen Kranz von Ciliarfortsätzen, sondern er zeigt deren zwei, die hinter einander liegen und jeder als aus einfachen Falten bestehend deutlich zu erkennen ist. Wir würden dieser embryologischen Thatsache ziemlich rathlos gegenüber stehen, wenn nicht eine Beobachtung von ESCHRICHT vorläge (7, p. 596), welcher für *Balaena boops* = *Megaptera boops* am erwachsenen Thier dasselbe feststellte. Abgesehen von dieser Formveränderung nehmen auch die relativen Dimensionen der Ciliarfortsätze beträchtlich in der Entwicklung ab.

Die folgende Zusammenstellung giebt unter 1 die Länge der Ciliarfortsätze in Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt für die Embryonen I und III und das erwachsene Thier (IV).

	I	III	IV
1	1 : 9,50	1 : 17	1 : 40

Man sieht daraus, dass die relative Länge vom Embryo I bis zum erwachsenen Thier um mehr als das 4fache abnimmt.

Die Breite des *Orbicularis ciliaris* wird von dieser Verkleinerung nicht betroffen, bei I ist sie etwa gleich 1 : 8 der Axe, beim erwachsenen Thier 1 : 6,67 der Axe, also sogar breiter als beim Embryo.

Dass die Höhe der Ciliarfortsätze verringert wird, geht aus der folgenden Tabelle hervor, die unter 1 das Verhältniss der Höhe des Ciliarfortsatzes zum Bulbusdurchmesser, unter 2 das zum Cornealdurchmesser angiebt.

	1	2
II	1 : 13	1 : 6,63
III	1 : 10,8	1 : 5,71
IV	1 : 23,0	1 : 6,9

Ueber die Entwicklung der *Retina* können nur wenige Daten gegeben werden. Die absolute Dicke derselben ist bei IV nur doppelt so gross wie bei I. Die äussere Körnerschicht, bei I 85  $\mu$  dick und aus 15 Schichten bestehend, ist bei IV nur 77  $\mu$  dick und besteht aus 18 Schichten, sie hat also absolut an Dicke abgenommen, an Zahl der Zellen aber zugenommen, die einzelnen erwachsenen Zellen sind hier also kleiner als die embryonalen. Noch mehr tritt dieser Gang der Entwicklung bei den innern Körnern hervor, die bei I 60  $\mu$  dick sind und aus 6 Schichten bestehen, bei IV nur 43  $\mu$  dick und aus 9 Schichten bestehen; die Kerne liegen übrigens in dieser Schicht bei weitem nicht so dicht wie in der äussern Körnerschicht.

Die Linse des Embryo I weicht dadurch stark von der Form der erwachsenen Linse ab, dass ihre Vorderfläche sehr flach ist, die

Höhe beträgt nur 0,8 mm, während die stark gewölbte Hinterfläche 2 mm hoch ist. Schon bei III sind die beiden Linsenflächen gleich hoch, gleich stark gewölbt.

Die Grösse der ausgewachsenen Linse ist sehr gering, in der Axe relativ fast 5mal kleiner als bei I, im Durchmesser mehr als 2mal kleiner. Die Reduction der Linse ist wieder durch eine Phase der Linsenvergrößerung unterbrochen, wie die Werthe von II und III deutlich zeigen. Die Tabelle giebt unter 1 das Verhältniss des Linsendurchmessers zum Bulbusdurchmesser, unter 2 das der Axe zur Bulbusaxe.

	I	II	III	IV
1	1 : 2,13	1 : 3,211	1 : 3,05	1 : 5,122
2	1 : 1,17	—	1 : 3,125	1 : 5,714

### 3. *Balaenoptera musculus* L.<sup>1)</sup>

Die Angaben über das Auge des Blauwals sind einerseits den ausgezeichneten Arbeiten von MATTHIESSEN (76 u. 86) entnommen, andererseits habe ich auch die Angaben berücksichtigt, die SATTLER (29) über das Blauwalauge macht. Bei den Maassen, die er für den Bulbus angiebt, ist es allerdings zweifelhaft, ob er wirklich einen Blauwal vor sich hatte, wie er angiebt, es müsste denn sein, dass seine Maasse „innere“ Maasse des Bulbus wären, für welchen Fall sie gut mit MATTHIESSEN's Angaben übereinstimmen würden. Ich glaubte mich nicht mit einem blossen Hinweis auf diese Arbeiten begnügen zu sollen, besonders da ich die Verhältnisszahlen, die in den vorliegenden Beschreibungen zum Zweck der Vergleichung bestimmt wurden, auch für die von MATTHIESSEN beschriebenen Augen berechnen und sie so für die vorliegende Arbeit verwendbar machen konnte (85, p. 89): „Der Bulbus des Blauwals hat die Gestalt eines dreiaxigen Ellipsoides; sein horizontaler Durchmesser beträgt 145 mm, der verticale 129 mm und der sagittale [die äussere Augenaxe P.] 107 mm. An der Linse war jedoch eine Verschiedenheit ihres Höhen- und Querdurchmessers nicht bemerkbar.“ Der Innenraum ist sehr erheblich kleiner, sein Horizontaldurchmesser beträgt nur 78 mm, der verticale 73 mm. Von den drei Theilen des Bulbus, der Cornea, dem Sulcus corneae und dem Augengrunde, ist der letztere bei weitem am stärksten gewölbt. Sein innerer Krümmungsradius, der der Retina, beträgt 41,25 mm.

1) *B. sibbaldii* auctorum.

Dagegen ist der Sulcus corneae die flachste Partie des Bulbus, sein Krümmungshalbmesser beträgt in horizontaler Richtung 80, in verticaler 70 mm. Die Cornea ist horizontal schwächer als der Augenrund gewölbt, ihr horizontaler Krümmungsradius beträgt 62 mm, der verticale dagegen übertrifft mit 37 mm die Krümmung der Retina etwas.

Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zu dem der Sclera beträgt in der Horizontalen 1:3,45, in der Verticalen 1:4,3. Nimmt man die Dimensionen des Innenraums, so beträgt das Verhältniss in horizontaler Richtung 1:3,12, in verticaler 1:3,65.

Der Bogen der Hornhaut misst in horizontaler Richtung 40°, in verticaler 48°.

Der Horizontaldurchmesser der Cornea beträgt 42 mm, der verticale 30 mm, die Höhe 4 mm. Aus den Maassen des Innen- und Aussenraums ergibt sich, dass die Sclera im Aequator etwa 30 mm dick ist, im Augengrunde etwa 50 mm.

Die Pupille ist oval, ihre Länge beträgt 17 mm, ihre Breite 12 mm.

Die Linse hat einen Durchmesser von 22,5 mm, eine Axe von 17 mm. Die Vorderfläche ist flacher als die Hinterfläche, sie ist 7 mm hoch und hat einen Krümmungsradius von 14 mm, die Hinterfläche ist 10 mm hoch, ihr Krümmungsradius beträgt 11,5 mm.

Der vordere Linsenscheitel liegt 4 mm hinter dem Scheitel der Cornea.

Der Cubikinhalt des Innenraumes des Bulbus beträgt 123 ccm, das Volumen der Linse 5 ccm.

Der Opticus tritt 3 mm medialwärts vom hintern Augenpol an den Bulbus.

Die Dicke der Opticusscheide beträgt an der medialen Seite 20,5 mm, an der lateralen 29 mm. Sie ist umgeben von einer 2 mm dicken Faserschicht, die direct in die Sclera übergeht.

Den Inhalt des Hohlraums der Opticusscheide bilden Gefässe und Fettgewebe.

„Die hintern Ciliararterien lösen sich beim Eintritt in den Scheidenraum in eine Anzahl von Gefässen auf, welche immer weiter und weiter sich theilend und unter einander anastomosirend einen Plexus bilden“ (s. SATTLER, 29, p. 74). „Die Zweige dieses arteriellen Wundernetzes, denn mit einem solchen haben wir es hier zu thun, stellen verhältnissmässig weite Röhren dar, welche durch eine starke, elastische Intima ausgezeichnet sind, aber keine Muscularis besitzen“ (l. c. p. 75).

Die Dicke des Tapetums beträgt nach SATTLER 0,3—0,35 mm, die Dicke der Chorioidea im Augengrunde 1,5 mm.

#### 4. *Megaptera boops* (FABR.) nach MATTHIESSEN (85).

Der Bulbus hat ellipsoidische Gestalt, sein Horizontaldurchmesser beträgt 92 mm, der Verticaldurchmesser 88 mm und die äussere Axe 68 mm. Der Horizontaldurchmesser des Innenraums beträgt 62 mm, der Verticaldurchmesser 60 mm.

Von den Theilen des Bulbus ist der Sulcus corneae am schwächsten gewölbt, sein horizontaler Krümmungshalbmesser ist 62 mm, der verticale 54 mm. Der Augengrund ist viel stärker gewölbt, im Innern beträgt der Krümmungsradius 31,5 mm. Die Cornea ist horizontal flacher, der Krümmungsradius beträgt 47 mm, der Bogen  $46^\circ$ , vertical dagegen stärker gewölbt, hier ist der Krümmungsradius 29 mm lang, der Bogen beträgt  $55^\circ$ . Das Verhältniss des Corneal- zum Scleraldurchmesser beträgt horizontal 1 : 2,48, vertical 1 : 3,26. Wenn man die innern Maasse der Rechnung zu Grunde legt, beträgt das Verhältniss horizontal 1 : 2,95, vertical 1 : 3,16.

Die Hornhaut hat einen verticalen Durchmesser von 27 mm, einen horizontalen von 37 mm, ihre Höhe beträgt 3,5 mm. Am Rande ist sie erheblich verdickt, sie misst hier 3,5 mm, während die Scheiteldicke nur 1,5 mm beträgt.

Die Pupille ist längs-oval, ihre Länge beträgt 15 mm, ihre Breite 8 mm.

Die Linse hat eine Axe von 13 mm Länge, der Durchmesser beträgt 17,5 mm. Die Vorderfläche ist nur 5,5 mm hoch und hat einen Krümmungsradius von 10 mm, die Hinterfläche dagegen einen solchen von 9,5 mm, diese ist also stärker gewölbt. Der Scheitel der Linse liegt 3 mm hinter dem vordern Corneascheitel.

Der Cubikinhalt des Innenraums des Bulbus beträgt 54 ccm, das Volumen der Linse 2,2 ccm.

Aus den angegebenen Dimensionen des Innen- und Aussenraums des Bulbus ergibt sich, dass die Sclera im Aequator etwa 15 mm dick ist, im Augengrunde etwa 34 mm.

Eine interessante Beobachtung über die Processus ciliares von *Megaptera* verdanken wir ESCHRICHT (7, p. 596); er sagt: „Der Kranz der Fortsätze scheint doppelt zu sein, indem vor jedem Fortsatz noch ein zweiter langer und sehr schmaler emporsteigt.“

5. *Balaena mysticetus* L.

Das Auge, in Alkohol conservirt, stammt aus den Beständen der alten Anatomie zu Breslau und war als *Balaena mysticetus* bezeichnet. Einige höchst auffällige Befunde liessen Zweifel entstehen, ob es sich nicht vielleicht um ein Zahnwalaugel handelt, doch ist diese Vermuthung zurückzuweisen, da zu charakteristische Merkmale vorhanden sind, die es als Bartenwalaugel kennzeichnen. Die bedeutenden Unterschiede gegenüber dem Auge von *Balaenoptera* machen es weiter sehr wahrscheinlich, dass es sich um kein Furchenwalaugel handelt, sondern um das eines Glattwales. Es kämen also nur *Balaena* und

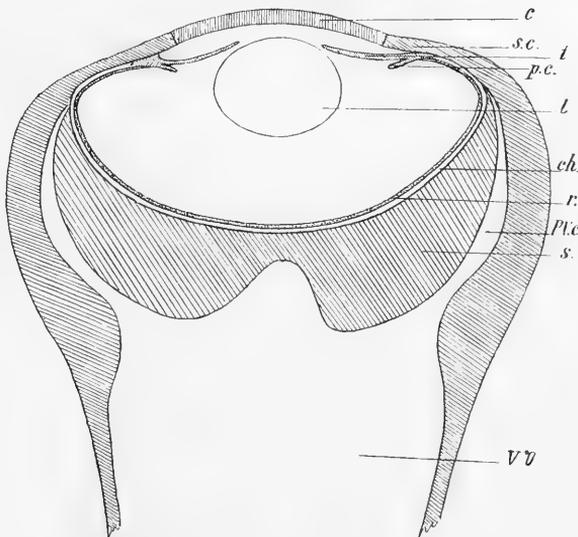


Fig. V. *Balaena mysticetus*. Horizontalschnitt. 1/1. P. v. c Ausläufer des Plexus der Ciliargefässe. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss.

*Eubalaena* in Frage. Unter diesen Umständen nehme ich keinen Anstand, die alte Bestimmung als richtig anzusehen, zumal einige Abbildungen, die MAYER (11) giebt und die sich gleichfalls auf *Balaena* beziehen, gut mit den Befunden an meinem Exemplar übereinstimmen (s. Fig. V und W).

Die Gestalt des Bulbus ist etwas asymmetrisch, im Grossen und Ganzen kann sie als elliptisch bezeichnet werden. Die Länge der äussern Axe beträgt 48,5 mm, die der innern 27,1. Der äussere Horizontaldurchmesser ist 70,5 mm lang, der innere 53 mm, der äussere Verticaldurchmesser beträgt 66,5 mm, der innere 47 mm. Die Fläche des Aequators liegt, wenn man den Bulbus äusserlich betrachtet,

23 mm hinter der Fläche des Cornealrandes, innen nur 6,5 mm dahinter.

Der Sulcus corneae ist sehr flach und umgibt den Limbus corneae als 10 mm breiter Ring. Das corneale Segment des Bulbus ist schwächer gewölbt als das hintere sclerale. Das Verhältniss des verticalen Corneal- zum verticalen Scleraldurchmesser beträgt, wenn man die äussere Maasse des Bulbus nimmt, 1:2,37, wenn man die innere wählt, 1:1,68. In horizontaler Richtung beträgt das Verhältniss für äussere Werthe 1:2,51, für innere 1:1,89.

Die Cornea ist oval, ihr Horizontaldurchmesser beträgt 28 mm,

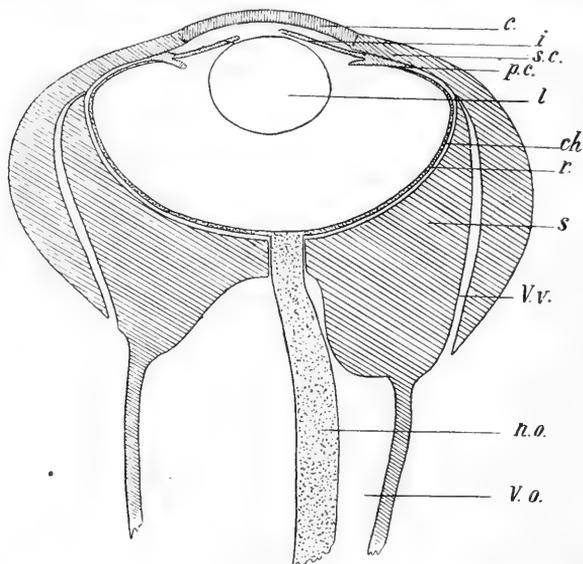


Fig. W. *Balaena mysticetus*. Verticalschnitt. 1/1. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

der verticale 23 mm, die Höhe 3 mm. Am Rande ist sie oben 2,5, unten 2 mm dick, im Scheitel 1 mm. Das Cornealepithel hat im Scheitel die Dicke von  $80 \mu$ , am Rande ist es sogar  $180 \mu$  dick. Bemerkenswerth ist die Art der Epithelverhornung. Eine tiefe Schicht von Cylinderzellen fehlt, schon die tiefste, der Cornea propria anliegende Zellschicht besteht aus polygonalen Zellen, und diese Form behalten die Zellen fast in der ganzen Dicke des Epithels, nur in einer oberflächlichen Schicht von etwa  $20 \mu$  Dicke sind sie ganz verhornt.

Vielleicht ist diese verhornte Schicht bei gut conservirten Exemplaren dicker und ist bei dem vorliegenden zum Theil abgerissen.

Jeden Falls aber werden die sämmtlichen Zellen des Hornhaut-epithels, bis herunter zur tiefsten Schicht, umspinnen von einem dichten Maschenwerk (so erscheint es auf Schnitten, natürlich ist es in Wirklichkeit ein Wabenwerk) von verhornter Substanz. Die Dicke der Schichten, die zwischen den Zellen liegen, beträgt etwa 2  $\mu$ .

Die Cornea propria besteht aus glattrandigen Lamellen, die sehr dicht an einander liegen. Die ganze Cornea propria ist durchzogen von einer grossen Anzahl von Lymphröhren, die nicht durch bogenförmiges Auseinanderweichen der Lamellen entstehen, sondern mit besonderer Wandung versehen sind, so dass die Corneallamellen an ihnen endigen. Ihre Grösse ist sehr verschieden, was wohl grossen Theils damit zusammenhängt, dass sie in den verschiedensten Richtungen getroffen sind, bald quer, bald mehr oder weniger schräg. Diejenigen, welche quer getroffen sind, erscheinen fast rund, mit 35–40  $\mu$  Durchmesser.

Elastica anterior und posterior sind nicht vorhanden.

Die Sclera ist am Cornealrande oben 3 mm dick, unten 2,5 mm, im Aequator (wie er von aussen gesehen erscheint) beträgt die Dicke oben 5,5 mm, unten 13 mm, und im Augengrunde ist die Sclera oben 21 mm, unten 17,7 mm dick.

Die starke Umhüllung des Opticus, die durch den Plexus der Ciliargefässe, durch Fett und straffes Bindegewebe gebildet ist, wird von der Sclera mit einem kegelmantelartigen Fortsatz umfasst, der 2 mm dick und sehr fest gewebt ist, wie die Sclera selbst (s. Fig. V u. W.).

Der ganze Stumpf der Opticusscheide, der dem Auge anhängt, war von dieser Fortsetzung der Sclera lückenlos umhüllt, so dass es wahrscheinlich ist, dass er bis zum Foramen opticum reicht (s. auch die Angabe für *Balaenopterus musculus*, S. 219).

Die Chorioidea enthält ein Tapetum lucidum von gelber Farbe. Dasselbe erfüllt den obern Theil des Augengrundes, reicht aber kaum über die Horizontalebene nach unten heraus. Im ganzen untern Bulbustheil ist die Chorioidea dunkelbraun. Ihre Dicke beträgt im obern Bulbustheil 1 mm, im untern dagegen nur 0,5 mm.

Im untern Bulbustheil besteht die Aderhaut aus einer äussern Schicht grosser und einer innern Schicht kleinerer Gefässe, zwischen denen wenig sehr lockeres Bindegewebe liegt. Die Choriocapillaris ist 10  $\mu$  dick und ebenso dick das Aussenblatt der Retina, dessen Zellen etwa 30  $\mu$  lang und ganz mit braunem, sehr feinkörnigem Pigment erfüllt sind.

Im obern Bulbustheil ist die Chorioidea viel reicher an Gefässen, diese liegen in 3–4facher Schicht über einander. Nach innen von

diesen Schichten liegt das Tapetum lucidum, das etwa  $200 \mu$  dick ist. Die Capillaren, die dasselbe durchbohren, sind  $10-20 \mu$  dick, und ebenso dick ( $10-20 \mu$ ) ist auch die Choriocapillaris.

Das Aussenblatt der Retina ist  $6-8 \mu$  dick und völlig frei von Pigment. Nicht nur hier im obern Bulbustheil, sondern auch im untern ist das Bindegewebe der Chorioidea sehr arm an Pigmentzellen.

Den Abfluss der Chorioidealf Gefässe bilden 4 Venae vorticosae, die im innern Aequator entspringen. Oben und unten ziehen sie in engen Röhren durch die Sclera, die sie etwa am Rande der Opticusseide verlassen (s. Fig. W), ohne also mit dem Plexus der Ciliargefässe, der den Opticus umgiebt, in Beziehung zu treten. Horizontal gehen von diesem Plexus Ausläufer aus, die durch die Sclera ziehen (s. Fig. V); ihre Breite beträgt stellenweise mehr als 3 mm. Gegen den innern Aequator hin gehen sie in einfache Röhren über, durch welche die Venen aus dem Innenraum des Bulbus austreten.

Die Iris ist oben 13 mm breit, in allen andern Richtungen 10,5 mm. Die Pupille ist 11,5 mm lang und 3,4 mm breit, sie sieht fast wie ein horizontal gestelltes Rechteck mit abgerundeten Seiten aus. Der obere Rand ist convex, doch nicht annähernd in dem Maasse, wie es weiter unten für die Zahnwale beschrieben werden soll. Die Farbe der Iris ist hellbraun. Die Iris wird fast ausschliesslich durch Muskeln und die Pars iridica retinae gebildet, das Stroma iridis ist fast vollständig reducirt, und die Gefässe, die in beträchtlicher Menge die Iris bedecken, liegen fast vollständig frei der Vorderfläche auf und ragen so in das Lumen der Vorderkammer hinein.

Der Sphincter iridis bildet einen fast 5 mm breiten Ring am pupillaren Irisrande, er ist an seiner dicksten Stelle etwa  $420 \mu$  dick. Seiner Vorderfläche liegen Gefässe in einfacher Schicht auf, so dass hier, nahe dem Pupillarrand, die Iris  $850 \mu$  dick ist. Nach dem Ciliarrande hin verdünnt sie sich dann aber sehr stark und misst hier nur etwa  $140 \mu$ , und ebenso dick sind auch ungefähr die Gefässe, die der Iris vorgelagert sind.

Der Dilator iridis ist vom Ciliarrande bis zur äussern Grenze des Sphincters hin durch die ganze Iris leicht zu verfolgen, seine mittlere Dicke beträgt  $20 \mu$ , in seinen Muskelzellen enthält er feinkörniges Pigment.

Die Zahl der Processus ciliares beträgt 83-86, sie sind 5,5 mm lang und erheben sich am Iriswinkel je zu einem 2,5 mm hohen, freien, dünnen Fortsatz. Ihre ganze Oberfläche ist dicht mit zahlreichen Fältchen besetzt. Sie bestehen aus der etwa  $40 \mu$  dicken

Pars ciliaris retinae und aus Blutgefässen, die das ganze Innere ausfüllen und keinerlei Raum für die Entwicklung eines bindegewebigen Stromas lassen.

Auch die Grundplatte des Corpus ciliare enthält fast gar kein Bindegewebe, sondern vorwiegend grosse Blutgefässe.

Es fehlt jede Spur eines Ciliarmuskels, sowohl eines *Tensor chorioideae* als eines *Musculus ciliaris* s. str.

Die Retina ist in einem Zustand, der keine Untersuchung mehr gestattet, ebenso der *Opticus*, der etwas oberhalb des hintern Augenpols in den *Bulbus* eintritt. In einer Entfernung von 36 mm vom hintern Augenpol misst er in horizontaler Richtung 12 mm, in verticaler nur 4 mm, er hat ovalen Querschnitt.

Die starke Scheide von Fett, Bindegewebe und Ciliargefässen, die ihn umgibt, ist an dieser Stelle in horizontaler Richtung 30 mm dick, in verticaler 20 mm. Am hintern Augenpol beträgt ihre Dicke horizontal 54,5 mm, vertical 43 mm.

Die Linse hat einen Durchmesser von 15,25 mm, die Axe misst 13 mm, Vorder- und Hinterfläche sind gleich stark gewölbt. Der Linsendurchmesser verhält sich zum äussern *Bulbus*durchmesser wie 1 : 4,492, zum innern wie 1 : 3,28, zum *Cornealdurchmesser* wie 1 : 1,67.

## 6. Vergleichung der Bartenwalaugen.

Die Vergleichung der Augen erwachsener Bartenwale soll sich zunächst auf einige Formverhältnisse des *Bulbus* erstrecken. Schon die Grösse der Augen in Beziehung zur Körperlänge, eine sehr rohe Proportion, zeigt, dass der Grönlandswal erheblich von den Finwalen abweicht. 1 der Tabelle giebt die mittlere Länge der Thiere, 2 das Verhältniss des horizontalen *Bulbus*durchmessers zur Körperlänge:

	1	2
<i>Balaena mysticetus</i>	20 m	1 : 303
<i>Balaenoptera physalus</i>	22 m	1 : 183
<i>Balaenoptera musculus</i>	30 m	1 : 207
<i>Megaptera boops</i>	18 m	1 : 195

Das Auge der Glattwale, als deren Vertreter *Balaena* untersucht wurde, ist also relativ erheblich kleiner als das der Furchenwale, die unter einander gut übereinstimmen.

Zunächst wollen wir nur die Finwale ins Auge fassen.

Den am stärksten abgeplatteten Bulbus finden wir bei *Balaenoptera physalus*, wo das Verhältniss der Axe zum Durchmesser 1:1,5 beträgt, während es sich bei *B. musculus* auf 1:1,36 und bei *Megaptera boops* auf 1:1,35 stellt. Ueber die Hauptdimensionen der Cornea orientirt die folgende Tabelle. Unter 1 ist das Verhältniss des horizontalen Corneal- zum Scleradurchmesser angegeben, unter 2 das der verticalen und unter 3 die Höhe der Cornea in Theilen der Bulbusaxe.

	1	2	3
<i>B. physalus</i>	1:3,076	1:3,667	1:22,86
<i>B. musculus</i>	1:3,45	1:4,3	1:27
<i>M. boops</i>	1:2,48	1:3,26	1:19,4

Man sieht, dass danach *Megaptera* eine relativ grosse und hohe Cornea hat, während die beiden Species von *Balaenoptera* keine grossen Unterschiede aufweisen.

Die Dicke der Sclera ist relativ am bedeutendsten bei *B. physalus*, hier verhält sie sich zur Bulbusaxe wie 1:1,74, bei *B. musculus* beträgt das Verhältniss 1:2,14, und *Megaptera* steht mit 1:2 zwischen diesen beiden.

Es bleibt noch übrig, eine Zusammenstellung der Linsengrössen zu geben. Unter 1 der Tabelle ist das Verhältniss der Linsenaxe zur innern Bulbusaxe, unter 2 das des Linsendurchmessers zum innern Bulbusdurchmesser angegeben.

	1	2
<i>B. physalus</i>	1:3,54	1:3,68
<i>B. musculus</i>	1:3,06	1:3,47
<i>M. boops</i>	1:2,31	1:3,54

Danach ist die Linse von *Megaptera* etwas grösser als die der Species von *Balaenoptera*, die unter einander nicht wesentlich verschieden sind.

Ungleich grösser als die Unterschiede der Furchenwalaugen unter einander sind die der Furchenwale einer-, der Glattwale andererseits. Zur Vergleichung sollen nur die Augen von *Balaenoptera physalus* und *Balaena mysticetus* einander gegenüber gestellt werden.

Der Bulbus von *Balaena* ist doppelt so stark abgeplattet wie der von *Balaenoptera*. Bei letzterm beträgt das Verhältniss der Axe zum mittlern Aequatorialdurchmesser 1:1,44, bei *Balaena* aber 1:2,83.

Die Cornea ist bei *Balaena* relativ grösser und höher als bei den Finwalen, wie folgende Zusammenstellung zeigt. Unter

1 Verticaldurchmesser der Cornea, unter 2 Horizontaldurchmesser der Cornea, beide in Theilen der entsprechenden Bulbusdurchmesser; 3 Höhe der Cornea in Theilen der Bulbusaxe.

	1	2	3
<i>Balaenoptera physalus</i>	1 : 3,08	1 : 3,67	1 : 22,86
<i>Balaena mysticetus</i>	1 : 2,51	1 : 2,89	1 : 16,17

Der Innenraum des Bulbus ist bei *Balaena* viel stärker elliptisch als bei *Balaenoptera*, bei dem er sich fast einer halbkugligen Form nähert, indem der Sulcus corneae ganz ausserordentlich flach wird, während die Tiefe des Augengrundes dem entsprechend zunimmt.

In Theilen der innern Augenaxe beträgt die Höhe des Sulcus corneae bei

<i>Balaenoptera</i>	1 : 6,19,
bei <i>Balaena</i>	1 : 4,17

und die Tiefe des Augengrundes beträgt in demselben Maasse bei

<i>Balaenoptera</i>	1 : 1,27,
bei <i>Balaena</i>	1 : 1,45.

An der Cornea fällt als ganz auffallender Unterschied zwischen *Balaena* und *Balaenoptera* die Art der Verhornung des Hornhaut-epithels auf. Die oben beschriebenen säulenartigen Verhornungen bei *Balaenoptera* sind fundamental verschieden von dem Modus, der bei *Balaena* durchgeführt ist (s. S. 223) und der sich, wie wir oben sahen, auch noch bei Pinnipediern (*Halichoerus*, *Otaria*) sowie bei Denticeten findet (s. u.).

Die Sclera ist bei *Balaenoptera* relativ viel dicker als bei *Balaena*, bei der sich ihre grösste Dicke zu der Bulbusaxe verhält wie 1 : 3,36, während beim Finwal der entsprechende Werth 1 : 1,74 ist.

In der Chorioidea ist die Ausbildung des Gefässtheils bei beiden Familien dieselbe, das Tapetum lucidum aber ist bei *Balaena* relativ fast viermal so dick wie bei *Balaenoptera*.

Die Iris ist bei *Balaena* oben verbreitert, so dass der Ober- rand der Pupille convex ist, eine Eigenthümlichkeit, die bei *Balaenoptera* fehlt, bei den Zahnwalen aber in noch viel stärkerm Maasse ausgebildet ist (s. u. Operculum pupillare). Auch im übrigen Bau, in der starken Reduction des Stromas und der dadurch bewirkten ausserordentlichen Verdünnung erinnert die Iris von *Balaena* viel mehr an eine Denticeten-Iris, als an die der viel näher verwandten *Balaenoptera*.

Endlich ist auch die Linse bei beiden Thieren ungemein verschieden gross, und zwar bei *Balaena* relativ viel grösser als bei *Balaenoptera*, wenn man die Dimensionen des ganzen Bulbus zu denen der Linse in Proportion setzt. Man ersieht dies schon ohne weiteres aus der Vergleichung der Textfiguren S und V. Setzt man aber den Linsendurchmesser in Proportion zum Corneadurchmesser, so erhält man für beide Thiere fast genau das gleiche Verhältniss, für *Balaenoptera* 1 : 1,68, für *Balaena* 1 : 1,67.

#### IV. Das Denticetenaue.

Die Literatur über das Auge der Zahnwale hat schon oben (S. 187) mit dem Bartenwalaue zusammen Erwähnung gefunden.

##### 1. *Delphinus* sp.

Wahrscheinlich *Delphinus delphis* aus dem Indischen Ocean. Länge 8,9 cm. Genaue Maasse s. bei KÜKENTHAL (87, p. 225), „Walthiere“, No. 10 der Tabelle (s. Fig. X).

Der Bulbus weicht etwas von der Kugelform ab, die Länge seiner äussern Axe beträgt 4,6 mm, die Länge des verticalen Aequatoraldurchmessers 4 mm. Die Aequatorialebene liegt 1,5 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden. Das vordere corneale Segment des Bulbus ist etwas stärker gewölbt als das hintere sclerale, sein Krümmungsradius beträgt 1,95 mm, der der Sclera 2,3 mm. Die Cornea nimmt einen sehr bedeutenden Antheil am Aufbau des Bulbus, ihr Durchmesser verhält sich zu dem des Bulbus wie 1 : 1,11; die Grösse des Cornealbogens ist 135°, die des Bogens der Sclera 239°.

Der Verticaldurchmesser der Cornea beträgt 3,6 mm, ihre Höhe 1,2 mm. In der Mitte ist die Cornea dicker als am Rande, wo sie nur 128  $\mu$  misst, während sie in der Mitte 255  $\mu$  dick ist. Das Hornhautepithel ist im Scheitel 13  $\mu$  dick, am Rande 21  $\mu$ , es besteht aus einer tiefen Lage Cylinderzellen mit ovalen, zur Oberfläche senkrechten Kernen und zwei darüber liegenden oberflächlichen Lagen Plattenzellen mit ovalen Kernen, die parallel der Oberfläche liegen. Die Cornea propria besteht aus 2 Schichten, die sich deutlich gegen einander abgrenzen, einer hintern, camerale, die schon erheblich weiter entwickelt ist als die vordere. Die camerale Schicht ist am Rande 64  $\mu$ , im Scheitel 128  $\mu$  dick und besteht aus dicht gelagerten,

der Corneaffläche parallelen Fasern, die nur wenige schmale Lücken zwischen sich lassen und lang gestreckte, bandförmige Kerne haben. Die vordere Schicht der Cornea propria ist viel weniger dicht gebaut, die lang gestreckten Zellen bilden ein grossmaschiges Netzwerk, die Kerne sind noch mehr rund oder oval, nicht so bandförmig wie in der hintern Lage. *Elastica anterior* und *posterior* fehlen, das Endothel der Vorderkammer ist als einfache, sehr dünne Lage von platten Zellen vorhanden.

Die Sclera verdünnt sich vom Cornealrande, wo sie  $128 \mu$  dick ist, rasch, so dass sie in der Mitte des prääquatorialen Segments nur  $43 \mu$  dick ist. Im Aequator beträgt die Dicke  $85 \mu$ , und diese Stärke behält die Sclera auch im Augengrunde bei. Die Anlage der Sclera, die zugleich auch die der Chorioidea darstellt, besteht aus mehreren Zellenlagen, die zerstreut eine ganze Anzahl von Pigmentzellen enthalten.

Die Iris springt als  $770 \mu$  breiter Ring in den Innenraum des Bulbus vor, sie ist  $42 \mu$  dick. Der Rückseite des Stromas liegt das völlig schwarz pigmentirte Aussenblatt der *Retina* an.

Die Anlage eines *Corpus ciliare* fehlt noch vollständig.

Das Aussenblatt der *Retina* ist nur in seinen vordern Partien stark pigmentirt, im ganzen Augengrunde, bis gegen den Aequator hin, enthält es wohl einzelne zerstreute Pigmentkörnchen, wie auch die nach aussen davon gelegene Anlage der Chorioidea plus Sclera, stellt aber keine continuirliche Pigmentlage dar. Erst von dem Aequator an nach vorn ist es dicht mit schwarzem Pigment erfüllt, das gegen die Iris hin dicker wird; es ist wegen der Menge des Pigments aber nicht zu erkennen, ob diese Verdickung durch Vermehrung der Zellenlagen oder durch Vergrösserung der Zellen vor sich geht.

Das Innenblatt der *Retina* ist im Augengrunde  $255 \mu$  dick. Die äussere Körnerschicht ist  $111 \mu$  dick, die innere  $68 \mu$ , beide Schichten schliessen sich direct, ohne dass eine reticulirte Schicht sich dazwischen schöbe, an einander. Die übrigen, nach innen von der innern Körnerschicht gelegenen Schichten der *Retina* werden durch

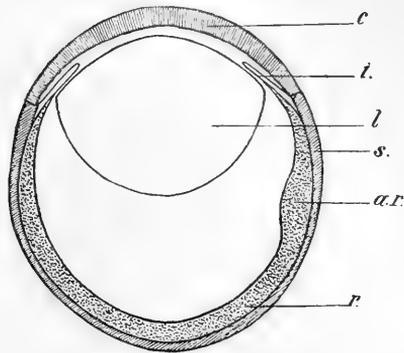


Fig. X. *Delphinus* sp. Embryo von 8,9 cm Länge. Verticalsechnitt. 10 : 1. *a. r.* Area centralis retinae. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss.

eine  $77 \mu$  dicke Lage repräsentirt. Gegen die Peripherie nimmt diese innerste Schicht gleichmässig an Dicke ab, während die Körnerschichten noch ganz in der Nähe der *Linea terminalis retinae* die gleiche Dicke haben wie im Augengrunde. Die äussere Körnerschicht besteht aus etwa 14 Schichten dicht gedrängter Zellen, deren ovale Kerne senkrecht zur Oberfläche der Retina stehen und in dieser Richtung deutliche Reihen bilden. Die innern Körner bestehen aus 4—6 Schichten von Zellen, die weit weniger dicht liegen als die Zellen der äussern Körnerschicht und auch nicht regelmässig angeordnet sind. Die grössten Verschiedenheiten in ihrer Dicke zeigt die innerste Retinaschicht, die der innern reticulirten Schicht, dem *Ganglion optici* und der Nervenfaserschicht entspricht. Abgesehen von der erwähnten regelmässigen Verdünnung gegen die *Linea terminalis retinae* hin, fehlt sie in einem ganzen Bezirk des obern Bulbustheils völlig. Dieser Bezirk ist auch durch das Verhalten der übrigen Retinaschichten ausgezeichnet, aus dem deutlich hervorgeht, dass es sich hier um die Anlage einer *Area centralis retinae* handelt (s. Fig. X *a.r.*). In ihrem Bereich beträgt die Dicke der Retina  $340 \mu$ , also  $85 \mu$  mehr als die Dicke im Augengrunde.

Wie erwähnt, nehmen die innersten Schichten der Retina keinen Antheil am Aufbau der *Area*, doch auch die übrigen Schichten erleiden Veränderungen. Die Grenze zwischen äusserer und innerer Körnerschicht verwischt sich vollständig. Von ihrer innern Grenze an nimmt die Dichtigkeit der vereinigten Körnerschichten mehr und mehr nach aussen hin zu, bis zu einer Tiefe von  $210 \mu$ . Hier liegen die Zellen am dichtesten. Von da nach aussen, auf einer Strecke von  $128 \mu$ , liegen sie wieder weniger dicht. Die Breite der *Area* ist schlecht bestimmbar, da ihre Eigenthümlichkeiten in Bezug auf Dicke und Anordnung der Schichten sich sehr allmählich ausgleichen. Die dickste Stelle der *Area* liegt im Aequator des obern Bulbusabschnitts. Von hier aus kann man jederseits einen Streifen von etwa  $600 \mu$  Breite als zur *Area centralis* gehörig betrachten. Die *Area* erscheint erst auf Schnitten, die temporal von den Medianschnitten liegen; wie weit sie sich temporal erstreckt, ist nicht genau anzugeben, jeden Falls ist sie auf den Schnitten, die den tangentialen Schnitten der Retina voraufgehen, in guter Ausbildung vorhanden, auf den tangentialen Schnitten selbst kann ihre Existenz nicht festgestellt werden, so dass es unentschieden bleibt, wie weit sie sich ausdehnt. So viel kann aber mit Sicherheit festgestellt werden, dass es sich hier um eine strichförmige oder besser bandförmige *Area centralis* handelt, die in einer

Breite von etwa 1,2 mm im Aequator der obern äussern Bulbushälfte verläuft und sich ziemlich weit nach aussen, temporal, erstreckt.

Der Nervus opticus tritt im horizontalen Meridian, ziemlich weit von aussen her, an den Bulbus heran. An seiner Eintrittsstelle ist er  $340 \mu$  dick. Die Orbita durchzieht er in gerader Richtung, die Entfernung von der Papilla nervi optici bis zum Foramen opticum beträgt 2,2 mm.

Die Axe der Linse misst 2,3 mm, der äquatoriale Durchmesser 2,7 mm. Die Hinterfläche bildet eine fast vollständig genaue Halbkugel, deren Krümmungsradius 1,35 mm beträgt. Die Vorderfläche ist viel flacher, sie ist 0,85 mm hoch, ihr Krümmungsradius ist 1,5 mm lang, und ihr Bogen beträgt  $121^\circ$ , es fehlt ihr also ein sehr erhebliches Stück zur Halbkugel. Das vordere Linsenepithel stellt eine einfache Zellenlage dar, die Zellen werden gegen den Aequator hin höher und gehen im Aequator in die Linsenfasern über. Die Kerne der äquatorialen Randfasern sind lang und oval, die der tiefer liegenden Uebergangs- und Centralfasern dagegen sehr klein und kugelrund. Eine Tunica vasculosa hüllt die Linse ein, Vasa hyaloidea sind nicht zu erkennen.

Die Lider sind geschlossen, das Epithel ihrer ciliaren Ränder ist verwachsen. Die Dicke der Ränder beträgt 0,21 mm, die der Lidwurzel beim Oberlid 1,36 mm, beim Unterlid 1,57 mm. Das obere Lid ist 2,21 mm breit, das untere 1,97 mm. Ob einige flache Falten am Fornix conjunctivae als Anlage einer Nickhaut zu betrachten sind, mag dahingestellt bleiben, vielleicht handelt es sich nur um Schrumpfungerscheinungen, was allerdings nicht ganz wahrscheinlich ist, da die Drüsenausführgänge zu den Falten in Beziehung stehen, wie bei einer Nickhaut. Die Epidermis hat auf der Fläche des Lides eine Dicke von  $43 \mu$ , gegen den Margo ciliaris verdickt sie sich und ist hier  $85 \mu$  dick. Das Stratum germinativum, das aus hohen Cylinderzellen besteht, nimmt an der Verdickung keinen Antheil, diese wird nur durch die Vermehrung der Lagen abgeplatteter Zellen bewirkt. Die Anlage der Speckschicht verdünnt sich gegen die Lider hin, während gleichzeitig die Dichtigkeit ihrer Textur zunimmt. Den überwiegenden Antheil am Aufbau der Lider nehmen die Muskeln. Der Orbicularis oculi ist besonders im Unterlid mächtig ausgebildet, doch auch im Oberlid vorhanden. Zwischen seine Bündel strahlen die des Musculus palpebralis ein. Zwischen der Muskelschicht und der Conjunctiva palpebrarum liegt eine Schicht von dichtem Bindegewebe. Gegen die Lidwurzel hin, wo diese bindegewebige Lage

schwächer wird, finden sich zahlreiche Drüsen. Ihr Bau ist der gleiche wie der der grossen Augendrüsen (s. u.). Die Conjunctiva ist  $34 \mu$  dick und besteht aus einer tiefen Schicht von Cylinderzellen und einer oberflächlichen von Plattenzellen.

Nasal lagert dem Bulbus die grosse, wohl entwickelte HARDER'sche Drüse auf. An sie schliessen sich, bald dichter, bald weniger dicht, theils in den Lidern, besonders den Lidwurzeln, aber auch am obern und untern Fornix conjunctivae eine grosse Anzahl kleinerer Einzeldrüsen an. Auch am lateralen Augenwinkel liegt eine Drüse dem Bulbus auf, der Thränendrüse entsprechend, gerade so wie die nasale HARDER'sche Drüse, innerhalb des Kegels der Musculi palpebrales. Sie ist bei weitem kleiner als die nasale Drüse. Alle diese Drüsen zeigen den gleichen Bau, sie bestehen aus vielfach verzweigten Schläuchen, die noch keinerlei Formunterschiede oder Unterschiede im Bau zeigen, durch die secernirende und ausführende Theile von einander unterscheidbar wären. Sie bestehen durchweg aus einem zweischichtigen Epithel würfelförmiger Zellen, von  $26 \mu$  Dicke. Die runden Kerne der innern Zellschicht liegen dem Lumen der Schläuche zugewandt, die der äussern aber der äussern Zellgrenze nahe. Beim Uebergang des Epithels der Schläuche in das der Conjunctiva flacht sich das innere cubische Epithel zu einem Pflasterepithel ab, die äussere Zellschicht geht in die tiefe Cylinderzellenschicht der Conjunctiva über. Thränenanälchen und Thränennasengang fehlen völlig.

## 2. *Phocaena communis* LESS.

### 1. Embryo von 12,7 cm Länge.

Kopf in Frontalschnitte zerlegt (s. Fig. Y).

Der Bulbus ist in der Richtung der Axe stark verkürzt, seine Axe ist 3,4 mm lang, während der verticale Aequatorialdurchmesser 4 mm beträgt. Die Aequatorialebene liegt etwa 1,1 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Das vor dem Aequator gelegene Stück der Sclera ist weniger stark gewölbt als der Augengrund, doch ist ein eigentlicher Sulcus corneae nicht vorhanden. Das vordere, corneale Segment des Bulbus ist stärker gewölbt als das hintere, sclerale, sein Krümmungsradius beträgt 1,625 mm, der des Augengrundes dagegen 2,09 mm. Der Cornealdurchmesser verhält sich zum Scleraldurchmesser wie 1 : 1,333. Die Grösse des Cornealbogens beträgt  $135^\circ$ .

Die Cornea ist 1 mm hoch, ihr Verticaldurchmesser beträgt 3 mm. Im Scheitel ist sie etwas dicker als am Rande, dort  $200 \mu$

dick, hier nur  $128 \mu$ . Das Epithel ist in der Mitte der Cornea etwa  $25 \mu$  dick, am Rande nur  $17 \mu$ .

Die Sclera ist im Aequator am dünnsten, nur  $34 \mu$  dick, gegen den Cornealrand wie gegen den Augengrund nimmt die Dicke zu und beträgt im prääquatorialen Segment  $90 \mu$ , im Augengrunde  $128 \mu$ .

Die Chorioidea ist nur im obern Theil des Bulbus als dünne, etwa  $15 \mu$  dicke Lamelle zwischen Sclera und Stratum pigmenti retinae zu erkennen, im Augengrunde wie im ganzen obern Bulbus-theil ist von ihr nichts zu erkennen.

Die Iris bildet einen Ring von etwa  $0,6 \text{ mm}$  Breite, die Pupille hat einen Durchmesser von  $2,55 \text{ mm}$ . Die Dicke der Iris beträgt etwa  $85 \mu$ . Die Pars iridica retinae ist etwa  $43 \mu$  dick. Das Innenblatt der Retina enthält auf eine Strecke von  $340 \mu$  Breite vom Pupillarrand aus reichlich Pigment. Dann hört, also etwa auf der Mitte der Hinterfläche der Iris, die Pigmentirung plötzlich auf, denn hier

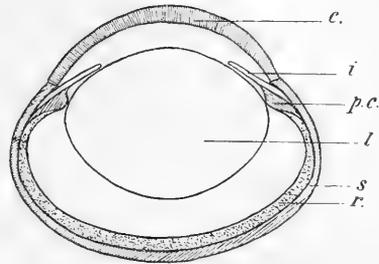


Fig. Y. *Phocaena communis*. Embryo von  $12,7 \text{ cm}$  Länge.  $10:1$ . Buchstabenerklärung siehe am Schluss.

beginnen bereits die Ciliarfortsätze, deren Epithel pigmentfrei ist, allmählich mehrschichtig wird und in die Pars optica retinae übergeht.

Die Processus ciliares bedecken, wie erwähnt, die äussere Hälfte der Irishinterfläche und greifen eine Strecke weit über die Iriswurzel hinaus, so dass die ganze Breite des Rings der Ciliarfortsätze  $0,5 \text{ mm}$  beträgt. Ihre Gestalt ist, wie man auf meridionalen und tangentialen Schnitten feststellen kann, sehr einfach. Es sind glatte, ziemlich regelmässige Falten, von etwa  $250 \mu$  Höhe bei  $100 \mu$  Dicke an der Basis, deren Stroma von der Chorioidea gebildet wird, über das die Pars ciliaris retinae in grosser Regelmässigkeit hinzieht.

Das Stratum pigmenti retinae ist am stärksten im Bereich der Iris und des Corpus ciliare ausgebildet, wie oben beschrieben wurde. Auch im ganzen untern Theil des Bulbus sowie im Augengrunde ist es gut entwickelt, die unregelmässig polygonalen Zellen sind ganz mit Pigmentkörnchen erfüllt. Vom Augengrunde an nimmt aber nach oben die Pigmentirung mehr und mehr ab, und die obere Hälfte des Bulbus ist bis gegen das Corpus ciliare hin völlig frei von Pigment oder es zeigen sich doch nur ganz vereinzelte Körnchen.

Das Innenblatt der *Retina* ist im Augengrunde  $153 \mu$  dick, gegen die Peripherie hin nimmt sie nicht an Dicke ab, sondern geht erst an der Grenze des *Corpus ciliare* ganz plötzlich mit einer Verdünnung auf  $43 \mu$  in das Epithel der Ciliarfortsätze über. Die Schicht der äussern Körner ist  $85 \mu$  dick, sie besteht aus 15–18 Schichten dicht liegender Kerne. Sie grenzt direct an die innere Körnerschicht, die bei  $42 \mu$  Dicke aus 6–8 Zellschichten besteht, in denen die Kerne weniger regelmässig und weniger dicht liegen als in der äussern Körnerschicht.

Nach innen folgt auf die innere Körnerschicht eine Schicht von  $26 \mu$  Dicke, die dem *Ganglion optici* und der Nervenfaserschicht entspricht, in der aber keinerlei Einzelheiten zu erkennen sind.

Der *Nervus opticus* tritt im Augengrunde etwas nach aussen von der Augenaxe an den *Bulbus* heran. Es ist  $340 \mu$  dick und verläuft in gerader Linie zur Spitze der *Orbita*.

Die Linse weicht erheblich von der Kugelform ab, ihre Vorderfläche ist viel flacher als die Hinterfläche. Der Durchmesser beträgt  $2,72 \text{ mm}$ , in Theilen des *Bulbus*durchmessers  $1 : 1,47$ , die Axe ist  $2 \text{ mm}$  lang, in Theilen der *Bulbus*axe  $1 : 1,7$ . Die Höhe der Vorderfläche beträgt  $0,85 \text{ mm}$ , ihr Bogen  $130^\circ$ , der Krümmungsradius ist  $1,513 \text{ mm}$  lang. Die Hinterfläche ist  $1,15 \text{ mm}$  hoch, ihr Krümmungsradius beträgt  $1,38 \text{ mm}$ , ihr Bogen  $160^\circ$ . Das vordere Linsenepithel ist  $26 \mu$  dick und besteht aus einer einzigen Schicht *Cylinderzellen*. Die Epithelgrenze liegt weit hinter dem Aequator, erst  $0,6 \text{ mm}$  hinter demselben erfolgt in der typischen Weise der Uebergang der Zellen in die Linsenfasern.

Die wohl entwickelten *Lider* sind geöffnet. Die Breite des Unterlides ist etwa ebenso gross wie die des Oberlides,  $2,168 \text{ mm}$ . Das Oberlid ist an der Basis  $0,8 \text{ mm}$  dick, am Rande  $0,17$ , das Unterlid ist dicker, es ist an der Basis  $1,1 \text{ mm}$  dick, am Rande  $0,26 \text{ mm}$ . Das Epithel der *Lider* verdickt sich gegen den freien Lidrand zu einem  $85 \mu$  dicken Wulst, während es im übrigen Lide nur  $34 \mu$  dick ist. Die Speckschicht ist an der Basis der *Lider*  $255 \mu$  dick, nimmt aber gegen den Lidrand rasch an Dicke ab. Unter der Speckschicht liegt der *Musculus orbicularis oculi*, der besonders im Unterlid eine sehr bedeutende Entwicklung hat und auch über die Wurzel des Lides mit kräftigen Bündeln hinaus reicht. Seine grösste Breite beträgt  $170 \mu$  nahe der Lidwurzel, von da aus wird sie nach dem Lidrande wie auch nach der Basis hin dünner. Im Oberlid ist der *Orbicularis* viel dünner, die grösste Dicke, etwa in der Mitte der Lid-

breite, beträgt nur  $85 \mu$ , nur mit ganz schwachen Bündeln reicht er über die Lidwurzel hinaus.

Zwischen die Bündel des *Orbicularis* strahlen die des *Palpebralis* ein und bilden die nach innen von ihm gelegene Schicht. Auf sie folgt eine Schicht Bindegewebe von etwa  $80 \mu$  Dicke, die im Unterlid eine viel dichtere Structur zeigt als im Oberlid. Die *Conjunctiva* ist  $43 \mu$  dick und zeigt im Lidtheil denselben Bau wie im *Fornix*. An der Lidwurzel liegen spärliche kleine Drüsenläppchen, zwischen dem *Palpebralis* und der *Conjunctiva* in Bindegewebe eingeschlossen.

Die *HARDER'sche* Drüse ist sehr bedeutend entwickelt. Sie liegt innen dem *Bulbus* auf, greift auf seine Ober- und Unterseite über und erstreckt sich in die Tiefe der *Orbita* bis über den Augengrund heraus zwischen die Muskeln. Sie besteht aus vielfach verzweigten Schläuchen, die sich öfters lacunenartig erweitern. Die Schläuche bestehen aus einem zweiseichtigen, annähernd cubischen Epithel mit runden Kernen. Die Kerne der innern Zellschicht liegen dem Lumen des Schlauches nahe, die der äussern den äussern Zellengrenzen. Neue Schläuche legen sich als solide Epithelsprossen an, die zahlreich auf den Schnitten enthalten sind. Fasriges Bindegewebe umhüllt die Schläuche und umfasst die ganze Drüse, die dadurch als selbständig scharf abgegrenztes Organ auftritt. Die Ausmündung der Drüse erfolgt durch mehrere Ausführgänge. Ein wohl ausgebildeter Schlauch misst im Querschnitt  $85 \mu$ , das Lumen ist  $34 \mu$  weit, die Wanddicke beträgt  $26 \mu$ . Die *HARDER'sche* Drüse erstreckt sich mit einzelnen Läppchen über den grössten Theil des *Bulbus*, doch ist die Ausbildung dieses Drüsenstratum, das sein Secret durch eine Anzahl am *Fornix superior* und *inferior* vertheilter Ausführgänge entleert, relativ gering. Besonders in der Lidwurzel befinden sich, wie erwähnt, nur ganz geringe Drüsentheilchen.

Der laterale Augenwinkel ist völlig frei von Drüsen, eine *Glandula lacrimalis* fehlt gänzlich und das der *HARDER'schen* Drüse angehörende Drüsenstratum erreicht naturgemäss nicht den lateralen Augenwinkel.

Die *Orbita* ist sehr unvollständig, der *Bulbus* liegt fast ganz vor ihr, im Muskelgewebe und der Speckschicht eingebettet. Die *Augenaxe* ist in einem Winkel von etwa  $10^\circ$  nach abwärts geneigt.

Der Grund der *Orbita* ist von einem lockern Gewebe erfüllt, das eine grosse Anzahl Querschnitte von Venen, einen *Plexus venosus* zeigt. Auch die Gewebsschichten, in die der *Bulbus* eingehüllt ist,

sind sehr blutreich, sie zeigen besonders unter der Speckschicht in der Muskellage zahlreiche Gefässquerschnitte.

## 2. Embryo von 53 cm Länge.

Genaue Maasse siehe bei KÜKENTHAL (87, p. 224), „Walthiere“, No. 5 der Tabelle (s. Fig. Z).

Der Bulbus weicht in seiner Gestalt nur ungemein wenig von der Kugelform ab. Am längsten ist der Horizontaldurchmesser, der 18,5 mm misst, während der Verticaldurchmesser ebenso lang ist wie die Axe, 17 mm. Die Aequatorialebene liegt 7,2 mm hinter der Fläche des Cornealrandes, ein Sulcus corneae ist nicht zu erkennen. Der horizontale Cornealdurchmesser verhält sich zum horizontalen Scleradurchmesser wie 1:1,504, in verticaler Richtung ist der Antheil,

den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, noch etwas geringer, das Verhältniss beträgt 1:1,545. Das corneale Bulbussegment ist etwas stärker gewölbt als das sclerale, der Krümmungsradius des erstern beträgt 6,4 mm, der des letztern 7,914 mm. Der Bogen der Cornea beträgt  $130^\circ$ , der der Sclera  $281^\circ$ .

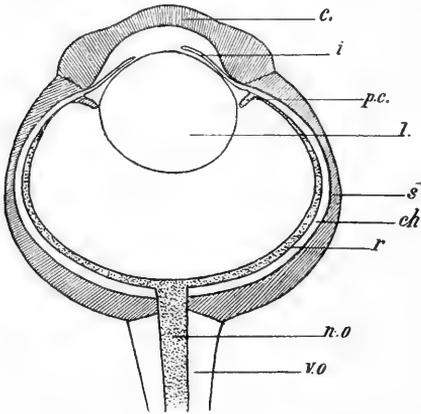


Fig. Z. *Phocaena communis*. Embryo von 53 cm Länge. Verticalschnitt. 2,5:1. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

der Bulbusaxe 1:4,6. Am Rande ist die Cornea doppelt so dick wie in der Mitte, dort 2 mm, hier nur 1 mm. Die Dicke des Hornhautepithels beträgt  $34 \mu$ .

Die Sclera hat ihre dünnste Stelle vor dem Aequator, hier ist sie nur 0,2 mm dick, während sie am Cornealrande 0,9 mm dick ist. Die Dicke im Aequator beträgt 0,4 mm und gegen den Augengrund verdickt sie sich erheblich, ihre grösste Dicke beträgt hier 1,2 mm. Im Bereich der Opticusscheide verdünnt sie sich wieder etwas.

Die Chorioidea ist  $425 \mu$  dick. Auf die äusserste Schicht, die der grossen Gefässe, entfallen hiervon  $170 \mu$ . Die Gefässe liegen nicht

sehr dicht, ihr gegenseitiger Abstand beträgt im Durchschnitt  $100 \mu$ , ihre Durchmesser schwanken in ziemlich weiten Grenzen, von  $60$  bis  $100 \mu$ . Nach innen folgen kleinere Gefässe, doch ist wegen der ungenügenden Erhaltung ein genaues Studium dieser Theile nicht möglich. Das Bindegewebe überwiegt gegenüber den Gefässen noch beträchtlich, pigmentirte Zellen enthält es nur in den äussern Partien, eine  $80$  bis  $100 \mu$  dicke Schicht an der Innenfläche ist ganz pigmentfrei und darf wohl als der Bezirk des Tapetums angesehen werden. Auch in den äussern Theilen der Chorioidea sind die Pigmentzellen nur in geringer Anzahl, weit verstreut, vorhanden. Das Aussenblatt der Retina enthält kein Pigment im Bereich des Tapetums, es ist  $10 \mu$  dick und die einzelnen Zellen sind  $16 \mu$  lang. Die kleinen, runden Kerne, die  $4 \mu$  Durchmesser haben, liegen in der Zellmitte. In den peripheren Theilen der Chorioidea sind die Zellen des Aussenblatts pigmentirt. Von der Fläche erscheinen sie polygonal, fünf- oder sechseckig, und der Kern ist als heller Fleck von  $4 \mu$  Durchmesser kenntlich. Ihr körperlicher Inhalt beträgt  $1670 \mu^3$ , der ihres Kernes  $34 \mu^3$ , so dass das Verhältniss derselben wie  $1 : 49$  ist.

Die Farbe des Tapetums ist silbergrau, es erfüllt den Augenrund und reicht bis auf  $2$  mm an das Corpus ciliare heran. Im untern Bulbustheil wird es stellenweise durch völlig schwarz pigmentirte Bezirke des Stratum pigmenti retinae verdeckt, doch ist die Ausdehnung dieser Pigmentirung nicht mehr genau festzustellen.

Der Gürtel des Corpus ciliare ist  $0,9$  mm breit, die Processus ciliares erheben sich unmittelbar am Iriswinkel zu  $1$  mm Höhe, sie sind dicht mit Fältchen besetzt und sehr zahlreich, etwa  $110$ — $120$  an der Zahl.

Die Pupille ist bohnenförmig, ihre Länge beträgt  $3$  mm, die Breite  $1,5$  mm. Die bohnenförmige Gestalt kommt dadurch zu Stande, dass von oben her ein Operculum pupillare in die Pupille vorspringt.

Die Iris ist oben am breitesten,  $4$  mm breit, und ebenso breit in temporaler Richtung. Unten ist sie am schmalsten, nur  $3$  mm breit und nasal beträgt die Breite  $3,5$  mm.

Die Pars ciliaris retinae bedeckt die Rückseite in einer Dicke von  $30 \mu$ , das Pigment lässt keine Einzelheiten erkennen. Nach vorn liegt ihr der Dilator iridis als etwa  $30 \mu$  dicke Schicht auf, er enthält auf seinem ganzen Verlauf vom Pupillarrand bis zur Iriswurzel sehr reichlich Pigment. Der Sphincter iridis ist erheblich dicker, im Mittel etwa  $70 \mu$  dick, er erstreckt sich vom

Pupillarrande aus, wo er am dicksten ist, 2 mm weit gegen die Peripherie, endet also 1,5—2 mm früher als der Dilatator. Das Stroma iridis ist etwa  $80 \mu$  dick, es enthält wenige, plump spindelförmige Pigmentzellen, bei denen meist der Kern noch als heller Fleck sichtbar ist. Die Gefässe liegen in einfacher Schicht, das grösste von allen, das circulär verläuft, liegt  $450 \mu$  vom Pupillarrande entfernt, es zeigt einen ovalen Querschnitt von  $120 \mu$  Breite bei  $50 \mu$  Dicke, die Wandung ist etwa  $16 \mu$  dick. Die Gesamtdicke der Iris beträgt an der Wurzel  $120 \mu$ , nahe dem Pupillarrande  $230 \mu$ .

Die Retina grenzt mit einer glatten Linea terminalis retinae an das Corpus ciliare. Das Innenblatt ist im Augengrunde  $346 \mu$  dick. Die Schicht der Stäbchen ist  $30 \mu$  breit, die Dicke des einzelnen Stäbchens beträgt 2—3  $\mu$ . Da die Fläche der Retina  $558 \text{ qmm}$  beträgt, so ergibt die Rechnung eine Gesamtzahl der Stäbchen von 130 Millionen. Die äussere Körnerschicht ist  $96 \mu$  dick und besteht aus 22—26 Schichten von Zellen. Die Durchmesser der kugelrunden Kerne betragen 3  $\mu$ . Die äussere reticuläre Schicht ist  $30 \mu$  dick. Die innere Körnerschicht besteht bei  $40 \mu$  Dicke aus 7—8 Schichten von Zellen, deren Kerne etwas grösser sind als die der äussern Körnerschicht, sie messen etwa 4—6  $\mu$ , auch liegen sie weit weniger dicht als in der äussern Körnerschicht. Die innere reticuläre Schicht ist  $50 \mu$  dick und auf sie folgt nach innen das Ganglion optici von  $100 \mu$  Dicke. Die Ganglienzellen bilden keine zusammenhängende Schicht, sondern sind durch Zwischenräume getrennt, die aber in ihrer Grösse sehr variiren. Die Zellen sind gross, als Beispiel mögen folgende Maasse dienen: Durchmesser der Zelle  $30 \mu$ , Länge des ovalen Kerns  $12 \mu$ , Breite  $10 \mu$ .

Die MÜLLER'schen Stützfasern sind stark entwickelt.

Die Anzahl der Stäbchen auf 1 qmm Retina beträgt 200 000, die der äussern Körnerzellen auf derselben Fläche 1 009 000 und die der innern Körnerzellen 137 000.

Der Opticus tritt am hintern Augenpol an den Bulbus heran. Er ist in horizontaler Richtung  $1,615 \text{ mm}$  dick, in verticaler  $1,36 \text{ mm}$ . Die Dicke der Opticusfasern schwankt zwischen 4, 8 und  $10 \mu$ . Die Zahl der Opticusfasern beträgt etwa 42000, d. h. es kommen auf jeden Quadratmillimeter der Retina 71 Nervenfasern. Nimmt man diese Zahlen mit der vorhin angegebenen Zahl der Stäbchen zusammen, so ergibt sich, dass auf eine Faser des Opticus etwa 3095 Stäbchen entfallen. Die Scheide des Opticus verdickt sich vom Foramen opticum aus kegelförmig gegen den hintern Augenpol, an dem sie, in horizon-

taler Richtung gemessen, 5 mm dick ist, in verticaler Richtung 2,7 mm.

Die Länge der Linsenaxe beträgt 6,5 mm, ihr Durchmesser 7 mm. Die Vorderfläche ist flacher als die Hinterfläche, sie ist 3 mm hoch, was einem Krümmungsradius von 3,54 mm entspricht. Ihr Bogen beträgt  $163^\circ$ , es fehlt also eine Kleinigkeit zur Halbkugel. Die Hinterfläche dagegen stellt eine genaue Halbkugel von 3,5 mm Radius dar. Eine Totalfärbung der Linse in Boraxkarmin (nach RABL) lässt erkennen, dass die Epithelgrenze nicht im Aequator, sondern 1,5 mm hinter ihm gelegen ist.

Der Bulbus liegt nur mit seinem hintern Theil in der unvollständigen Orbita, sein ganzer vorderer Abschnitt liegt in Speck- und Muskelgewebe eingehüllt, das hier in einer Dicke von 8—11 mm dem Knochen aufliegt.

Die Länge der Lidspalte beträgt 8 mm. Der Saccus conjunctivalis ist, vom Lidrande bis zum Fornix gemessen, 8 mm tief, an der temporalen Seite nur 5,5 mm. Das Unterlid ist viel dicker als das Oberlid, es ist an der Basis 7,5 mm dick, am Lidrande 0,6 mm, das Oberlid dagegen an der Basis nur 3,5 mm dick, am Lidrande 0,4 mm.

Um den ganzen Fornix conjunctivae zieht sich ein Kranz von Drüsenmündungen, nasal wie auch temporal, doch nasal ist die Zahl der Mündungen etwas grösser, hier liegt die stark entwickelte Glandula Harderi, deren grösste Dicke 3,3 mm beträgt.

### 3. Erwachsenes Thier.

Länge 126 cm. Thiere aus der Ost- und Nordsee. Conservirung in Formol, 10proc. Salpetersäure und Solutio Perenyi (s. Fig. AA und BB).

Der Bulbus hat einen Horizontaldurchmesser von 27 mm, der Verticaldurchmesser beträgt nur 25 mm und die äussere Augenaxe ist 22 mm lang. Die Aequatorialebene liegt 7 mm hinter der Fläche des Corneo-Scleralrandes. Der Sulcus corneae ist oben erheblich breiter als unten, oben etwa 5,7 mm breit, unten nur etwa 4 mm. Die Asymmetrie des Bulbus lässt sich am Verticaldurchmesser gut feststellen, der obere Theil desselben ist 13,5 mm lang, der untere nur 11,5 mm. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleraldurchmesser ist 1:1,667 in horizontaler Richtung, in verticaler 1:2,593. Die Cornea ist in verticaler Richtung stärker gewölbt als der Augengrund, ihr Krümmungsradius beträgt dort 8,03 mm, der des

Augengrundes 13,5 mm, und mit diesem Werth steht der Augengrund in der Mitte zwischen horizontaler und verticaler Krümmung der Cornea, denn erstere ist erheblich geringer, der horizontale Krümmungsradius der Hornhaut misst 17,1 mm. Der horizontale Cornealbogen misst  $57^{\circ}$ , der verticale  $115^{\circ}$ .

Die Cornea hat einen Horizontaldurchmesser von 16,2 mm, einen Verticaldurchmesser von 13,5 mm und eine Höhe von 3,7 mm. Die Dicke der Cornea zeigt die grössten Verschiedenheiten. Im

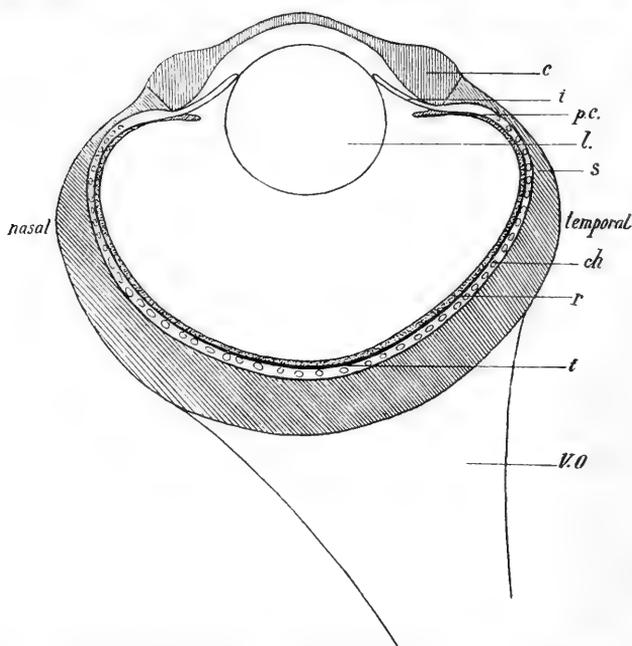


Fig. AA. *Phocaena communis*. Horizontalsechnitt. 2,5 : 1. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Scheitel ist sie nur 0,6 mm dick, am Rande dagegen um das Mehrfache dicker. Am dicksten ist sie in der Horizontalen, hier beträgt die Dicke am nasalen wie temporalen Rande 2,4 mm, oben und unten sind die Werthe auch einander gleich und geringer als nasal und temporal, sie betragen 1,8 mm.

Ueber Einzelheiten des Hornhautepithels können leider keine Angaben gemacht werden, da es nicht gelang, brauchbare Präparate zu erhalten, doch scheint es nach einigen Bildern, dass die Art der Verhornung wesentlich verschieden von jener ist, wie sie bei *Delphin-*

*apterus* und *Hyperoodon* beschrieben werden wird. Die Lamellen der Cornea propria sind ungemein fest und dicht an einander gefügt, die kleinen, massenhaften Lymphspalten fehlen und werden ersetzt durch eine ziemlich grosse Anzahl grösserer Lymphräume. Neben kleinern Stämmen finden sich solche, deren ovaler Querschnitt in der Längsrichtung 60—100  $\mu$  misst. Die Lamellenbündel weichen zur Umgrenzung der Lymphräume aus einander.

Die Sclera ist am Cornealrande 1 mm dick, verdünnt sich aber schnell und misst im Sulcus corneae nur 0,4 mm. Gegen den Aequator steigt die Dicke auf 2 mm und nimmt von da gegen den Augengrund bis auf 2,8 mm zu. Gegen den Opticuseintritt verdünnt sich die Sclera auf 1,5 mm.

Die Chorioidea ist 320  $\mu$  dick, wovon auf das Tapetum etwa 140  $\mu$  entfallen. Zu äusserst liegt die Schicht der grossen Gefässe, die etwa 180  $\mu$  dick ist. Die Gefässe liegen in einfacher Schicht, sind im Querschnitt etwas oval, der Längsdurchmesser beträgt ca. 200  $\mu$ . Die

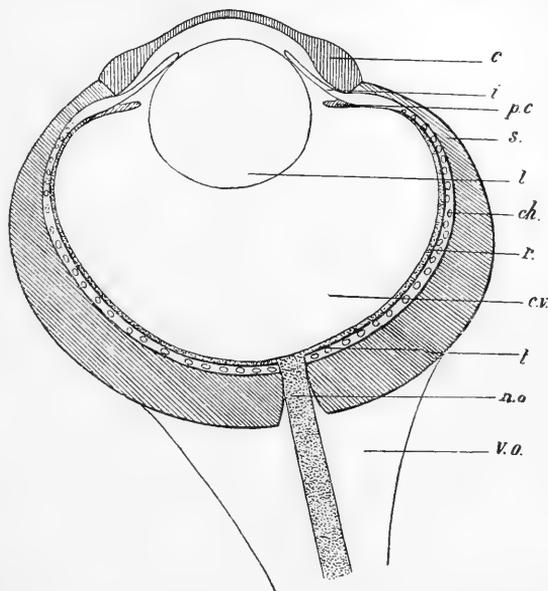


Fig. BB. *Phocaena communis*. Verticalschnitt. 2,5 : 1. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Gefässe liegen sehr dicht, nur durch wenig Bindegewebe getrennt, das schwarz pigmentirte Zellen enthält. Nach innen schliesst sich an die grossen Gefässe direct das Tapetum an.

Das Tapetum hat sehr glänzende Farben, im äussern Theil des Bulbus ist ein Bezirk lebhaft blau gefärbt, das übrige Tapetum ist gelbgrün, es hat einen starken metallischen Glanz.

Temporal bleibt die Grenze des Tapetums 2,7 mm von der Grenze des Corpus ciliare entfernt, oben und innen beträgt die Entfernung 4 mm, und unten erstreckt es sich noch nicht einmal bis zum Aequator, es reicht hier im verticalen Meridian nur bis zu einer Ent-

fernung von 5 mm vom hintern Augenpol. Im untern Bulbustheil ist unter dem vom Tapetum freien Theil der Chorioidea der perichorioide Lymphraum sehr stark entwickelt und enthält Lymphgerinnsel.

Feinere Einzelheiten über den Bau des Tapetums waren nicht feststellbar, die durchtretenden Gefässe sind Capillaren von 20—25  $\mu$  Dicke, die Choriocapillaris erscheint 10  $\mu$  dick.

Die Pupille ist bohnenförmig, ihr oberer Rand springt als convexes Operculum pupillare in das Sehloch vor, sie ist 4,7 mm lang und 2 mm breit.

Die Iris ist, entsprechend der Form der Pupille, oben erheblich breiter als unten. Oben misst sie 5,5 mm, unten nur 4 mm und ebenso viel auch nasal und temporal. Die Dicke der Iris beträgt an der Wurzel etwa 200  $\mu$ , am Pupillarrand 120  $\mu$ , und auf der Fläche ist das Stroma nur 60  $\mu$  dick. An manchen Stellen erscheint allerdings der Radialschnitt viel breiter, das sind jene Stellen, wo die grossen Irisgefässe, die weit in das Lumen der Vorderkammer hineinragen, der vordern Fläche des Stromas aufliegen. Die grossen Gefässe, deren Querschnitte Durchmesser von 150—250  $\mu$  haben, lassen keine Regelmässigkeit in ihrer Anordnung erkennen. Sieht man von diesen gewissermaassen in die vordere Kammer hinein verlagerten Gefässen ab, so besteht im Uebrigen die Iris fast ganz aus Muskeln und der Pars iridica retinae, die, völlig schwarz pigmentirt, keinerlei Details erkennen lässt.

Der Sphincter iridis bildet im pupillaren Theil der Iris einen Ring von etwa 2,72 mm Breite. Am Pupillarrande ist er 50—60  $\mu$  dick, weiter peripher etwa 80  $\mu$ .

Der Dilator iridis ist ungemein stark pigmentirt und daher nicht überall mit der wünschenswerthen Schärfe zu erkennen. Im pupillaren Theil der Iris ist er 25—30  $\mu$  dick, im peripheren nur etwa 12—14  $\mu$ .

Das Corpus ciliare trägt 100—105 Ciliarfortsätze; sie sind ungemein faltenreich, etwa 2 mm lang bei einer grössten Höhe von 1,5 mm, ihre Breite beträgt 0,25 mm, der gegenseitige Abstand 0,15 mm.

Die mikroskopische Untersuchung ergab bei dem wenig guten Erhaltungszustande nicht viel Resultate. An Muskeln konnte das Vorhandensein ziemlich zahlreicher meridionaler Bündel, also eines Tensor chorioideae, festgestellt werden. Auch einige circuläre Bündelchen eines schwachen Musculus ciliaris sind erkennbar.

Die Dicke der Retina beträgt im Augengrunde 200  $\mu$ , an der Linea terminalis retinae 90  $\mu$ . Die Stäbchenschicht ist nur 20  $\mu$  breit, die Dicke der einzelnen Elemente beträgt 2—3  $\mu$ , was bei einer Gesamtmfläche der Retina von 1225 qmm einer Zahl von 175 Millionen entspricht. Die äussere Körnerschicht ist 66  $\mu$  dick und besteht aus etwa 20 Schichten von Kernen, deren Durchmesser 2—3  $\mu$  beträgt. Die äussere reticuläre Schicht ist 20  $\mu$  dick, die innere Körnerschicht 34  $\mu$  und besteht aus etwa 6 Zellenschichten, deren Kerne 4—5  $\mu$  im Durchmesser haben. Die innere reticuläre Schicht, das Ganglion optici und die Nervenfaserschicht sind zusammen 60  $\mu$  dick.

Während die Zahl der Stäbchenzellen auf 1 qmm Retina höchstens 200 000 beträgt, findet man als Werth für die äussern Körnerzellen auf denselben Raum 1 350 000. Die Zahl der innern Körnerzellen dagegen beträgt wiederum nur etwa 184 000. Die Zahl der äussern Körner übertrifft also die der Stäbchen um das 6—7fache.

Der Nervus opticus ist in senkrechter Richtung 1,5 mm dick, in horizontaler 2,3 mm. Die Dicke der Opticusfasern schwankt ungleichmäßig, neben Fasern von 6  $\mu$  Dicke findet man solche von 8  $\mu$  und auch von 16  $\mu$ , als durchschnittliche Dicke kann man für die Rechnung 10  $\mu$  annehmen. Dann ergibt sich die höchste mögliche Anzahl der Nervenfasern zu 36 100, d. h. es entfallen auf je 1 qmm Retina nur 29 Nervenfasern, und auf jede Nervenfasern kommen 4850 Stäbchen.

Die Axe der Linse ist 8 mm lang, d. h. in Theilen der Bulbusaxe 1 : 2,75, der Durchmesser 8,4 mm lang, in Theilen des Bulbusdurchmessers 1 : 3,09. Vorder- und Hinterfläche der Linse sind gleich stark gewölbt, und die Abweichung der ganzen Linse von der Kugelform ist sehr gering.

Bei einem jungen Thier von 105 cm directer Körperlänge betrug der gegenseitige Abstand der Augen von einander 21,5 cm, die Entfernung des nasalen Lidspaltenwinkels vom Mundwinkel 4,5 cm. Die Lidspalte war 14 mm lang (auf der linken Seite, auf der rechten nur 12,8 mm) und 7,7 mm breit (rechts nur 7 mm).

#### Die Entwicklung des Auges von *Phocaena communis* LESS.

Der Bulbus des Embryo I (Länge 12,7 cm) weicht erheblich mehr von der Kugelform ab als der des Embryo II (Länge 53 cm). Das Verhältniss der Axe zum Verticaldurchmesser beträgt bei Embryo I 1 : 1,179, d. h. fast ebenso viel wie beim erwachsenen Thier (III), bei

dem die Verhältnisszahl 1,182 ist, bei Embryo II dagegen nähert sich die Gestalt stark der Kugel, die Verhältnisszahl ist 1,044.

Die Axe wächst in der Entwicklung fast ebenso stark wie der verticale Durchmesser; setzt man die Dimensionen des Embryo I gleich 1, so erhält man folgende Werthe:

	Axe	Durchmesser
Embryo II	5,0	4,25
Erwachsenes Thier	6,47	6,25

Die drei Theile der Axe: die Höhe der Cornea (1 der folgenden Tabelle), die Höhe des prääquatorialen Segments (2 der Tabelle) und die Tiefe des Augengrundes (3 der Tabelle) wachsen in sehr verschiedenem Maasse:

	1	2	3
I	1	1	1
II	3,7	6,545	4,69
III	3,7	6,363	8,69

Die Cornea hat ihre volle Höhe schon bei Embryo II erreicht, der Sulcus corneae ist beim erwachsenen Thier sogar absolut flacher als bei Embryo II. Dagegen hat die Tiefe des Augengrundes in sehr erheblicher Weise zugenommen.

Um den relativen Antheil der drei genannten Theile an der Zusammensetzung der Axe zu zeigen, dient die folgende Tabelle:

- 1 bezeichnet die Höhe der Cornea,  
 2 die Höhe des prääquatorialen Segments,  
 3 die Tiefe des Augengrundes, alles ausgedrückt in Theilen der entsprechenden Bulbusaxe.

	1	2	3
I	1 : 3,4	1 : 3,09	1 : 2,615
II	1 : 4,6	1 : 2,361	1 : 2,787
III	1 : 6,0	1 : 3,143	1 : 1,947

Man sieht aus diesen Zahlen deutlich das relative Flacherwerden der Cornea, die Vertiefung des Augengrundes und die Aenderung der Ausdehnung des Sulcus corneae, der bei Embryo II bei weitem am grössten, bei I und III etwa gleich gross ist.

Der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt sowie die Grösse ihres Bogens nehmen im Laufe der Entwicklung beträchtlich ab. Dabei wird die Hornhaut in verticaler Richtung etwas stärker verkleinert als in horizontaler. Die folgenden Werthe sind Mittelwerthe.

Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleradurchmesser

beträgt bei Embryo I (Länge 12,7 cm) 1 : 1,33, bei Embryo II (Länge 53 cm) 1 : 1,524 und beim erwachsenen Thier 1 : 2,13. Die Bogengrösse ist bei I  $135^{\circ}$ , bei II  $130^{\circ}$  und beim erwachsenen Thier nur noch  $86^{\circ}$ .

Die relative Dicke der verschiedenen Bezirke der Sclera erleidet grosse Veränderungen, über die die folgende Tabelle orientirt; unter 1 ist die Dicke des prääquatorialen Segments, unter 2 die des Aequators und unter 3 die des Augengrundes angegeben. Alle Werthe sind in Theilen der entsprechenden Bulbusaxen ausgedrückt

	1	2	3
Embryo I	1 : 37,78	1 : 100	1 : 26,56
Embryo II	1 : 85	1 : 42,5	1 : 14,16
Erwachsenes Thier	1 : 55	1 : 11	1 : 7,85

Man ersieht aus diesen Werthen zunächst, dass die Sclera eine durchgängige relative Verdickung erfährt, einzig das prääquatoriale Segment verdünnt sich. Der Grad der Dickenzunahme ist aber in den verschiedenen Bezirken verschieden.

Bei Embryo I ist der Aequator die dünnste Stelle der Sclera, wie das bei den Pinnipediern dauernd der Fall ist. Hier aber stellt dieser Zustand nur ein vorübergehendes Stadium dar, schon bei Embryo II ist das prääquatoriale Segment die dünnste Stelle des Bulbus, nur halb so dick wie der Aequator. Beim erwachsenen Thier beträgt seine Dicke gar nur  $\frac{1}{5}$  von der des Aequators. Die relative Dickenzunahme der Sclera ist im Aequator am bedeutendsten, sie beträgt rund das 9fache, im Augengrunde nur etwas mehr als das 3fache und im prääquatorialen Segment findet, wie schon erwähnt, sogar eine relative Verdünnung statt.

Wie die Dicke der Sclera, so unterliegt auch die der Cornea in der Entwicklung erheblichen Veränderungen.

Die folgende Tabelle giebt unter 1 die Dicke der Cornea am Rande, unter 2 die im Scheitel, ausgedrückt in Theilen der entsprechenden Bulbusaxen.

		1	2
Embryo I	12,7 cm	1 : 26,5	1 : 17
„ II	53 „	1 : 8,5	1 : 17
III	126 „	1 : 10,5	1 : 36,6

Beim jüngsten Embryo ist also der Scheitel noch dicker als der Rand. Beim Embryo II hat die relative Scheiteldicke sich nicht verändert, enorm hat dagegen die relative Randdicke zugenommen.

Die Veränderung von Embryo II zum Erwachsenen geht wieder in umgekehrtem Sinne, die Randdicke nimmt wieder relativ etwas ab, ganz beträchtlich geringer wird aber die relative Scheiteldicke.

Die Chorioidea ist beim Embryo von 53 cm Länge relativ viel dicker als beim Erwachsenen. Die Dicke des Gefässtheils verhält sich bei Embryo II zu der Bulbusaxe wie 1 : 49, beim Erwachsenen dagegen wie 1 : 122, ist also hier relativ nicht halb so dick wie beim Embryo. Umgekehrt nimmt das Tapetum relativ wie absolut wesentlich an Dicke zu. In Theilen der Axe beträgt seine Dicke beim Embryo II 1 : 213, beim Erwachsenen aber 1 : 157.

Die Iris ist beim erwachsenen Thier relativ wesentlich breiter als beim Embryo, besonders tritt dieses Verhältniss im verticalen Meridian hervor; hier ist im Vergleich zur Grösse des Cornealdurchmessers die Iris relativ mehr als doppelt so breit wie beim Embryo I und auch etwas breiter als bei Embryo II. Im horizontalen Meridian ist die Iris gleichfalls bei Embryo I am schmalsten, dann aber nicht beim erwachsenen Thier, sondern beim Embryo II am relativ breitesten.

Die charakteristische bohnenförmige Gestalt der Pupille ist bei Embryo II schon sehr deutlich, bei Embryo I dagegen ist die Pupille rund; es ist noch kein Operculum pupillare angelegt.

Vergleicht man die relative Länge und Höhe der Ciliarfortsätze bei Embryo I und beim Erwachsenen, so sieht man, dass die relative Länge (ausgedrückt in Theilen der Bulbusaxe) beim erwachsenen Thier nur etwas mehr als halb so gross ist wie bei Embryo I. Die Höhe zeigt dagegen keine nennenswerthe Reduction. Auffallend ist, dass bei Embryo II die Länge noch geringer ist als beim Erwachsenen, auch die Höhe ist etwas, wenn auch unbedeutend, geringer.

Die relative Dicke der Retina wird in der Entwicklung des Auges immer geringer, bei Embryo I beträgt sie, in Theilen der Bulbusaxe ausgedrückt, 1 : 22, bei Embryo II 1 : 49 und beim Erwachsenen nur 1 : 110. Noch auffallender erscheinen die Veränderungen der absoluten Dicke, die zwischen dem Embryo II und dem Erwachsenen stattfinden.

Bei Embryo II ist die Retina 346  $\mu$  dick, bei der erwachsenen *Phocaena* nur 200  $\mu$ !

Alle einzelnen Werthe für die Dicken der verschiedenen Schichten nehmen ab, trotzdem wird die Anzahl der äussern Körnerzellen eher noch etwas grösser, was dadurch erreicht wird, dass sie enger gedrängt liegen und ihre Kerne kleiner werden; dasselbe ist auch bei den innern Kernen zu beobachten.

Die Linse erfährt in allen ihren Dimensionen eine relative Verkleinerung. Die folgende Tabelle giebt unter:

- 1 die Linsenaxe in Theilen der Bulbusaxe,
- 2 den Linsendurchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers,
- 3 den Linsendurchmesser in Theilen des Hornhautdurchmessers.

		1	2	3
Embryo	I	1 : 1,7	1 : 1,15	1 : 1,10
„	II	1 : 2,6	1 : 2,57	1 : 1,66
III		1 : 2,75	1 : 3,09	1 : 1,76

Besonders wichtig ist, dass die Linse auch in Bezug auf die Hornhautgrösse eine Verkleinerung erfährt. Gleichzeitig nähert sie sich mehr und mehr der Kugelgestalt, von der sie beim Embryo I noch weit entfernt ist, indem besonders die Vorderfläche noch relativ schwach gewölbt ist.

### 3. *Delphinapterus leucas* (PALLAS).

#### 1. Embryo von 3,75 cm Länge.

Grönland 1865. Aus dem Museum zu Kopenhagen. In Alkohol conservirt. Der Embryo ist in Frontalschnitte zerlegt. Sein Erhaltungszustand gestattet nicht mehr das Studium feinerer Einzelheiten, doch sind die gröbern anatomischen Verhältnisse sehr gut feststellbar, auch sind die Formen der einzelnen Theile des Auges nicht wesentlich durch Schrumpfung verunstaltet.

Genaue Maasse s. bei KÜKENTHAL (87), „Walthiere“, p. 225, No 8 der Tabelle (s. Fig. CC).

Die grösste Dimension des Bulbus liegt in der Axe, die 1,573 mm lang ist, während der verticale Bulbusdurchmesser nur 1,445 mm misst. Ein Sulcus corneae ist nicht zu erkennen, die Sclera ist gleichmässig gewölbt. Das vordere, corneale Segment des Bulbus ist viel stärker gewölbt als das hintere, sclerale. Der Krümmungsradius des erstern beträgt 0,586 mm, der des letztern 0,7 mm. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Bulbusdurchmesser beträgt 1 : 1,0844, die Cornea nimmt also einen sehr bedeutenden Antheil am Aufbau des Bulbus, was auch aus der Grösse des Corneabogens zu ersehen ist, der 156° beträgt; der Bogen der Sclera misst 250°.

Die Cornea hat einen verticalen Durchmesser von 1,148 mm Länge, der innere Durchmesser ist nur 0,978 mm lang. Die Höhe des äussern Cornealscheitels beträgt 0,468 mm, d. h. 1 : 3,361 der Bulbusaxe, der innere Cornealscheitel ist nur 0,255 mm hoch. Die Scheitel-

dicke der Cornea übertrifft die Randdicke um das 2,5fache, sie beträgt  $213 \mu$ , während der Rand nur  $85 \mu$  dick ist. Diese Maasse sind etwas ungenau, da das Epithel völlig fehlt. Einzelne Fetzen, die im Conjunctivalsack erhalten waren, zeigten eine Dicke von etwa  $17 \mu$ , dieser Werth müsste also den Dickenmaassen hinzugefügt werden.

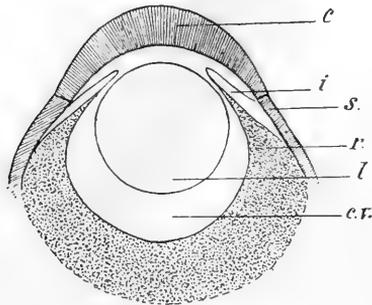


Fig. CC *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Embryo von 3,75 cm Länge. Verticallschnitt. 25 : 1. Buchstabenerklärung s. am Schluss:

Die Sclera ist nur in den vordern, der Cornea angrenzenden Bezirken als gesonderte Anlage zu erkennen, die sich durch dichtere Structur von dem umgebenden lockern Gewebe unterscheidet. Im Aequator ist sie  $64 \mu$  dick, im Augengrund fehlt sie noch völlig. Die Dicke der Sclera im Aequator verhält sich zur Bulbusaxe wie 1:24,6. Die Chorioidea fehlt als gesonderte Anlage.

Die Iris springt als  $315 \mu$  breites Diaphragma in den Bulbusraum vor. Die Dicke ihres Stroma

as beträgt  $42 \mu$ . An ihrer Wurzel ist die Pars iridica retinae  $43 \mu$  dick, sie verdünnt sich gegen den Pupillarrand und enthält kein Pigment.

Das Corpus ciliare ist noch nicht vorhanden, nur ist das Pigmentblatt der Retina in den Bezirken, die später in den Bereich des Ciliarkörpers einbezogen werden, stärker entwickelt als in den übrigen Theilen der Retina.

Das Pigmentblatt der Retina ist in seiner ganzen Ausdehnung mit Pigment erfüllt. Im Augengrund stellt es eine einfache Zellenlage dar, im Bereich der Anlage des Corpus ciliare aber wird es mehrschichtig, doch erfüllt das Pigment vollständig nur die innerste Schicht, die äussere oder die äussern, denn es ist nicht mehr genau zu entscheiden, wie viel Schichten es sind, enthalten nur verzelte Pigmentbrocken.

Das Innenblatt der Retina zeigt noch keine gesonderten Schichten, im Augengrund hat es die enorme Dicke von  $340 \mu$ , nach vorn nimmt es an Dicke ab, an der Iriswurzel misst es noch  $43 \mu$ .

Die Eintrittsstelle des Nervus opticus in das Auge liegt weit nach aussen vom hintern Augenpol. Die Schnitte, welche den Opticus-eintritt zeigen, geben schon Flächenschnitte der Retina. Bei der Dicke der Retina und ihrer Ablösung von der Sclera lässt dies auf einen senkrechten Abstand von weniger als  $250 \mu$  von der Tangential-

ebene des Bulbus schliessen. Auch erfolgt der Eintritt nicht in der Horizontalen, sondern etwas darüber. An seiner Eintrittsstelle ist der Opticus  $210 \mu$  dick. Von der Papille aus verläuft er in gerader Richtung durch den Kegel der Augenmuskeln bis zur Spitze der Orbita, eine Strecke von 1,36 mm Länge.

Die Linse ist fast genau kugelförmig, ihr Durchmesser beträgt 0,697 mm, 1 : 2,07 des Bulbusdurchmessers, die Axe ist 0,68 mm lang, 1 : 2,31 der Bulbusaxe. Der Durchmesser der Pupille beträgt 0,680 mm, nur ein ganz flaches Segment der Linse ragt durch sie in die vordere Kammer herein. Der Abstand der Linse von der Innenfläche der Retina beträgt  $130 \mu$ , zieht man aber in Betracht, dass die Retina im Augengrunde etwa  $80 \mu$  von der Sclera abgehoben ist, so beträgt der Abstand  $210 \mu$ . Der vordere Linsenpol ist  $170 \mu$  vom innern Cornealscheitel entfernt. Der Krümmungsradius der Linse beträgt 0,349 mm.

Die Linse wird von einer *Tunica vasculosa lentis* umhüllt, deren zuführendes Gefäss von der Papilla nervi optici ausgeht. Eine Glaskörpergallerte ist nicht vorhanden.

Die Augenlider erheben sich als Wülste über das Niveau der übrigen Haut, denkt man sich die Ebene der umgebenden Haut durch den Bereich des Auges hindurchgelegt, so würde sie den Linsenäquator treffen. Alles, was vor dieser Ebene liegt, springt als Vorwölbung über die Oberfläche vor.

Die Lider stehen mit ihren Rändern weit von einander ab, das obere ist viel länger und dünner als das untere. Im Unterlid erkennt man den *Orbicularis oculi*, im Oberlid fehlt er noch vollständig. Die Breite des Oberlides beträgt 0,9 mm, seine Dicke an der Wurzel  $468 \mu$ , am freien Rande  $60 \mu$ . Das Unterlid ist 0,85 mm breit, an der Wurzel 0,68 mm und am Rande noch 0,213 mm dick.

Anlagen von Drüsen konnten ebenso wenig gefunden werden wie ein *Ductus nasolacrimalis*.

Das Auge liegt, von lockerm Gewebe umgeben, fast ganz vor der nur schwach angedeuteten Orbita. Die Augenaxe ist etwas nach vorn und ziemlich stark, in einem Winkel von etwa  $20^\circ$ , nach unten geneigt.

## 2. Embryo von ca. 25 cm Länge.

Maasse s. bei KÜKENTHAL (87), „Walthiere“, p. 228, No. 21 u. 22 der Tabelle.

Es wurden 3 Embryonen untersucht, die etwa gleich lang waren. 2 waren in Frontalschnitte zerlegt, von dem 3. wurden äquatoriale Schnitte durch das Auge hergestellt. Die Befunde waren überall im Wesentlichen dieselben, so dass sie in einer Beschreibung verarbeitet werden konnten (s. Fig. DD).

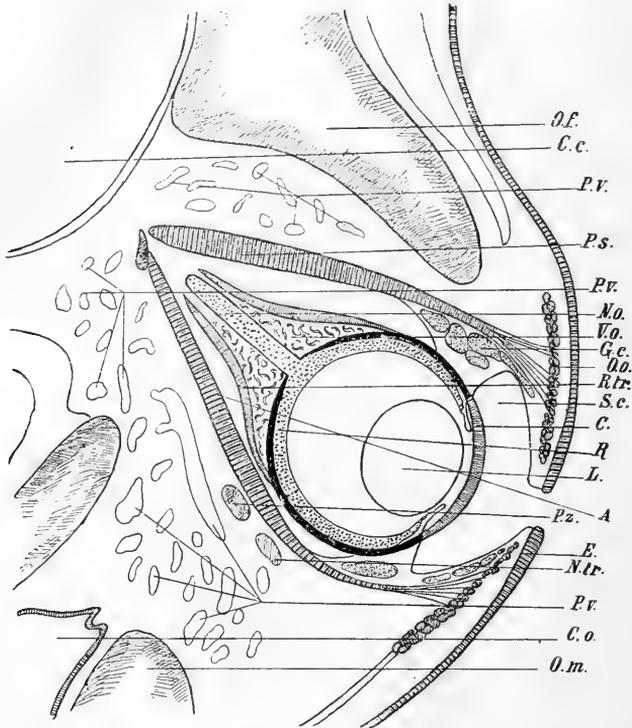


Fig. DD. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Embryo von ca. 20 cm Länge. Verticalschnitt der Orbita. 6 : 1. A Augenhöhle, C.c. Schädelhöhle, C.o. Mundhöhle, E Epidermis, G.c. Glandulae conjunctivales, N.tr. Nervus trigeminus, O.f. Orbitalfortsatz des Stirnbeins, O.m. Unterkiefer, O.o. Musculus orbicularis oculi, P.s. M. palpebralis superior, P.z. Processus zygomaticus, S.c. Saccus conjunctivalis. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Der Bulbus ist kugelförmig, seine Axe ist 5 mm lang und genau ebenso lang auch sein verticaler Durchmesser. Die Aequatorialebene liegt 1,5 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein Sulcus corneae fehlt, das prääquatoriale Segment des Bulbus ist ebenso stark gewölbt wie das postäquatoriale. Die Cornea nimmt einen recht erheblichen Antheil am Aufbau des Bulbus, ihr Verticaldurchmesser verhält sich zu dem des Bulbus wie 1 : 1,3157, sie ist stärker gewölbt

als die Sclera, die einen Krümmungsradius von 2,4 mm hat, während der der Cornea nur 2,3 mm misst. Der Bogen der Cornea beträgt  $110^{\circ}$ , der der Sclera  $268^{\circ}$ .

Die Cornea hat einen Verticaldurchmesser von 3,8 mm Länge, ihre Höhe beträgt 1 mm. Sie ist im Scheitel dicker als am Rande, dort  $255 \mu$  dick, hier nur 170. Das Hornhautepithel ist  $25 \mu$  dick, es besteht aus einer tiefen Schicht Cylinderzellen von etwa  $20 \mu$  Höhe, deren runde oder etwas ovale Kerne im untern Theil der Zellen liegen, und einer etwa  $5 \mu$  dicken Lage von Plattenzellen. *Elastica anterior* und *posterior* sind noch nicht vorhanden. Die *Cornea propria* enthält sehr zahlreiche Zellen, die besonders gegen die Hinterfläche der Cornea dicht gedrängt sind. Alle Kerne sind oval und parallel der Corneaoberfläche in ziemlich markanten Längsreihen geordnet. Es liegen etwa 14 solche Längsreihen über einander. Das Endothel der Vorderkammer erscheint als dünne einfache Schicht von Plattenzellen.

Die Sclera ist im vordern Theil des Bulbus und im Aequator etwa  $85 \mu$  dick, gegen den Augengrund verdickt sie sich auf  $153 \mu$ . Sie besteht aus vorwiegend meridional verlaufenden, etwas welligen Fasern, die im vordern, der Cornea angrenzenden Theil dicht gedrängt liegen und so der Sclera hier ein viel festeres Gefüge geben als in dem dickern, aber lockerer gebauten Theil, der den Augengrund begrenzt.

Die *Chorioidea* ist noch nicht als gesonderte Anlage zu erkennen.

Die Iris ist ein Ring von 0,8 mm Breite, sie ist  $128 \mu$  dick, davon entfallen  $85 \mu$  auf das Stroma und  $43 \mu$  auf die *Pars iridica retinae*. Die Pupille ist durch eine feine zellige *Membrana pupillaris* geschlossen.

Das *Stratum pigmenti* ist ganz mit schwarzem Pigment erfüllt, so dass keine Kerne und Zellgrenzen zu erkennen sind. Das Innenblatt ist am Pupillarrande gleichfalls stark pigmentirt, bald aber werden die Zellkerne und weiter peripher auch die Zellgrenzen sichtbar. Das *Ligamentum pectinatum* besteht aus zahlreichen weiten Zellnetzen, die einen weiten FONTANA'schen Raum zwischen sich fassen.

Das *Corpus ciliare* ist noch nicht von der Iris getrennt; etwa 0,43 mm vom Pupillarrande entfernt erheben sich auf der Rückseite der Iris die Ciliarfortsätze als Falten von etwa  $170 \mu$  Höhe, es liegen auf meridionalen Schnitten mehrere solche Fortsätze in demselben Meridian hinter einander. Die Form der Falten ist sehr einfach, sie

zeigen noch keine secundären Fältchen, sondern sind ganz glatt. Ihr Stroma wird von dem hier sehr starken (vielleicht mehrschichtigen) Stratum pigmenti bedeckt, über welches das Innenblatt der Retina als einfaches Cyliinderepithel hinwegzieht. Die Breite des ganzen Corpus ciliare beträgt etwa 0,7 mm.

Das Aussenblatt der Retina besteht im untern Theil des Bulbus aus einer einfachen Zellenlage, die völlig von tiefschwarzem Pigment erfüllt ist. Schon gegen den Augengrund hin wird das Pigment spärlicher, und im ganzen obern Theil des Bulbus fehlt es fast völlig, oder es sind doch nur ganz schwache Andeutungen vorhanden; erst gegen das Corpus ciliare hin tritt es wieder in Menge auf. In demselben Maasse wie die Pigmentirung nimmt auch die Höhe der Zellen des Aussenblatts ab, im untern pigmentirten Theil sind die Zellen etwa  $17 \mu$  hoch, im obern pigmentfreien dagegen nur etwa  $8 \mu$ .

Das Innenblatt der Retina ist im Augengrunde etwa  $170 \mu$  dick, gegen die Peripherie nimmt es nur wenig an Höhe ab und ist in unmittelbarer Nähe der Linea terminalis retinae noch  $85 \mu$  dick. Den Hauptbestandtheil bildet die Schicht der äussern Körner, die  $127 \mu$  dick ist und aus etwa 18 Zellenlagen besteht, die sehr dicht gedrängt und in radialen Reihen angeordnet liegen. Die innere Körnerschicht schliesst sich direct an die äussere an, sie ist etwa  $43 \mu$  dick und besteht aus 4—6 Zellschichten. Alles, was nach innen von ihr liegt, stellt sich als Schicht von  $17 \mu$  Dicke dar, in der keine Einzelheiten zu erkennen sind.

Der Nervus opticus ist 0,6 mm dick und tritt oberhalb und temporal vom hintern Augenpol an den Bulbus heran. Seine Scheide verdickt sich kegelförmig gegen den Bulbus hin und enthält ein dichtes Geflecht von Ciliararterien.

Die Länge der Linsenaxe beträgt 2,55 mm, ihr äquatorialer Durchmesser 3,06 mm. Die Vorderfläche ist viel flacher als die Hinterfläche, ihre Höhe beträgt nur 0,85 mm, ihr Krümmungsradius 1,8 mm, während die Hinterfläche 1,7 mm hoch ist und einen Krümmungsradius von 1,567 mm besitzt. Das vordere Linsenepithel geht 0,51 mm hinter dem Linsenäquator auf der Rückseite der Linse in die Linsenfasern über. Das Linsenepithel ist ein etwa  $34 \mu$  hohes einfaches Cyliinderepithel. Die ganze Linse ist von einer dichtmaschigen Tunica vasculosa lentis umspinnen.

Die Lidspalte stellt einen feinen, 2,6 mm langen Spalt dar. Die Breite des Oberlids beträgt 4,165 mm, die des Unterlids 3,145 mm.

Das Unterlid ist dicker als das obere, es ist an der Basis 2,38, am Rande 0,72 mm dick, während die Dicke der Basis beim Oberlid 1,19, die des Randes 0,68 mm beträgt. Die Epidermis ist an der Lidwurzel 34  $\mu$  dick, von da an nimmt sie gegen den Lidrand gleichmässig an Dicke zu und geht dann, nachdem sie nahe dem vordern Lidrande das Maximum ihrer Dicke mit 170  $\mu$  erreicht hat, mit einem gewölbten Abfall auf der Mitte des Lidrandes in die Conjunctiva über. Das Stratum germinativum theilhaftig sich an dieser Verdickung der Epidermis nicht, es besteht überall gleichmässig aus einer einfachen Schicht von Cylinderzellen, die sich durch ihre stärkere Färbbarkeit von den darüber liegenden Schichten deutlich unterscheiden. Die Speckschicht, die am übrigen Kopf die sehr bedeutende Dicke von etwa 1 mm hat, misst an der Basis des Lids noch 930  $\mu$ , nimmt aber rasch an Stärke ab und hört im Unterlid etwa 1,3 mm vom Lidrande entfernt überhaupt ganz auf, im Oberlid sogar etwa 2,55 mm vom Lidrande. Die Drüsen der Lider gehören ihrer Hauptmasse nach zu den grossen Augenhöhldrüsen, besonders in den nasalen und temporalen Theilen der Lider entleeren sie ihr Secret durch deren Ausführungsgänge. Ausserdem aber münden auf der Conjunctiva eine Reihe von Einzeldrüsen, die in keiner Verbindung mit den grossen Augendrüsen stehen, sondern ein selbständiges subconjunctivales Drüsenstratum bilden. Die Drüsen füllen den grössten Theil der innern Hälfte des Lides aus, die einzelnen Lappchen sind von Bindegewebsbündeln umgeben, und lockeres Bindegewebe füllt den übrigen Raum des Lids aus, bis auf eine Schicht von etwa 80  $\mu$  Dicke, die sich unmittelbar der Conjunctiva anlegt und dichte Zellenlagen sowie Fibrillen enthält. Das Lid ist sehr stark mit Gefässen versehen, man findet eine ganze Anzahl Querschnitte von grossen Venen. Die Conjunctiva hat eine ziemlich gleichmässige Dicke von etwa 34  $\mu$  und lässt deutlich eine tiefe Schicht Cylinderzellen erkennen, der flachere Zellenlagen aufliegen.

Die HARDER'sche Drüse ist ungemein stark ausgebildet, sie umgreift als mehrfach gelapptes Organ den ganzen nasalen Theil des Bulbus. Sie wird vom *Musculus palpebralis* bedeckt. Oben und unten liegt sie dem Bulbus an und erstreckt sich, wie erwähnt, in die peripheren Theile der Lider hinein. Durch eine Anzahl von Ausführungsgängen mündet sie in den *Saccus conjunctivalis*. Der grösste derselben mündet in den *Fornix conjunctivae inferior*, aber auch in den *Fornix superior* öffnen sich kleinere Ausführungsgänge.

Die Thränen drüse liegt stark ausgebildet am temporalen Augenwinkel innerhalb des Kegels der *Musculi palpebrales*.

Von ihren Ausführgängen ist besonders ein grösserer im Fornix conjunctivae inferior bemerkenswerth. Zwischen die beiden grossen Augendrüsen schiebt sich, wie schon erwähnt, ein subconjunctivales Drüsenstratum.

Der *Musculus orbicularis oculi* ist im Unterlid stärker als im Oberlid. Im Unterlid vertheilen sich die Bündel auf eine Strecke von 3 mm, d. h. sie reichen nicht nur durch das ganze Lid, in dem sie direct unter der Speckschicht liegen, sondern reichen noch über die Lidwurzel hinaus, und gerade da liegen die stärksten Muskelbündel. Im Oberlid reicht der Muskel nicht über die Lidwurzel hinaus. Zwischen die Bündel des *Orbicularis* strahlen die des *Palpebralis* ein.

Das ganze Auge und die Augenmuskeln sind von starken venösen Plexus umgeben. Das Dach der Mundhöhle zeigt eine grosse Anzahl von Venen, und dieses Gebiet grossen Blutreichthums geht ohne Grenze direct in den grossen Plexus venosus über, der lateral vom Ober- und Unterkiefer liegt, den *Processus zygomaticus* umgiebt, den *Nervus trigeminus* zwischen seine, hier ganz besonders grossen und reichlichen Gefässe aufnimmt und sich bis an den Kegel der *Musculi palpebrales* heran erstreckt. Nach der Oberfläche zu dringt er bis in die subcutane Musculatur ein. Etwas geringer ausgebildet ist der Plexus, der oberhalb des Muskelkegels, zwischen diesem und dem Dach der Orbita liegt (s. Fig. DD).

### 3. Embryo III.

Von diesem Embryo waren die Augen conservirt, seine Länge war unbekannt. Die Beschreibung ist lückenhaft, da die Erhaltung des Innern eine recht unvollständige war.

Nach der Grösse der Augen zu schliessen, ist er grösser als Embryo II, also etwa 30 cm lang.

Der *Bulbus* hat die Form eines Ellipsoids. Die Axe ist 7 mm lang, der Verticaldurchmesser 8 mm, der horizontale ist mit 9 mm am längsten. Die Aequatorialebene liegt 2,5 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Ein *Sulcus corneae* ist nicht von der übrigen Sclera abgrenzbar. Das vordere, corneale Bulbussegment ist in verticaler Richtung etwas stärker gewölbt als der Augengrund, der Krümmungsradius beträgt 2,08 mm, in horizontaler beträgt der Krümmungsradius 3,27 mm, in dieser Richtung ist also die Krümmung geringer als die des Augengrundes, dessen Krümmungshalbmesser 3,11 mm beträgt. Das Verhältniss des verticalen Cornealdurchmessers zum verti-

calen Bulbusdurchmesser beträgt 1 : 2, in horizontaler Richtung beträgt dieses Verhältniss 1 : 1,636. Der Cornealbogen beträgt vertical 148°, horizontal 115°.

Der horizontale Durchmesser der Cornea beträgt 5,5 mm, der verticale 4 mm, die Höhe 1,5 mm. Die Cornea ist in der Mitte mehr als doppelt so dick wie am Rande, hier 100  $\mu$ , dort 255  $\mu$ .

Die Sclera ist am Cornealrande etwa 100  $\mu$  dick, im Augenrunde 200  $\mu$ .

Die Iris ist 0,85 mm breit, am Rande wie an der Wurzel 128  $\mu$  dick, in der Mitte ist sie 170  $\mu$  dick. Das Stroma enthält nur sehr wenige zerstreute Pigmentzellen. Reichlicher ist solches in der Pars iridica retinae vorhanden.

Die Ciliarfortsätze sind ungemein faltenreich, ihre Höhe beträgt etwa 420  $\mu$ , die Breite des Corpus ciliare 680  $\mu$ .

Die Retina ist im Augenrunde 310  $\mu$  dick. Es entfallen hiervon auf die äussere Körnerschicht 170  $\mu$ , auf die äussere reticuläre 20  $\mu$ , auf die innere Körnerschicht 30  $\mu$  und auf die Schichten, welche nach innen von dieser liegen, 90  $\mu$ . Die äussere Körnerschicht besteht aus etwa 37 Zellschichten, in denen die Zellen ziemlich dicht liegen. Dem gegenüber erscheint die innere Körnerschicht ungemein schwach entwickelt, sie besteht aus nur einer bis höchstens 4 Schichten von Zellen, und die einzelnen Schichten liegen erheblich weiter von einander entfernt als in der äussern Körnerschicht.

Der Opticus tritt etwa am hintern Augenpol an den Bulbus heran, seine Dicke beträgt in horizontaler Richtung 680  $\mu$ , in verticaler 510  $\mu$ . Er ist von einer starken Scheide umgeben, die sich gegen den Bulbus kegelförmig verdickt.

Die Linse weicht sehr stark von der Kugelform ab, ihre Axemisst 3,5 mm, ihr Durchmesser 4 mm. Die Vorderfläche ist sehr flach, ihre Höhe beträgt nur 1,2 mm, die der Hinterfläche dagegen 2,3 mm. Die Epithelgrenze ist auf der in toto gefärbten Linse weit hinter dem Aequator, 1,5 mm hinter ihm, auf der Rückseite der Linse zu erkennen.

#### 4. Erwachsenes Thier, 4—6 m lang.

Auge in Alkohol conservirt (s. Fig. EE u. FF sowie Taf. 2, Fig. 3, 4; Taf. 3, Fig. 12; Taf. 4, Fig. 18).

Der Bulbus zeigt eine stark abgeplattete Form, sein Horizontaldurchmesser beträgt 71 mm, sein Verticaldurchmesser 66 mm, die Axe ist 46 mm lang. Der Innenraum zeigt erheblich geringere Dimensionen, der horizontale Durchmesser beträgt 50 mm, der verticale

44 mm, die innere Augenaxe ist 29 mm lang. Aussen liegt die Aequatorialebene 13 mm hinter dem Cornealrande, innen beträgt der Abstand dieser beiden Ebenen nur 6,5 mm.

Der Sulcus corneae schiebt sich als ganz flacher Ring von 12—13 mm Breite zwischen Cornea und Sclera ein. Das vordere, corneale Segment des Bulbus ist stärker gewölbt als der Augengrund, sein Krümmungsradius beträgt 19,4 mm, der des Augengrundes in verticaler Richtung, wo die Krümmung am bedeutendsten ist, 21,1 mm. Der Bogen der Hornhaut beträgt  $84^{\circ}$ . Das Verhältniss des verticalen

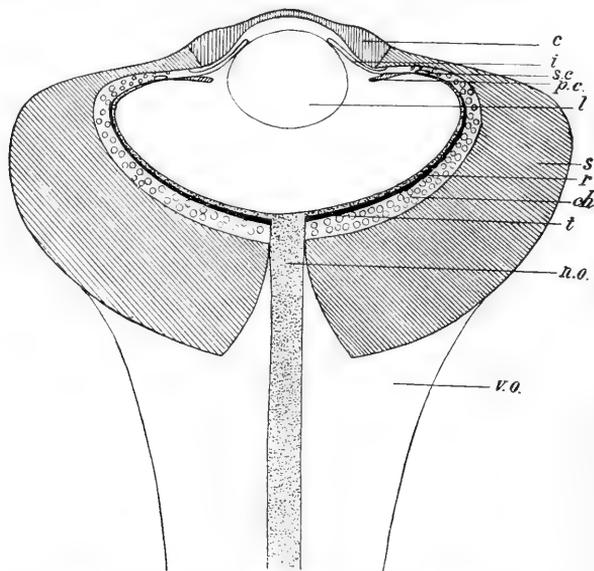


Fig. EE. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Horizontalschnitt. 1/1. Buchstaben-  
erklärung s. am Schluss.

Cornealdurchmessers zum verticalen Bulbusdurchmesser ist 1 : 3,14, in horizontaler Richtung ist das Verhältniss 1 : 2,73. Wenn man die Masse des Innenraums der Berechnung zu Grunde legt, erhält man fast genau dieselben Werthe.

Die Cornea hat einen horizontalen Durchmesser von 26 mm, einen verticalen von 21 mm, ihre Höhe beträgt 5 mm. Der Rand ist 7mal so dick wie der Scheitel, er misst 3,5 mm, der Scheitel 0,5 mm. Auch das Hornhautepithel ist am Rande mit  $60 \mu$  etwas dicker als in der Mitte, wo es  $50 \mu$  dick ist.

Das Hornhautepithel zeigt einen eigenartigen Aufbau, eine besonders kenntliche Schicht von Cylinderepithelzellen fehlt, die Zellen

sind schon in der tiefsten Schicht mehr als polygonal zu bezeichnen. Das kommt dadurch zu Stande, dass die sämtlichen Zellen umspannen sind von einer Stützsubstanz, die wahrscheinlich aus demselben Stoff besteht wie die oberflächliche verhornte Schicht der Cornea. Die Stützsubstanz dringt zwischen den tiefen Zellen bis zur *Elastica anterior* vor und verbindet sich mit ihr in der Weise, dass ihre Elemente, die auf dem Querschnitt als Fasern erscheinen, in der That also wohl Lamellen darstellen, sich plattenförmig verbreitern. Die Richtung der tiefen Zellenlagen ist senkrecht zur Fläche der Cornea, die der oberflächlichen dagegen dieser parallel, und dem entsprechend sind auch die Maschenräume der Stützsubstanz gestaltet, die gegen die Oberfläche hin immer mächtiger wird. Dadurch wird der für die Zellen übrig bleibende Raum immer enger und schwindet endlich ganz,

so dass die oberste, 10  $\mu$  dicke Schicht als völlig verhornte Schicht erscheint. Gegen den Cornealrand hin hört diese verhornte Schicht auf, doch kann nicht mit Sicherheit behauptet werden, dass sie nicht vielleicht nur abgerissen war. Die *Elastica anterior* bildet eine 20  $\mu$  dicke Membran. Die Lamellen der *Cornea propria* sind 10  $\mu$  dick und liegen ungemein fest an einander, so dass zwischen den einzelnen Lamellen kein Raum, keine Lymphspalten bleiben. Dagegen erscheint auf dem Querschnitt die ganze Cornea von einer Unmenge von Oeffnungen durchsetzt. Diese Oeffnungen, die also die Querschnitte röhrenförmiger Lymphwege darstellen, sind in der Randverdickung der Cornea rund, mit Ausnahme der Räume, die der camerale Fläche der Cornea nahe liegen. Die runden Lymphröhren sind verschieden dick, die Durchmesser schwanken zwischen 30 und 60  $\mu$ . Für die gegenseitigen Abstände lässt sich kein Mittelwerth

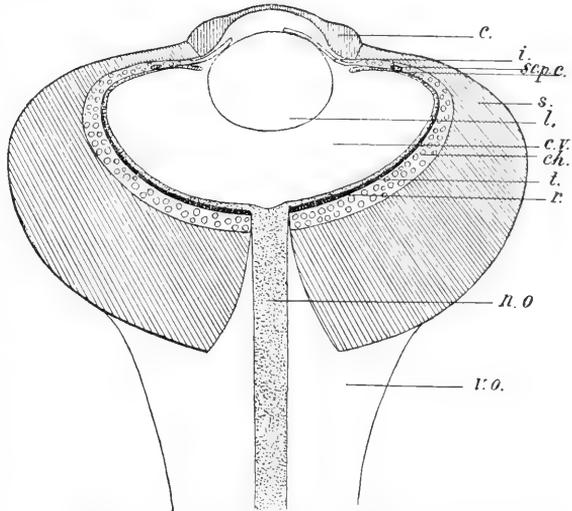


Fig. FF. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Verticalsechnitt. 1/1. Buchstabenerklärung s. am Schluss.

angeben, doch liegen sie meist recht dicht. Nahe der cameralem Cornealfäche nehmen die Räume längliche Form an, ihre Längsrichtung liegt der Fläche der Cornea parallel, je näher der Innenfläche, desto mehr nähert sich die Gestalt des Querschnitts der Spaltform. Gegen den Scheitel der Cornea hin wird die Zone der lang gestreckten Lymphröhren immer breiter, bis endlich in den centralen Partien der Hornhaut alle Räume die Spaltform zeigen. Die Dimensionen der Spalträume, die noch ziemlich nahe dem Scheitel in grosser Zahl vorhanden sind, im Scheitel selbst dagegen fast fehlen, sind sehr verschieden, so dass sich Mittelwerthe nicht angeben lassen (s. Taf. 2, Fig. 3 u. 4).

Die Sclera ist am Cornealrande dünner als die Cornea, nur 1,5 mm dick und im Sulcus corneae sogar nur 1,3 mm. Dann verdickt sie sich rasch und misst im Aequator 11,4 mm, im Augenfundus sogar 15 mm.

Die Chorioidea enthält ein sehr ausgedehntes Tapetum lucidum. Seine Farbe ist ein helles, metallisch glänzendes, weissliches Gelb. Oben ist die Chorioidea bis an die Grenze des Ciliarkörpers hin fast völlig frei von Pigment, unten dagegen reicht das Tapetum nicht so weit, es dringt nur etwa bis in den Bereich des Sulcus corneae vor und bleibt von der Linea terminalis retinae um 6 mm entfernt. Functionell kommt es aber in diesen ganz peripheren Partien nicht mehr in Betracht, denn das Aussenblatt der Retina ist im untern Bulbustheil nicht nur im Sulcus corneae, sondern auch etwa 8 mm über den Aequator nach hinten heraus, völlig braun pigmentirt, und verdeckt dergestalt das Tapetum.

Den Abfluss der Chorioidealgefässe bewirken 5 Venae vorticosae. Sie verlaufen ganz oberflächlich in der Sclera und münden im Bereich des Corpus ciliare in den Bulbusraum. Hier sind sie durch eine starke, äquatorial verlaufende Vene von elliptischem Querschnitt mit einander verbunden. Die Breite der Vene in meridionaler Richtung beträgt etwa 1,5 mm. Von den Venae vorticosae verlaufen je eine unten, nasal und temporal, oben dagegen zwei, V. superior interna und externa.

Das Stratum vasculosum der Chorioidea ist 1,7—1,8 mm dick und ist meist in zwei mehr oder weniger deutlichen Schichten angeordnet. Zu äusserst liegt eine Schicht lockeres Bindegewebe, dann folgt eine Lage kleinerer Gefässe von rundem oder ovalem Querschnitt mit 210—420  $\mu$  Durchmesser. Zu innerst liegt die Schicht der grossen Chorioidealgefässe von etwa 600  $\mu$  Durchmesser. An der Linea ter-

minalis retinae ist die Chorioidea nur noch  $300 \mu$  dick und besteht aus einer einzigen Schicht von Gefässen.

Das Tapetum ist  $0,6-0,8$  mm dick und besteht aus Fasern von  $4-6 \mu$  Dicke. Die Fasern liegen nicht fest an einander gefügt, sondern sind durch Räume getrennt, die keinen Inhalt erkennen lassen und wahrscheinlich intra vitam mit Lymphe gefüllt sind. Die Kerne der Faserzellen sind klein und unbedeutend. Die Fasern überkreuzen sich in ihrem Verlauf, man sieht auf demselben Schnitt Längs- und Querschnitte der Fasern. Die Gefässe, welche durch das Tapetum hindurchtreten, sind Capillaren von  $20-30 \mu$  Dicke, an der Innenfläche des Tapetums breiten sie sich zur Choriocapillaris aus, die  $10 \mu$  dick ist.

Die Iris ist oben  $11,6$  mm breit, unten nur  $5,4$  mm, nasal  $8,6$  mm und temporal  $8,3$  mm. Die Länge der Pupille beträgt  $11$  mm, die Breite  $5,6$  mm. Die Gestalt der Pupille ist halbmondförmig, der obere Rand springt als Operculum pupillare mit starker Convexität vor. Die Farbe der Iris ist dunkelbraun, an der Wurzel beträgt ihre Dicke  $380 \mu$ , am pupillaren Rande  $170 \mu$ .

Der Musculus sphincter iridis nimmt im pupillaren Rande fast die ganze Dicke der Iris ein. Er ist hier  $170 \mu$  dick und endet im Operculum pupillare peripher, etwa  $4,15$  mm vom Pupillarrande entfernt. Zwischen seinen Bündeln findet sich fast gar kein Pigment. Der Musculus dilatator iridis erstreckt sich durch die ganze Iris. An der Iriswurzel ist er  $30 \mu$  dick, im Verlauf der Iris steigt die Dicke manchmal auf  $40 \mu$  und sinkt manchmal auf  $20 \mu$ ; diese Dicke hat er noch nahe seinem pupillaren Ende, das etwa  $1$  mm vom Pupillarrand entfernt liegt. Die Muskelzellen des Dilators enthalten feinkörniges Pigment in grosser Menge, das Pigment liegt in den Zellen selbst, nicht zwischen ihnen.

Für die Dicke des Stratum vasculosum lässt sich kein Mittelwerth angeben, stellenweise fehlt es gänzlich, so dass hier die Muskeln nur durch eine dünne, pigmentirte Bindegewebslage von der vordern Augenkammer getrennt sind, an andern Stellen liegen starke Gefässe, in das Lumen der Vorderkammer vorspringend, an der Vorderfläche der Iris. Die Gefässchicht reicht fast ganz bis zum Pupillarrande, erst  $0,5$  mm von ihm entfernt endet sie (s. Taf. 3, Fig. 12).

Das Stroma iridis tritt in seiner Entwicklung ganz gegen die Musculatur und die Gefässe zurück. Die Pars iridica retinae ist  $20 \mu$  dick und stark pigmentirt, eine Abgrenzung der beiden Blätter von einander gelang nicht. Erwähnenswerth ist noch, dass die

Iris sich nicht direct am Cornealrande an die Sclera anheftet, sondern erst 1,5 mm hinter demselben.

Das Corpus ciliare ist 4 mm breit, in einer Breite von 3 mm von der Linea terminalis retinae an nach vorn fehlen Ciliarfortsätze, man sieht hier nur flache, meridionale Fältchen als schwache Andeutungen derselben, dann beginnen sie 1 mm von der Iriswurzel entfernt. Sie sind ungeheuer dicht mit Fältchen besetzt und 2,5 mm lang. Vom Iriswinkel aus springt ein Fortsatz von 1,5 mm Höhe in die Hinterkammer vor. Ihr gegenseitiger Abstand beträgt 0,5 mm, ihre Zahl 80.

Die Grundplatte des Corpus ciliare besteht aus grossen, dünnwandigen, meridional verlaufenden Gefässen. Stellenweise lassen diese nur für ganz wenig Bindegewebe zwischen einander Raum, an andern Stellen ist das Bindegewebe reichlicher entwickelt. Die Bindegewebszellen sind oval oder spindelförmig und enthalten reichlich feinkörniges braunes Pigment, die Kerne sind als helle Flecken zu erkennen.

Der Musculus ciliaris bildet nur einen sehr geringen Theil der Musculatur des Ciliarkörpers, er besteht nur aus ganz wenigen äquatorial verlaufenden Fasern. Ganz erheblich stärker ist der Musculus tensor chorioidea ausgebildet, seine zahlreichen meridional verlaufenden Bündel sind von sehr verschiedner Dicke, bis zu 100  $\mu$ , und liegen im ganzen Umkreise des Ciliarkörpers, zuweilen etwas dicker, zu Gruppen vereinigt, dann wieder weniger dicht.

Ausser diesen beiden Muskeln finden sich noch zwei Gruppen von Muskelementen. Das eine ist ein Muskelbündel von etwa 200  $\mu$  Länge in meridionaler Richtung und 100  $\mu$  Dicke, das an der Aussenfläche des Corpus ciliare, der Innenfläche der Sclera nahe, in äquatorialer Richtung verläuft. Es liegt, in der Richtung der Bulbusaxe gemessen, etwa 1,7 mm hinter dem Winkel, den Iris und Ciliarfortsätze bilden. Endlich sind noch Muskelzüge zu erwähnen, die in radialer Richtung verlaufen; sie ziehen von der Innenfläche der Chorioidea zu deren Aussenseite.

Der Inhalt der ungeheuer faltenreichen Ciliarfortsätze besteht fast ausschliesslich aus Gefässen; Bindegewebszellen sieht man fast gar nicht, ganz zerstreut liegt hier und da eine, die dann mit braunem, feinkörnigem Pigment erfüllt ist. Das Pigmentepithel der Ciliarfortsätze ist etwa 14  $\mu$  dick und besteht aus annähernd würfelförmigen Zellen. Das Epithel, dem Innenblatt der Retina entsprechend, ist ein einschichtiges Würfelepitel von 10—12  $\mu$  Höhe, die grossen runden Kerne haben einen Durchmesser von 6—8  $\mu$ .

Die Retina ist im Augenrunde  $410 \mu$  dick. Hiervon kommen  $40 \mu$  auf die Stäbchen, die  $2-3 \mu$  dick sind. Die äussere Körnerschicht ist  $90 \mu$  dick und besteht aus etwa 22 Schichten dicht liegender Kerne. Die Durchmesser der Kerne betragen etwa  $4 \mu$ . Die äussere reticuläre Schicht ist  $30 \mu$  dick. Die innere Körnerschicht ist  $50 \mu$  dick und besteht aus etwa 5 Schichten von Kernen, die sehr wenig dicht liegen, ihre Durchmesser betragen etwa  $6 \mu$ , sie sind also erheblich grösser als die äussern Körner. Die innere reticuläre Schicht ist  $60 \mu$  dick, auf sie folgt das Ganglion optici mit  $70 \mu$  und die Nervenfaserschicht mit gleichfalls  $70 \mu$  Dicke.

Eine Vorstellung von dem Verhältniss der Zahl der äussern und innern Körner kann man dadurch erhalten, dass man zählt, wie viele Körner auf eine Strecke von  $200 \mu$  neben einander liegen, dieser Werth zusammen mit der bekannten Anzahl der Schichten der Kerne, ermöglicht die Berechnung der Anzahl der Kerne auf 1 qmm Retina. Es ergiebt sich, dass auf 1 qmm Retina 794 000 äussere Körnerzellen entfallen und 98 000 innere Körnerzellen, so dass auf eine innere Körnerzelle 8,1 äussere kommen. Die in dieser Weise berechnete Zahl der äussern Körner übertrifft die Anzahl der Stäbchen, die auf 1 qmm stehen, sehr bedeutend. Bei einer Dicke der Stäbchen von nicht ganz  $3 \mu$  beträgt ihre Zahl auf 1 qmm etwa 150 000, also noch nicht einmal  $\frac{1}{5}$  der Zahl der äussern Körner. Mögen auch die Fehlergrenzen dieser Zahlen sehr erheblich sein, die Thatsache kann wohl mit Sicherheit festgestellt werden, dass die Zahl der äussern Körnerzellen die Zahl der Stäbchenzellen sehr erheblich übertrifft.

Der Nervus opticus hat 15 mm hinter der äussern Scleralfläche einen horizontalen Durchmesser von 4,8 mm, einen verticalen von 4,1 mm. Die Eintrittsstelle liegt am hintern Augenpol. Die Dicke der Opticusfasern ist sehr verschieden, man findet solche von  $8 \mu$  und  $20 \mu$  Durchmesser, ausserdem die verschiedensten Zwischenstufen zwischen beiden Werthen. Die grösste mögliche Zahl der Opticusfasern ergiebt sich aus der Rechnung zu 137 600, d. h. bei einer Retinafläche von 4900 qmm entfallen auf 1 qmm etwa 28 Nervenfasern. Die Gesamtzahl der Sehstäbchen in der Retina berechnet sich auf 785 Millionen, so dass auf jede Nervenfaser 5560 Stäbchen entfallen.

Die Linse hat einen Durchmesser von 16 mm, ihre Axe ist 13 mm lang. In Theilen des innern Bulbusdurchmessers beträgt der Linsendurchmesser 3,125, die Axe in Theilen der innern Bulbusaxe 2,23. Die Vorderfläche ist flacher als die Hinterfläche, ihre Höhe be-

trägt 5 mm, ihr Krümmungsradius 8,9 mm, was einem Bogen von  $128^{\circ}$  entspricht. Die Hinterfläche ist 8 mm hoch, sie bildet also genau eine Halbkugel.

Entwicklung des Auges von *Delphinapterus leucas* (PALLAS).

Die Form des Bulbus erleidet in der Entwicklung eine durchgreifende Umgestaltung. Beim jüngsten Embryo I (Länge 3,75 cm) ist die Axe noch länger als der Verticaldurchmesser, ihr Verhältniss beträgt 1 : 1,088; beim Embryo II (Länge ca. 25 cm) sind Axe und Verticaldurchmesser einander gleich, bei Embryo III ist schon eine Abplattung in der Richtung der Axe bemerkbar, das Verhältniss von Axe und Verticaldurchmesser beträgt 1 : 0,875, und beim erwachsenen Thier (IV) hat die Abplattung noch wesentlich zugenommen, das Verhältniss beträgt 1 : 0,697, wenn man die äussern Dimensionen nimmt, 1 : 0,659 bei den innern. In horizontaler Richtung ist die Abplattung noch etwas beträchtlicher, das Verhältniss von Axe und Horizontaldurchmesser stellt sich bei Embryo III auf 1 : 0,778, beim erwachsenen Thier auf 1 : 0,648 (äussere Dimensionen), resp. 1 : 0,58 (innere Maasse).

Zur allgemeinen Orientirung über das Wachstum des Bulbus diene die folgende Tabelle.

Unter 1 ist das Wachstum der Axe angegeben, als Einheit dient die Axe des Embryo I; unter 2 finden sich die Werthe für das Wachstum des Verticaldurchmessers, gleichfalls auf den Embryo I als Einheit bezogen.

	I	II	III	IV
1	1	3,1786	4,444	29,245
2	1	3,4602	5,6056	41,523

Die Axe zeigt, wie aus den Zahlen ersichtlich, ein weit geringeres Wachstum als der Verticaldurchmesser. An diesem Wachstum der Axe haben die 3 Abschnitte, aus denen sie besteht, einen äusserst ungleichen Antheil, wie die folgende Tabelle zeigt, die unter 1 die Werthe für die Höhe der Cornea, unter 2 die Höhe des prääquatorialen Segments (Sulcus corneae des erwachsenen Thieres) und unter 3 die Tiefe des Augengrundes angiebt, alle Werthe berechnet in Theilen der betreffenden Augenaxe.

	I	II	III	IV
1	1:3,361	1:5,00	1:4,667	1:9,20
2	1:3,382	1:3,333	1:2,80	1:3,538
3	1:2,458	1:2,00	1:2,33	1:1,643

Die Cornea ist beim erwachsenen Thier relativ 2,73mal niedriger als beim Embryo I. Der Sulcus corneae zeigt keine so auffallende Grössenabnahme, wenn man die Embryonen I und II mit dem erwachsenen Thier vergleicht. Auffallend erscheint die bedeutende Höhe des prääquatorialen Segments bei Embryo III, die sowohl die jüngern wie das ältere Stadium erheblich übertrifft. Eine bedeutende relative Vergrösserung erfährt der Augengrund, der Antheil, den er am Aufbau des Bulbus nimmt, wächst beständig, nur unterbrochen durch eine zeitweilige Verkleinerung, die der Embryo III erkennen lässt.

Zugleich mit der Abnahme der Höhe der Cornea findet auch eine solche des Cornealbogens statt. Bei Embryo I misst der Bogen  $156^{\circ}$ , bei II  $111^{\circ}$ , bei III im Mittel  $131^{\circ}$  und beim erwachsenen Thier nur noch  $84^{\circ}$ .

Auch der Antheil, den die Hornhaut am Aufbau des Bulbus nimmt, wird im Lauf der Entwicklung kleiner. Das Verhältniss des Corneadurchmessers zum Bulbusdurchmesser beträgt bei Embryo I 1:1,258, bei II 1:1,316, bei III beträgt es in verticaler Richtung 1:2, in horizontaler 1:1,636 und beim erwachsenen Thier in verticaler Richtung 1:3,14, in horizontaler 1:2,73.

Beim Embryo I übertrifft die Dicke des Cornealscheitels jene des Cornealrandes ganz beträchtlich, etwa um das  $2\frac{1}{2}$ fache, bei Embryo III findet sich das gleiche Verhältniss. Auffallender Weise sind bei Embryo II die beiden Dimensionen bei weitem nicht so viel von einander verschieden, doch auch hier ist der Scheitel dicker als der Rand. Ganz anders beim erwachsenen Thier, bei dem der Rand nicht weniger als 7mal so dick ist wie der Scheitel. Sehr interessant ist der Verlauf der relativen Dickenänderung der Hornhaut. Die folgende Tabelle giebt unter 1 die Dicke des Cornearandes, unter 2 die des Cornealscheitels in Theilen der Bulbusaxe.

	I	II	III	IV
1	1:18,5	1:29,4	1:70	<b>1:13,1</b>
2	1:7,4	1:19,6	1:27,4	<b>1:92,0</b>

Der Cornearand verdünnt sich danach während der ganzen embryonalen Entwicklung, bei dem grössten untersuchten Embryo ist er relativ am dünnsten. Dann aber findet eine Verdickung statt, die den

Hornhautrand eine noch grössere Dicke erreichen lässt, als sie der Embryo I zeigte. Der Hornhautscheitel zeigt dagegen eine beständige, durch keine Umkehr unterbrochene Verdünnung, er ist beim erwachsenen Thier relativ mehr als 12mal so dünn wie beim Embryo I.

Um die Dickenverhältnisse der Sclera darzustellen, betrachten wir 3 Bezirke getrennt. Die folgende Tabelle giebt unter 1 die Werthe für die Dicke des Sulcus corneae in Theilen der Bulbusaxe, unter 2 die des Aequators in Theilen des mittlern Bulbusdurchmessers und unter 3 die des Augengrundes in Theilen der Axe. Beim Embryo I ist die Sclera noch nicht vollständig angelegt, die Dicke der Anlage im Aequator beträgt 1 : 22,5 des Bulbusdurchmessers.

	II	III	IV
1	1 : 58,8	1 : 70	1 : 35,4
2	1 : 58,8		1 : 6,0
3	1 : 32,67	1 : 35	1 : 1,93

Unter den 3 Embryonen hat also der jüngste die relativ dickste Sclera, der älteste dagegen die dünnste. Dann erfolgt bis zum erwachsenen Thier eine ungeheuere Dickenzunahme, so dass der Augengrund relativ fast 17mal so dick ist wie bei Embryo II, der Aequator 9,8 mal so dick. Der Sulcus corneae zeigt dagegen nur eine geringe relative Dickenzunahme.

Die Breite der Iris kann betrachtet werden im Verhältniss zur Grösse des Bulbusdurchmessers und zum Cornealdurchmesser. Die folgende Tabelle giebt unter 1 die Irisbreite in Theilen des Cornealdurchmessers und unter 2 in Theilen des Bulbusdurchmessers. IVa giebt die Werthe für den obern, IVb für den untern Theil der Iris des erwachsenen Thieres.

	I	II	III	IVa	IVb
1	1 : 3,64	1 : 4,75	1 : 5,59	1 : 2,03	1 : 4,35
2	1 : 4,58	1 : 6,25	1 : 10	1 : 5,86	1 : 12,6

Man sieht auch hier wieder einen Unterschied zwischen der Entwicklung von Embryo I zu Embryo III einerseits, von diesem zum erwachsenen Thier andererseits. In der ersten Phase der Entwicklung nimmt die Breite der Iris relativ ab, mag man sie zum Corneal- oder Bulbusdurchmesser in Proportion setzen, in der zweiten dagegen nimmt sie wieder zu, mit Ausnahme des untern Theils der Iris im Verhältniss zum Bulbusdurchmesser, der auch in dieser Phase noch eine geringe relative Verkleinerung erfährt.

Das Corpus ciliare ist bei dem jüngsten Embryo überhaupt noch nicht als gesonderte Anlage vorhanden, bei den übrigen nimmt

seine Formentwicklung wieder den schon mehrfach erwähnten eigenartigen Verlauf, dass auf eine relative Vergrösserung in der frühen embryonalen Entwicklung eine Reduction in der weitem Entwicklung stattfindet. Jeden Falls lässt sich in Bezug auf die Höhe der Ciliarfortsätze der Nachweis dieser Entwicklung bringen. Im Verhältniss zum Bulbusdurchmesser beträgt die Höhe der Falten bei Embryo II 1 : 29,4, bei Embryo III 1 : 20,24, also erheblich mehr und nimmt dann beim erwachsenen Thier bis auf 1 : 45,66 ab. Die Länge der Ciliarfortsätze erfährt eine während der ganzen Entwicklung andauernde Verkleinerung, bei Embryo II beträgt sie 1 : 7,14 der Bulbusaxe, beim erwachsenen Thier 1 : 18,4.

#### 4. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN).

##### Embryo I.

Directe Körperlänge 15,8 cm. Genaue Maasse s. bei KÜKENTHAL: „Walthiere“ (87), p. 228, No. 26 der Tabelle. In Alkohol conservirt. Untersucht an Meridionalschnitten von 20 und 25  $\mu$  Dicke, gefärbt theils mit Pikrokarmine, theils mit Glycerinhämatoxylin nach DELA-FIELD (s. Fig. GG).

Der Verticaldurchmesser des Bulbus beträgt 5,015 mm und übertrifft damit beträchtlich die äussere Augenaxe, die 4,165 mm misst. Die Krümmung der Cornea ist stärker als die der Sclera, ihr Krümmungsradius beträgt 1,727 mm, was einer Oeffnung von  $119^{\circ}$  entspricht, während der Krümmungsradius der Sclera 1,991 mm, ihre Oeffnung  $263^{\circ}$  beträgt. Als Sulcus corneae kann man den vor dem Aequator gelegenen Theil der Sclera bezeichnen, dessen Krümmung geringer ist als die der Sclera s. str., er ist 1,36 mm breit und 0,935 mm hoch.

Die Cornea ist nicht scharf gegen die Sclera abzugrenzen, doch kann man die Wurzel der Iris als Grenze annehmen, da hier auch geringe Unterschiede in der Färbung vorhanden sind. Es beträgt dann der verticale Durchmesser der Hornhaut 2,975 mm, bei einer Höhe von 0,85 mm. Ihre dickste Stelle liegt im Scheitel, wo sie mit 340  $\mu$  Dicke doppelt so stark ist wie am Rande, der nur 170  $\mu$  misst. Umgekehrt verhält sich das Epithel der Cornea, das mit 16  $\mu$  Dicke am Rande die Mitte erheblich übertrifft, die nur 10  $\mu$  starkes Epithel trägt. Es ist durchweg einschichtig und enthält in den peripheren Theilen bis zu einer Entfernung von 300—400  $\mu$  vom Limbus corneae verstreute grössere Brocken von dunklem Pigment. Die lamel-

löse Structur der Cornea ist in den oberflächlichen Schichten nicht gut zu erkennen, in den tiefern dagegen weichen die Lamellen stärker aus einander. Ihre Dicke beträgt im Scheitel  $10 \mu$ , gegen den Rand hin werden sie dünner, auch ihre Zahl geringer, und sie gehen allmählich in die Faserzüge der Sclera über.

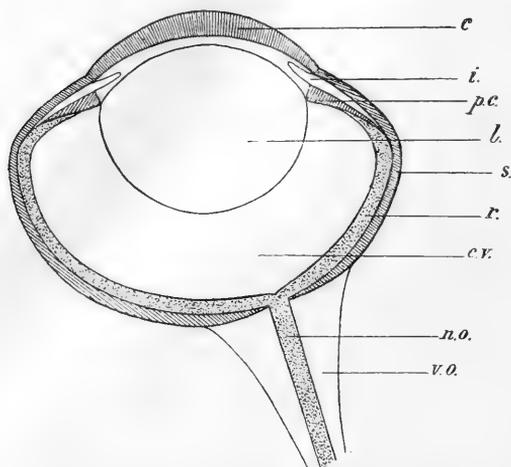


Fig. GG. *Hyperoodon rostratus* PONTOPPIDAN.  
Embryo von 15,8 cm Länge. Verticalsechnitt. 10 : 1.  
Buchstabenerklärung s. am Schluss.

hin, tritt allmählich diese Anordnung auf. Pigment fehlt in der Sclera ganz, auch am Limbus corneae.

Die Chorioidea ist noch nicht als besondere Anlage von der Sclera getrennt.

Die Iris setzt mit einem lockern, weitmaschigen Gewebe, das dem Ligamentum pectinatum entspricht, am Cornealrande an. Ihre Dicke beträgt an der Wurzel  $170 \mu$ , nahe dem pupillaren Rande  $85 \mu$ . Oben ist sie etwas breiter als unten, hier  $255 \mu$ , dort  $340 \mu$ .

Die Processus ciliares erheben sich am Iriswinkel fast senkrecht zu  $213 \mu$  Höhe, ihre Länge beträgt  $638 \mu$ . Im Querschnitt erscheinen sie etwa als rechtwinklige Dreiecke, deren vordere, der Linse zugewandte Winkel abgerundet sind. Mit diesen vordern Winkeln erreichen die Ciliarfortsätze den Linsenäquator. Die Form der Fortsätze ist plump, secundäre Falten und Fältchen fehlen völlig, sie tragen in ihrem Bau den „mechanischen Charakter“ in typischer Ausbildung zur Schau.

Die Sclera ist durchgängig dünner als die Cornea, selbst im Augengrunde, wo sie mit  $128 \mu$  das Maximum ihrer Dicke erreicht, bleibt sie noch hinter der Randdicke der Cornea zurück. Nahe dem Limbus corneae und von da bis über den Aequator hinaus ist sie nur  $85 \mu$  dick. Sie besteht aus einem Gewebe gewellter Fibrillen, die nicht deutlich in Lamellen angeordnet sind, nur stellenweise, und besonders gegen den Cornealrand

Das Aussenblatt der Pars caeca retinae ist ganz mit schwarzem Pigment erfüllt, dem Innenblatt dagegen fehlt dasselbe völlig nicht nur in der Pars ciliaris, sondern auch in der Pars iridica. Am Pupillarrande sind beide Blätter scharf gegen einander abgegrenzt. Die Dicke des Pigmentblatts beträgt auf der Rückseite der Iris 20—30  $\mu$ , in der Pars ciliaris 40  $\mu$ , das Innenblatt ist nahe dem Pupillarrande nur 10  $\mu$ , in der Pars ciliaris dagegen 40  $\mu$  dick.

Das Stratum pigmenti ist eine nur 4  $\mu$  dicke Zellschicht. Die starke Pigmentirung, durch die es in der Pars caeca ausgezeichnet ist, behält es im ganzen untern Bulbusabschnitt bei. Gegen den Augengrund wird das Pigment spärlicher und fehlt dann endlich im obern äussern Bulbustheil völlig auf eine Strecke, deren meridionale Ausdehnung 1,7 mm beträgt. Auch in dem noch übrig bleibenden obern Theil des Bulbus, 2,55 mm vom Corpus ciliare entfernt bis zu diesem hin ist das Pigment zunächst sehr spärlich, und erst 430  $\mu$  vom Corpus ciliare entfernt ist das Stratum pigmenti ebenso stark pigmentirt wie in den entsprechenden Stellen des untern Bulbustheils.

Die Dicke der Retina beträgt im Augengrunde 150  $\mu$ , an der vordern Grenze der Pars optica 60  $\mu$ . Im untern Bulbusabschnitt übersteigt die Dicke nicht 150  $\mu$ , dagegen wächst sie im obern Bulbusabschnitt auf 213  $\mu$  an und behält diese Dicke auf eine bedeutende Strecke bei, in dem Bezirk der künftigen Tapetumanlage, die sich durch die geringe oder ganz fehlende Pigmentirung des Aussenblatts der Retina bemerkbar macht. In der Retina sind nur 2 Schichten zu unterscheiden, die wohl den beiden Körnerschichten entsprechen. Die äussere Schicht misst im Augengrunde wie im untern Bulbustheil 110  $\mu$ , die innere 40  $\mu$ . Im obern Bulbustheil ist die äussere Schicht 160  $\mu$  dick, die innere 50  $\mu$ . Die Zellen der äussern Schicht liegen so dicht, dass die einzelnen Kerne nicht von einander unterschieden werden können. Die innere Schicht enthält dagegen relativ viel weniger Zellen, zwischen denen stark entwickeltes Stützgewebe liegt. Im obern Bulbustheil nehmen aber die Zellen erheblich an Zahl zu und drängen das Stützgewebe in den Hintergrund. In dieser Beziehung ist besonders eine Strecke von 0,85 mm meridionaler Ausdehnung ausgezeichnet, die im obern Bulbustheil liegt, ihre vordere Grenze ist 1,44 mm vom Corpus ciliare entfernt.

Der Nervus opticus tritt etwas oberhalb des hintern Augenpols und nach innen vom Mittelmeridian des Auges an den Bulbus heran. Seine Dicke beträgt an der Eintrittsstelle 425  $\mu$ . Die Opticus-scheide besteht aus dem Geflecht der Ciliargefässe, die durch Binde-

gewebe verbunden sind; ihre Dicke beträgt im verticalen Meridian 2,13 mm, d. h. sie umgiebt nach oben und unten den Opticus je in einer Dicke von 0,85 mm. Nach der Spitze der Orbita zu verjüngt sie sich kegelförmig. Die Sclera ist im Bereich des Ansatzes der Opticusscheide verdünnt, sie misst hier nur 43  $\mu$ .

Die Linse ist auf den Schnitten grössten Theils ausgesprungen, doch giebt die Linsenkapsel und der Glaskörper noch die Form und Grösse in ziemlich gut bestimmbaren Umrissen. Die Axe misst 2,21 mm, der Aequatorialdurchmesser 2,635 mm. In Theilen der Bulbusaxe beträgt die Linsenaxe 1 : 1,88, der Durchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers 1 : 1,9. Die Vorderfläche ist erheblich flacher als die Hinterfläche, ihre Höhe beträgt nur 0,765 mm, während die Hinterfläche 1,445 mm hoch ist. Der Krümmungsradius der Vorderfläche ist 1,519 mm, sie nimmt auf dem Krümmungskreis einen Bogen von 87° ein, bei der Hinterfläche betragen die entsprechenden Werthe 1,323 mm, also eine stärkere Krümmung, und 170° Bogenmaass. Der Abstand des vordern Linsenpols von der Innenfläche der Cornea beträgt 43  $\mu$ . Der Uebergang des Epithels in die Fasern scheint, soweit es auf einigen Schnitten festgestellt werden konnte, auf denen die Linse leidlich erhalten war, etwas hinter dem Linsenäquator, etwa 260  $\mu$  dahinter, zu erfolgen. Doch ist der Befund nicht vollständig sicher.

Das Corpus vitreum erfüllt in gutem Erhaltungszustand den ganzen Raum zwischen Linse und Retina. Seine grösste Dicke, vom hintern Linsenpol zur Innenfläche der Retina, beträgt 770  $\mu$ . An der Vordergrenze desselben sind Fasern erkennbar, die von den dem Corpus ciliare benachbarten Theilen der Retina ausgehen und zur Linsenkapsel ziehen, sie dürfen als Zonulafasern angesehen werden.

### Schutz- und Hilfsapparate.

Die Augenregion erhebt sich als Buckel 2 mm hoch über das übrige Körperniveau, der Buckel ist 10 mm lang und misst in senkrechter Richtung 7 mm. Auf der linken Seite ist er flacher, nur 1,7 mm hoch. Die Länge der rechten Lidspalte beträgt 3,4 mm, die der linken nur 3 mm. Der vordere Augenwinkel ist 12,5 mm vom Mundwinkel entfernt, die Verbindungslinie von Mundwinkel und Augenwinkel bildet mit dem horizontalen Unterrand des Kiefers einen Winkel von 25°.

Das Oberlid ist so breit, aber an der Basis erheblich dünner als das Unterlid. Die Breite, gemessen vom Fornix conjunctivae zum Lidrand, beträgt für beide 2,3 mm, die Dicke des Oberlids be-

trägt an der Basis 340  $\mu$ , am Rande 383  $\mu$ , die des Unterlids an der Basis 935  $\mu$ , am Rande 300  $\mu$ . Das Epithel ist zerstört. Im Stroma der Lider sind deutlich ausgebildet: der *Musculus orbicularis* und der *Palpebralis*, der zwischen die Bündel des *Orbicularis* ausstrahlt. Nach innen von dieser Muskelschicht enthält das Stroma einige schlauchförmige Einzeldrüsen der *Conjunctiva*. Sie sind auf der Fläche des Oberlids seltner, auf der des Unterlids reichlicher, besonders stark aber an den beiden *Fornices conjunctivae* entwickelt. Die *Conjunctiva sclerae* enthält Pigment. Die Entfernung des *Fornix conjunctivae* vom *Cornealrande* beträgt 770  $\mu$ .

Temporal liegt, vom *Musculus palpebralis* bedeckt, ein Complex wohl entwickelter tubulöser Drüsen, die in zahlreichen Ausführgängen in die *Conjunctiva* münden, sie entsprechen einer *Glandula lacrymalis* und finden ihre unmittelbare Fortsetzung in den erwähnten tubulösen Einzeldrüsen der *Conjunctiva*.

Etwas stärker als am temporalen Augenwinkel sind die Drüsen am nasalen entwickelt, wo ein grösserer Complex dem *Bulbus* aufliegt und mit zahlreichen Oeffnungen in die *Conjunctiva* mündet (*HARDER*-sche Drüse). Auch dieser Complex ist nicht von den *Conjunctivaldrüsen* getrennt.

## Embryo II.

Directe Körperlänge 55 cm. Genaue Maasse s. bei KÜKENTHAL, „*Waltherie*“ (87), p. 228, No. 27 der Tabelle. In Alkohol conservirt. Einzelne Theile geschnitten und mit *Hämatoxylin* oder *Pikrokarmin* gefärbt (s. Fig. HH).

Der *Horizontaldurchmesser* des *Bulbus* beträgt 21 mm, der *Verticaldurchmesser* 18 mm, beide übertreffen die äussere *Augenaxe*, die nur 15 mm misst, erheblich. Die Krümmung der *Cornea* ist im horizontalen und verticalen *Meridian* sehr verschieden. Im horizontalen beträgt der Krümmungsradius 11,51 mm, was einer Oeffnung von 85° entspricht; erheblich stärker ist die Krümmung im verticalen *Meridian*, wo der Radius 5,921 mm, also nur wenig mehr als die Hälfte des horizontalen Radius beträgt. Die Oeffnung der *Cornea* in verticaler Richtung beträgt 121° des Krümmungskreises. Als *Sclera s. str.* kann man nur den hinter dem *Aequator* gelegenen Theil der *Tunica fibrosa* bezeichnen, die dergestalt eine Oeffnung von 180° und einen Krümmungsradius von 11 mm besitzt. Zwischen *Cornea* und *Sclera* schiebt sich der *Sulcus corneae* ein, der sehr stark entwickelt ist, er ist im Mittel 3,1 mm breit, oben breiter als unten und 1,14 mm hoch. Gegen die *Sclera* setzt er sich in scharfem Knick,

fast im rechten Winkel ab. Entsprechend der stärkern Entwicklung des Sulcus corneae ist der Bulbus in seinem obern Theil geräumiger als in dem untern.

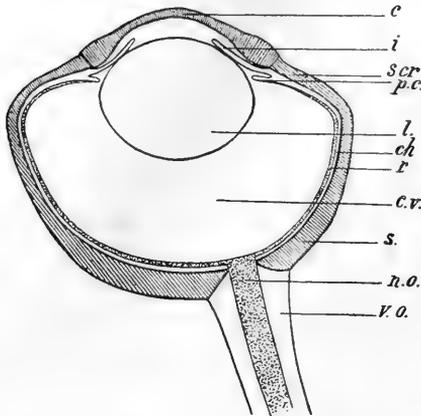


Fig. HH. *Hyperoodon rostratus* PONTOPIDAN. Embryo von 55 cm Länge. Verticalschnitt. 2,5 : 1. Buchstabenklärung s. am Schluss.

Die Cornea ist ziemlich stark gewölbt, ihre Höhe betrug am Bulbus, der durch Alkohol-injection gespannt war, etwa 2,75 mm. Ein pigmentirter Streifen von 1 mm Breite umgibt den Rand der Cornea, das Pigment gehört der Conjunctiva sclerae an. Der Horizontaldurchmesser der Cornea beträgt 15,5 mm, der Verticaldurchmesser nur 10,3 mm, die Cornea ist also sehr elliptisch. Die Randdicke beträgt 1,19 mm, die Scheiteldicke nur 0,383 mm. Der Cornealrand stellt nicht nur der Mitte der Cornea, sondern auch der Sclera gegenüber eine bedeutende Verdickung dar.

Die Sclera übertrifft die Randdicke der Cornea nur im Augen-grund, wo sie 1,2 mm dick ist, im Sulcus corneae beträgt ihre Stärke nur 0,5 mm.

Die Iris ist unten 2,6, oben 3,6 mm breit und dunkel pigmentirt. Die Pupille ist nicht oval, sondern es springt, in Folge der grössern Breite der Iris oben im Mittelmeridian, der obere Rand als flache Convexität in die Pupille vor. Die mittlere Dicke der Iris beträgt 190  $\mu$ , hiervon kommen 30  $\mu$  auf die Pars iridica retinae, die so stark pigmentirt ist, dass man nicht entscheiden kann, ob beide Retinablätter erhalten sind. Dem Epithel liegt nach vorn direct der Sphincter iridis in einer Dicke von 40  $\mu$  auf, und auf diesen folgt cameralwärts die Schicht der grossen Gefässe mit 120  $\mu$  Dicke. Der Dilatator iridis ist auf diesem Stadium noch nicht erkennbar. Die meist spindelförmigen Zellen des Irisstromas sind pigmentirt, doch ist an allen der Kern als deutlicher, runder, heller Fleck zu sehen. Unter den Gefässen ist eins besonders ausgezeichnet, es ist das grösste und wölbt sich in das Lumen der vordern Kammer vor. Es liegt oben 2,7 mm vom Iriswinkel entfernt und hat bei elliptischem Querschnitt 180  $\mu$  grössten und 120  $\mu$  kleinsten Durchmesser.

Die *Processus ciliares* sind zahlreich, wohl ebenso zahlreich wie beim erwachsenen Thier, ihre grösste Höhe ist etwa 1 mm, ihre Länge 1,2 mm.

Die Anlage des *Tapetums* ist am Aussenblatt der *Retina* zu erkennen, das in seinem Bereich kein Pigment führt. Der Augen Grund ist frei von diesem Pigment bis auf seinen untern Abschnitt, der dunkelbraun pigmentirt ist. Die Begrenzung dieses Abschnitts ist ein Dreieck, dessen Spitze im Mittelmeridian des Auges liegt und fast den hintern Augenpol erreicht. Die Basis des (sphärischen) Dreiecks bildet etwa die Grenze des *Sulcus corneae*, sie reicht nasal und temporal fast bis zur Horizontalen. Die *Retina* war nicht erhalten.

Der *Opticus* tritt im Mittelmeridian, 4 mm oberhalb des hintern Augenpols an den *Bulbus* heran.

Die *Orbita* durchzieht er in gerader Richtung und erreicht das *Foramen opticum* in 13 mm Entfernung vom hintern Augenpol. Er ist von einer starken Hülle umgeben, die aus dem Geflecht der Ciliargefässe und straffem Bindegewebe besteht. Sie verdickt sich vom *Foramen opticum* an zum *Bulbus* hin kegelförmig und ist beim Ansatz an diesen in der Horizontalen 9 mm, in der Verticalen 4,5 mm dick.

Die Linse nähert sich der Kugelform, ihr Durchmesser beträgt 8 mm, ihre Axe 6,5 mm, und die Höhen der beiden Flächen sind nicht mehr stark von einander unterschieden, die der Vorderfläche beträgt 3 mm, die der Hinterfläche 3,5 mm. Die Vorderfläche ist also noch etwas flacher als die Hinterfläche, ihr Krümmungsradius beträgt 4,167 mm, ihre Peripherie misst  $147^{\circ}$ , der Krümmungsradius der Hinterfläche ist 4,036 mm, ihre Peripherie  $164^{\circ}$  des Krümmungskreises. In Theilen der *Bulbusaxe* beträgt die Linsenaxe 1 : 2,31, der Durchmesser in Theilen des *Bulbusdurchmessers* 1 : 2,5. Auf der Vorderfläche der Linse ist die Figur sichtbar, die auch die erwachsene Linse zeigt (s. Fig. LL). Vor und hinter dem Aequator treten die Anheftungsstellen der Zonulafasern sehr deutlich als meridional verlaufende strichförmige Eindrücke von 0,7 mm Länge hervor. Der Abstand beider Reihen von Eindrücken beträgt 0,5 mm, so dass die vordere 0,25 mm vor, die hintere ebenso viel hinter dem Aequator liegt.

Die *Lidspalte* ist rechts 7 mm lang, links nur 6 mm, rechts stehen die freien *Lid*ränder 1,4 mm von einander ab, links zeigen sie keinen messbaren Abstand. Die Breite des Oberlids beträgt 10 mm, die des Unterlids 7 mm. Nasal und temporal liegt die *Commissura palpebrarum* 6 mm vom *Fornix conjunctivae* entfernt. Das Epithel ist auf der Vorderfläche des Lids  $85 \mu$  dick, am freien Lid-

rande nur 43  $\mu$ . Die Speckschicht verdünnt sich gegen den Lidrand, misst aber an ihm noch 170  $\mu$ . Auf die Speckschicht, die auch Blutgefässe enthält, folgt nach innen die Muskelschicht. Der Orbicularis hat nahe am Lidrand eine Dicke von 128  $\mu$ , er verdickt sich gegen die Basis hin, wo zwischen seine Bündel die des Palpebralis ausstrahlen. Der Raum nach innen von der Muskelschicht des Lids enthält ungemein viele und grosse Blutgefässe und gegen die Lidwurzel hin grosse Drüsen. Die weiten und zahlreichen Gefässe des Lids sind Venen, die Arterien verlaufen im Bereich der Drüsen, also nahe der Lidwurzel und sind erheblich kleiner als die Venen. Während das Lumen der grössten Vene 425  $\mu$  Durchmesser hat, misst das der grössten Arterie nur 127  $\mu$ .

Drüsen sind nicht nur im Ober- und Unterlid sowie am Fornix verbreitet, sondern finden sich auch am temporalen Augenwinkel, also an der Stelle, die der Lage der Thränen drüse entspricht. Am Fornix conjunctivae liegen zahlreiche Ausmündungen von Drüsen. Eine Zählung ergab im temporalen obern Quadranten 14 Oeffnungen, die besonders gegen den temporalen Augenwinkel hin dicht lagen. In den nasalen Quadranten war die Anzahl geringer; es liegen also jeden Falls temporal nicht weniger Drüsen als nasal.

Die Ausführgänge der Drüsen, die alle gleichartig gebaut sind, bestehen aus zweischichtigem Plattenepithel von 50  $\mu$  Dicke, beide Schichten sind gleich dick, 25  $\mu$ . Die tubulösen secernirenden Theile haben höheres Epithel. Die dem Lumen der Schläuche zugewandte Zellenschicht besteht aus Cylinderzellen von etwa 60  $\mu$  Höhe und 26  $\mu$  Breite. Die äussere Zellenschicht ist nicht mehr so vollständig und regelmässig ausgebildet, ihre Zellen haben den Charakter von Plattenzellen, die Länge beträgt 43  $\mu$ , die Höhe 34  $\mu$ .

### 3. Erwachsenes Thier, 7—8 m lang.

In Alkohol conservirt (s. Figg. JJ, KK, LL u. MM sowie Taf. 2, Fig. 5; Taf. 3, Fig. 9, 13, 14, und Taf. 4, Fig. 21, 23, 24).

Der Bulbus hat eine sehr unregelmässige Gestalt, seine Axe ist 44 mm lang, sein Horizontaldurchmesser 74 mm und sein Verticaldurchmesser 66 mm.

Der Sulcus corneae ist oben am breitesten, 12 mm breit, unten nur 9 mm. In den untersuchten Augen ist er eingesunken und setzt sich daher sehr scharf, fast unter rechtem Winkel, gegen die übrige Sclera ab, doch bleibt die Begrenzung auch dann noch deutlich, wenn man den Sulcus in die als natürlich erscheinende Lage bringt.

Die Aequatorialebene liegt 5 mm hinter der Fläche des Cornealrandes. Viel stärker als die äussern Formen lässt die Gestalt des Innenraums die bedeutende Asymmetrie des Bulbus hervortreten. Der obere Theil des Verticaldurchmessers beträgt 24 mm, der untere nur 21 mm. Der innere horizontale Durchmesser ist 48 mm lang. Die Tiefe der Sclera beträgt 26 mm, die Länge der innern Augenaxe 29 mm.

Das Volumen des von Muskel- und Drüsenanhängen gereinigten Bulbus beträgt 115 cem, für den anhängenden Stumpf des Opticus sind etwa 5 cem in Abzug zu bringen, so dass das Volumen 110 cem beträgt. Das vordere corneale Bulbussegment ist flacher als das hintere sclerale, der Krümmungsradius des erstern beträgt im Mittel 26,37 mm, der des letztern 23,09 mm. Uebrigens sind die Krüm-

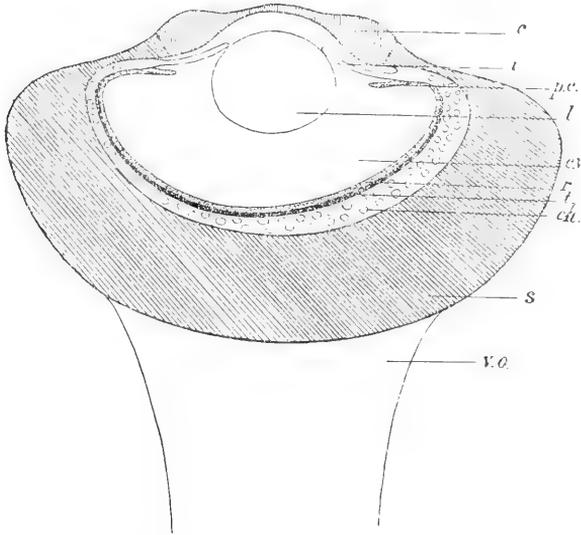


Fig. JJ. *Hyperoodon rostratus* PONTOPPIDAN. Horizontalschnitt. 1/1. Buchstaben-erklärung s. am Schluss.

mungsradien der Cornea in horizontaler und verticaler Richtung sehr von einander verschieden, in dieser beträgt er 20,75, ist also etwas stärker gewölbt als der Augengrund, in jener dagegen 32 mm. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleradurchmesser beträgt 1:2,387 in horizontaler Richtung, in verticaler 1:2,694. Der Corneabogen misst vertical  $73^{\circ}$ , horizontal  $59^{\circ}$ .

Die Cornea zeigt sehr eigenartige Dickenverhältnisse, ihr Rand ist mächtig verdickt gegenüber dem Scheitel, der nur 1 mm dick ist,

er ist am dicksten nasal im horizontalen Meridian, nämlich 5 mm dick. Oben beträgt die Dicke 4 mm, unten und aussen 3 mm. Die Höhe der Cornea beträgt etwa 4 mm. Der Horizontaldurchmesser der ovalen

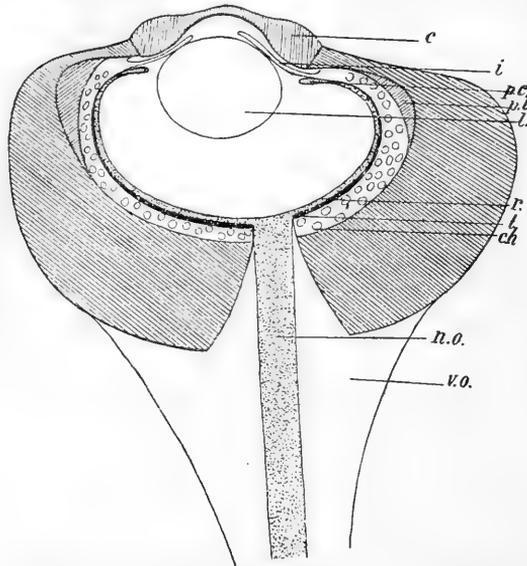


Fig. KK. *Hyperoodon rostratus* PONTOPPIDAN. Verticalsechnitt. 1/1. *p.l.* perichorioider Lymphraum. Weitere Buchstabenerklärung s. am Schluss.

Cornea beträgt 31 mm, der Verticaldurchmesser 24,5 mm. Das Hornhautepithel ist im Scheitel 80  $\mu$  dick, am Rande 200  $\mu$ . Es ist möglich, dass die oberflächlichste Lage des Stratum corneum sich abgelöst hat, wenigstens besteht die jetzt oberflächlichste Schicht schon aus unverhornten Zellen. Die tiefste Schicht besteht aus Cylinderzellen von etwa 30  $\mu$  Höhe bei 10  $\mu$  Breite, sie enthalten sehr grosse, ovale Kerne von 16  $\mu$  Länge und 8  $\mu$  Breite. Auf sie folgen nach aussen 1 oder 2 Schichten polygonaler Zellen; die Breite dieser Zone beträgt 20  $\mu$ . Die weiter nach aussen liegenden etwa 3 Zellschichten, die zusammen 30  $\mu$  dick sind, bestehen aus spindelförmigen Zellen, deren Längsaxe der Fläche der Cornea parallel steht. Wie man sieht, fehlt nicht nur eine eigentlich verhornte Schicht, sondern auch die Zone der halb verhornten Zellen. Statt dessen aber werden die ganzen Zellen, sowohl die tiefen Cylinderzellen wie die oberflächlichen Spindelzellen, umgeben von einem vollkommenen Maschenwerk von Stützsubstanz. Dieselbe färbt sich mit Pikrokarmine gelb, scheint also der Hornsubstanz der Cornea ähnlich zu sein. Von der *Elastica anterior*, die als 16  $\mu$  dicke homogene Schicht die Grundlage für das Epithel

abgiebt, beginnen die einzelnen Stränge des Hornnetzes mit kegelförmigen Verbreiterungen von etwa  $4 \mu$  Breite, die Dicke der Stränge, die nun zwischen den Cylinderzellen emporsteigen, beträgt  $2-3 \mu$ . Je weiter nach aussen, desto dicker wird die Hülle der Stützsubstanz, die jede einzelne Zelle umgiebt, die Dicke beträgt  $4-5 \mu$ , und da die Grösse der Zellen immer mehr abnimmt, überwiegt die Masse der Stützsubstanz in den äussern Schichten erheblich.

Von Interesse ist der Uebergang des Cornealepithels in die *Conjunctiva sclerae*. Die Verdickung des Hornhautepithels nach dem Rande zu beruht zum geringen Theil darauf, dass die tiefe Schicht der Cylinderzellen höher wird, sie ist am Rande  $40 \mu$  hoch, die Breite der Zellen beträgt  $9 \mu$ , die langen ovalen Kerne sind  $20 \mu$  lang und  $6 \mu$  breit. Eine kleine Gestaltveränderung und Verkleinerung erfahren die Zellen dadurch, dass die kegelförmigen Basaltheile der Stützsubstanz sehr bedeutend an Breite und Höhe zunehmen, sie sind  $8 \mu$  breit und  $10 \mu$  hoch. Den grössten Antheil an der Verdickung des Epithels nehmen aber die polygonalen Zellen, die in  $10-11$  Schichten über einander liegen. Beim Uebergang in die *Conjunctiva* ändert sich das Bild, das  $200 \mu$  dicke Hornhautepithel geht rasch in die nur  $70 \mu$  dicke *Conjunctiva* über, die Schicht der tiefen Cylinderzellen nimmt auf  $20 \mu$  Dicke ab und enthält reichlich schwarzes Pigment, die verhornte Stützsubstanz zwischen den Zellen verliert sich, und dafür tritt ein  $34 \mu$  dickes *Stratum corneum* auf, in dem die Stellen, an denen Zellen gelegen haben, noch durch kleine Anhäufungen von Pigment erkennbar sind.

Die *Cornea propria* besteht aus  $4-6$ , zum Theil  $10 \mu$  dicken Lamellen, die mit ihren wellenförmigen Oberflächen fest an einander liegen. Der Querschnitt bietet ein sehr eigenartiges Bild; in ihrer ganzen Breite, besonders aber gegen die vordere Kammer hin, zeigt die *Cornea* eine Fülle ovaler Querschnitte grosser Lymphräume, zum Theil auch, besonders zahlreich nahe der Hinterfläche, Längsschnitte solcher Räume, die als Lymphräume noch kenntlich sind durch Lymphgerinnsel, die sich in ihnen finden. Die Querschnitte sind sehr verschieden gross, neben einer grossen Anzahl solcher von  $30-40 \mu$  Breite und  $20-26 \mu$  Dicke finden sich in etwas geringerer Anzahl Räume von  $130 \mu$  Breite bei  $80 \mu$  Dicke. Die Cornealamellen weichen zum Theil bei der Bildung der Lymphräume aus einander, zum Theil enden sie an ihnen. In den Lymphräumen erkennt man häufig sehr deutlich die fixen Hornhautzellen, flache, im Querschnitt spindelförmige

Zellen. Die *Elastica posterior* ist als feine,  $4 \mu$  dicke Membran vorhanden. Das Endothel der vordern Kammer ist nicht erhalten.

Die *Sclera* ist im *Sulcus corneae* bei weitem am dünnsten, oben und unten ist sie 1,5 mm dick, innen und aussen sogar nur 1 mm. Ungeheuer verschieden ist die Dicke der *Sclera* im Aequator, oben ist sie bei weitem am bedeutendsten, 12,1 mm, dagegen unten nur 4,4 mm. Nasal beträgt sie 9 mm und temporal 11,4 mm. Die grösste Dicke aber erreicht die *Sclera* an der Grenze des Ansatzes der *Opticus*-scheide, wo sie 14,4 mm dick ist; gegen den hintern Augenpol hin, an dem der *Opticus* eintritt, verdünnt sie sich wieder und ist hier nur 11,6 mm dick.

Die *Chorioidea* lässt sich leicht von der *Sclera* abheben, nur an der Iriswurzel hängt sie fest mit ihr zusammen. Eine ganz ungewöhnliche Ausbildung zeigt der *perichorioide* Lymphraum, unmittelbar hinter der Iriswurzel beträgt seine Dicke 2 mm, er ist ganz mit Lymphgerinnseln ausgefüllt, die die grossen, einzelnen, anscheinend durch elastische Lamellen getrennten Lymphräume völlig erfüllen. Die Dicke von 2 mm hat er oben, nasal und temporal, unten dagegen ist er sogar 3,2 mm dick (s. Fig. KK *p. l.*). Diese Anschwellung reicht von dem Mittelmeridian des Auges aus je 18 mm weit nach der temporalen und nasalen Seite. Nach hinten erstreckt sich der stark erweiterte Raum oben, nasal und temporal bis 7 mm hinter die Grenze des *Sulcus corneae*, d. h. 12 mm hinter die Iriswurzel. Unten dagegen reicht er noch erheblich weiter nach hinten, bis 14 mm über die Grenze des *Sulcus corneae* hinaus, d. h. 20 mm hinter die Iriswurzel (an der Innenseite der *Sclera* gemessen).

Den Abfluss der *Chorioidealgefässe* bilden 4 *Venae vorticosae*. Diese Gefässe entspringen am Iriswinkel und ziehen von da aus durch die *Sclera* unmittelbar unter der Oberfläche in meridionaler Richtung nach hinten. In der Horizontalen haben die Räume der *Sclera*, in denen sie verlaufen, dreieckigen Querschnitt. Die Basis des gleichschenkligen Dreiecks liegt nach aussen, die Spitze nach innen. Oben und unten dagegen nehmen sehr flach elliptische Räume, deren grösste Breite parallel der Oberfläche der *Sclera* liegt, die ableitenden Gefässe auf.

Das *Tapetum lucidum* erfüllt den ganzen Augengrund, fast überall bis zum *Sulcus corneae*, stellenweise auch auf diesen übergreifend. Die Farbe ist ein helles metallisch glänzendes Gelb. Auf der Innenfläche ist es von einem zarten, pigmentirten Häutchen überzogen, dem *Stratum pigmenti retinae*. Die Pigmentirung ist

verschieden stark. An den meisten Stellen nimmt man sie als einen leichten, gelbbraunlichen Ton wahr. Dagegen finden sich auch Flecken, die intensiv braun pigmentirt sind und so das darunter liegende Tapetum völlig verdecken. Solche Flecken finden sich zerstreut, besonders im untern Theil des Bulbus. Hier ist eine ziemlich grosse Fläche ganz braun pigmentirt. Ihre Grenze liegt 30 mm von der *Linea terminalis retinae* entfernt, sie erstreckt sich nasal und temporal etwa gleich weit von der Mittellinie aus. Die Gesamtausdehnung in äquatorialer Richtung beträgt 33 mm. An den Stellen, an denen das Pigmentblatt abgerissen ist, sieht man das Tapetum ganz mit kleinen, nadelstichartigen Einsenkungen bedeckt, den Durchtrittsstellen der Gefässe.

Nach unten reicht das Tapetum in dem pigmentirten Bezirk nicht einmal ganz bis zum *Sulcus corneae*, in dessen ganzem Bereich einfache Chorioidea liegt.

Im obern Bulbustheil reicht es bis zum *Sulcus corneae* und ist fast völlig frei von pigmentirten Flecken.

Chorioidea ohne Tapetum findet sich nur in den ganz peripheren Theilen des Bulbus. Sie besteht im Wesentlichen aus einer einzigen Schicht grosser Gefässe, die von Bindegewebe umgeben sind, dessen meist spindelförmige Zellen reichlich dunkles Pigment führen, die Kerne sind als helle Flecken sichtbar. Die Gesamtdicke der Chorioidea beträgt hier 320  $\mu$ , davon entfallen 300  $\mu$  auf die *Lamina vasculosa*. Nach innen folgt auf die *Lamina vasculosa* die *Choriocapillaris*, die 10  $\mu$  dick ist, sie ist bedeckt von dem ebenfalls 10  $\mu$  dicken *Stratum pigmenti retinae*, das hier körniges, braunes Pigment führt, doch sind die Zellen nicht völlig damit erfüllt, nur der innerste Theil führt das Pigment, der äussere, der *Choriocapillaris* zugewandte ist frei davon und in ihm liegt auch der runde Kern.

Schon in den ganz peripheren Theilen schiebt sich zwischen die *Lamina vasculosa* und die *Choriocapillaris* eine dünne Lage welliger Fasern ein. In der Peripherie ist sie nur 50  $\mu$  dick, nimmt aber rasch an Dicke zu und bildet das *Tapetum lucidum*. Im Bereich des Tapetums zeigt der Bau der Chorioidea einige Abweichungen von dem der peripheren Partien, die zunächst in der Dicke bestehen. Während im Aequator unten die einfache dünne Chorioidea liegt, ist die Tapetum enthaltende Aderhaut im Aequator nasal 1,4 mm dick, temporal 2 mm, am dicksten aber oben, wo sie auf 3,1 mm anwächst. Im untern Bulbustheil kommt die Verdickung wesentlich durch die Einschiebung

des Tapetums zwischen Lamina vasculosa und Choriocapillaris zu Stande, die Gefässchicht selbst verdickt sich kaum. Das Tapetum (s. Taf. 3, Fig. 9) ist eine  $510 \mu$  dicke Schicht und besteht aus stark gewellten Fasern. In jeder Faser ist bei Hämatoxylinfärbung deutlich der Kern zu erkennen, der bei Pikrokarminfärbung nicht hervortritt. Man findet auf demselben Schnitt sowohl Längs- wie Querschnitte der Fasern, so dass diese also ein Netz bilden müssen. Eine Anordnung in Schichten ist nicht vorhanden, die Fasern kreuzen sich auch in radialer Richtung vielfach. Das Tapetum wird durchbohrt von Gefässen, die theils senkrecht, theils schräg von der Lamina vasculosa ausgehen und sich an der Innenseite des Tapetums als Choriocapillaris ausbreiten. Diese Gefässe sind durchweg Capillaren, sie sind  $30 \mu$  dick. Auf ihrem Verlauf innerhalb des Tapetums geben sie keinerlei Seitenäste ab. Das Aussenblatt der Retina besteht aus niedrigen, plattenförmigen Zellen, die kein Pigment führen. Ihre kleinen, runden Kerne liegen im Centrum der Zellen.

Von der bedeutenden Verdickung, die die Chorioidea im obern Bulbustheil erfährt, entfällt nur ein kleiner Theil auf das Tapetum, das hier  $850 \mu$  dick ist. Der hauptsächlichste Antheil dagegen kommt auf die Lamina vasculosa, die aus 2—3 Schichten grosser Gefässe besteht. Auch die Anzahl der Gefässe, die das Tapetum durchbohren, ist hier im obern Theil des Bulbus viel grösser als im untern. Das Bindegewebe, in das die Gefässe eingebettet sind, hat in den innern, dem Tapetum zugewandten Theilen der Chorioidea fibrillären Bau, die Fasern sind aber viel weniger zahlreich und bilden ein viel weitmaschigeres Netz als im Tapetum, so dass sie sehr gut von ihm abgegrenzt werden können, wenn auch ein qualitativer Unterschied nicht besteht (s. Taf. 3, Fig. 9).

Die Choriocapillaris und das Aussenblatt der Retina sind wie im obern Bulbustheil gebaut.

Die Iris ist oben 11 mm breit, unten nur 9,6 mm und ebenso breit nasal; temporal beträgt die Breite 10,6 mm.

Die Gestalt der Pupille ist bohnenförmig, ihr horizontaler Durchmesser ist 11 mm lang, der verticale 6,2 mm. Die bohnenförmige Figur kommt dadurch zu Stande, dass der Oberrand der Pupille convex in sie vorspringt und so ein Operculum pupillare bildet. Die Basis dieses Operculums, das die Form eines Kreissegments hat, ist 9 mm lang, die Breite beträgt 1 mm.

Die Iris ist dunkelbraun und zeigt auf ihrer Vorderfläche unregelmässige, geschlängelte Erhabenheiten, die nahe dem pupillaren

Rande fehlen; hier ist die Vorderfläche der Iris, wie die ganze Hinterfläche glatt. Der Pupillarrand ist gegen die übrige Iris abgelenkt. Die Breite dieser Partie beträgt oben, wo das ganze Operculum pupillare zu ihr gehört, 6 mm, unten 3 mm, nasal 2 mm, temporal nur 1 mm. Der so begrenzte Irisrand besteht, wie die mikroskopische Untersuchung ergibt, fast ausschliesslich aus Musculatur, die also oben und unten viel stärker entwickelt ist als nasal und temporal. Die Dicke der Iris beträgt an der Wurzel 300  $\mu$ , am Pupillarrande 110  $\mu$ .

Die sämmtlichen Gefässe der Iris sind vor die Vorderfläche, in die vordere Kammer hinein verlegt, sie ziehen, stellenweise gar nicht einmal mit dem Irisstroma verwachsen, in geschlängeltem Lauf dahin. Ihr Querschnitt ist meist oval und misst bei 170  $\mu$  Breite etwa 85  $\mu$  in der Dicke, sie sind von mehreren Lagen stark pigmentirter Bindegewebszellen umgeben. Das Stroma, vor dessen Vorderfläche sie liegen, ist im Verlauf der Iris nur 80  $\mu$  dick.

Der Sphincter iridis ist nahe dem Pupillarrande 106  $\mu$  dick, an der Vorder- und Hinterfläche je von einer dünnen Schicht pigmentirter Zellen bedeckt, bildet er hier ganz allein die Iris, Gefässe fehlen. Etwas dicker ist die Musculatur im Operculum pupillare; hier ist der Sphincter nahe dem Rande etwa 240  $\mu$  dick.

Die periphere Grenze des Sphincters wurde bereits oben angegeben, sie fällt zusammen mit der Grenzlinie, welche den glatten pupillaren vom peripheren Theil der Iris trennt.

Der Dilatator iridis liegt als Schicht von durchschnittlich 20  $\mu$  Dicke der Hinterfläche der Iris an. Seine Fasern enthalten braunes Pigment in feinen Körnchen. Im Operculum pupillare ist er etwa 26  $\mu$  dick und nimmt gegen die Peripherie auf 40  $\mu$  zu. Sein peripheres Ende findet der Dilatator erst an der Iriswurzel.

Trotz der grossen Unterschiede in der Dicke, die den Sphincter so sehr viel voluminöser erscheinen lassen als den Dilatator, ergibt eine einfache Rechnung, dass das Volumen beider fast ganz gleich ist, wenn man die Mittelwerthe für die ganze Iris nimmt. Anders allerdings stellt sich das Verhältniss, wenn man für die obere und untere Irishälfte die Rechnung getrennt ausführt, die Dimensionen beider Abschnitte sind zu ungleich als dass ein Mittelwerth aus beiden etwas anderes als eine abstracte rechnerische Grösse darstellen könnte. Für die obere Hälfte, also für das Operculum pupillare, ergibt nun die Rechnung, dass der Dilatator hier ein bei weitem geringeres Volumen hat als der Sphincter, es verhält sich zu dem Volumen des Sphincters

wie 1:2,3. Unten dagegen ist umgekehrt der Dilatator stärker als der Sphincter, das Verhältniss beträgt hier 1:0,723, das Volumen des Sphincters beträgt also noch nicht  $\frac{3}{4}$  von dem des Dilatators. Eine Erklärung dieses auffallenden Unterschiedes wird weiter unten versucht werden.

Die Breite des Corpus ciliare von der Iriswurzel bis zur Linea terminalis retinae beträgt 3,5 mm. Die Ciliarfortsätze beginnen etwa 1 mm vor der Linea terminalis entfernt als ganz flache, glatte meridionale Fältchen und behalten diesen Habitus bis nahe an die Iriswurzel hin bei. Hier tritt plötzlich eine durchgreifende Aenderung im Bau der Fortsätze auf, es erheben sich, der Hinterfläche der Iris auf etwa 1 mm angewachsen, die Fortsätze zu einer Höhe von 3 mm, wovon 2 mm frei in das Lumen der hintern Augenkammer hineinragen. Die Breite des einzelnen Ciliarfortsatzes beträgt 0,7 mm, sie sind mit ungeheuer zahlreichen, stark gewundenen Fältchen besetzt. Die Anzahl der flachen, glatten meridionalen Fältchen im Ciliargürtel entspricht nicht der Anzahl der freien Ciliarfortsätze. Von diesen zählt man etwa 100, während die Zahl der kleinen Fältchen etwa 260 beträgt; die Zählung ist nicht genau, sie wird häufig erschwert durch kleine secundäre Fältchen, die sich zwischen die grössern einschieben, und von denen man oft nicht weiss, ob man sie mitzählen soll oder nicht.

Eine Ora serrata ist nicht vorhanden, die Retina wird durch eine glatte Linea terminalis gegen das Corpus ciliare begrenzt.

Im Augenrunde ist die Retina  $340 \mu$  dick. Es wurden Stücke aus dem obern und untern Bulbusabschnitt untersucht, die keine feststellbaren Abweichungen von einander zeigten. Die Schicht der Sehstäbchen ist nur  $24 \mu$  dick, die einzelnen Stäbchen sind noch recht gut zu erkennen, wenn sie auch schon Zerfall in Reihen von Tröpfchen zeigen. Zapfen wurden nicht gefunden. Die Dicke der Stäbchen beträgt etwa  $3 \mu$ . Die Stäbchen stehen sehr dicht. Berechnet man ihre Gesamtzahl auf die Fläche der Retina, die  $5000 \text{ qmm}$  beträgt, so erhält man 557 Millionen. Die äussere Körnerschicht ist  $160 \mu$  dick und besteht aus 31—32 Schichten von Kernen. Die Kerne sind rund und zeigen deutliche Kernkörperchen, ihr Durchmesser beträgt  $5 \mu$ . Die äussere reticuläre Schicht ist  $30 \mu$  dick. Die innere Körnerschicht ist  $30 \mu$  dick und besteht aus 4—5 Schichten von runden Kernen, die etwas grösser sind als die Kerne der äussern Körnerschicht, ihr Durchmesser beträgt etwa  $6 \mu$ , sie enthalten deutliche Kernkörperchen. Die innere reticuläre Schicht ist  $60 \mu$  dick, es liegen

in ihr einige wenige zerstreute Kerne, die den MÜLLER'schen Stützfaseru angehören. Das Ganglion nervi optici ist 50  $\mu$  dick, es besteht nur aus wenigen, weit von einander entfernt liegenden grossen Ganglienzellen. Zwischen diesen liegen die Kerne der Stützfaseru in grösserer Anzahl, die Radialfasern selbst bilden ein weites Gitterwerk, die innere Begrenzung der Retina bildet eine feine Membrana limitans interna. Die Höhe der Ganglienzellen beträgt 30—40  $\mu$ , ihre Breite (in der Fläche der Retina gemessen) 20—30  $\mu$ . Die ovalen Kerne sind bei 10  $\mu$  Länge 8  $\mu$  breit und enthalten mehrere, bis zu 6 Nucleolen.

Die Retina zeigt feine, von der Papilla oder hier besser Excavatio nervi optici ausgehende radiäre Gefässe, die noch in der Nähe des Aequators deutlich zu erkennen sind und deren gegenseitiger Abstand etwa 1,3 mm beträgt, sie liegen in den äussern Partien des Ganglion optici und an der innern Grenze der innern reticulären Schicht.

Gegen die Linea terminalis retinae hin verschwinden zunächst die Ganglienzellen des Ganglion optici. Ihre Schicht wird dann nur noch von einem Gitterwerk der MÜLLER'schen Stützfaseru gebildet. Dann verwischt sich auch die Grenze zwischen innern und äussern Körnern und die Stäbchenschicht nimmt an Höhe ab. Der Abfall der Dicke der Retina an der Linea terminalis ist ein sehr plötzlicher, noch unmittelbar hinter ihr ist die Retina 100  $\mu$  dick, dann geht sie in das nur 40  $\mu$  hohe Epithel der Pars ciliaris retinae über.

Der Opticus tritt nicht im Augengrunde, sondern 6 mm über der Horizontalen im Mittelmeridian des Auges an den Bulbus.

Der Durchmesser beträgt in der Horizontalen 6 mm, in der Verticalen 4,8 mm. Der Querschnitt, welcher zur Untersuchung gelangte, lag 29 mm von der Papilla optici entfernt. Der Opticus wird durch starke bindegewebige Septa in mehr oder weniger grosse Abschnitte getheilt, die meist annähernd keilförmig und mit ihren Spitzen gegen die Mitte des Opticus gerichtet sind. Innerhalb dieser grössern Abschnitte, deren man 7—12 zählen kann, sind die Opticusfasern von dünnen, bindegewebigen Scheiden umgeben, die ein Maschenwerk von fast runden oder polygonalen Maschen bilden. In jeder Masche liegt eine von ihrem Neurilemma umgebene Opticusfaser, deren Dicke 4 bis 6  $\mu$  beträgt. Die Rechnung ergibt als Zahl für die Opticusfasern 77 000. Die Fläche der Retina beträgt 5000 qmm, so dass auf 1 qmm 15,4 Opticusfasern im Durchschnitt entfallen. Auf jede Opticusfaser

kommen also, wenn man die oben angegebene Zahl für die Stäbchen annimmt, nicht weniger als 7200 Stäbchen.

Es wurde ein Versuch gemacht, zahlenmässig festzustellen, wie viel der verschiedenen Netzhautelemente auf 1 qmm Retina liegen.

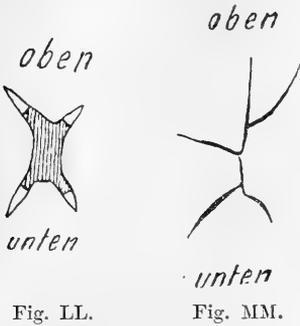
Für die Stäbchen ergibt die Rechnung 143 000. Die äussern Körner wurden nur mit 30 Schichten Zellen in Anschlag gebracht, in jeder derselben liegen, wie gezählt wurde, auf 200  $\mu$  immer 35 Zellen, das ergibt auf 1 qmm Retina 918 700 äussere Körner. Die innern Körner bilden 4 Schichten und auf je 200  $\mu$  kommen in jeder Schicht 30 Zellen, das ergibt auf 1 qmm 90 000 innere Körner.

Die Zahl der äussern Körnerzellen übertrifft also die der Stäbchen um mehr als das 6fache, eine Differenz, die weit ausserhalb der möglichen Fehler liegt.

Die Opticusscheide hat 35 mm vom hintern Augenpol entfernt, wo sie abgeschnitten ist, schon eine erhebliche Stärke, sie misst hier in horizontaler Richtung 26,5, in verticaler 12,3 mm. Der Opticus liegt nicht in der Mitte der Scheide, sondern viel mehr temporal. Seine Ränder sind 14 bzw. 6 mm vom nasalen bzw. temporalen Rande der Scheide entfernt. Der Querschnitt zeigt, dass die Scheide aussen aus einer starken bindegewebigen Hülle besteht, innen aus einer grossen Menge von Gefässen, dem Geflecht der Ciliargefässe, die durch Bindegewebe von einander getrennt sind. Nach innen folgt wieder eine Bindegewebsmembran, die dann erst den Opticus mit seiner Dura-scheide umschliesst. Gegen den Bulbus nimmt die Scheide beträchtlich an Umfang zu. Die eben beschriebenen Dimensionen behält sie bis zu einer Entfernung von 25 mm vom hintern Augenpol bei, von da an verbreitert sie sich kegelförmig, und die elliptische Fläche, mit der sie dem Bulbus aufsitzt, hat einen horizontalen Durchmesser von 54 mm, einen verticalen von 35 mm. Der Plexus der Ciliargefässe dringt aber nicht auf dieser ganzen Fläche ein, sondern nur auf einem kleinen Theil. Zunächst in einem kreisförmigen Bezirk, in dem der Opticus liegt, dieser Bezirk hat 20 mm Durchmesser. Ferner liegen genau nasal und temporal vom Opticus, nasal 12, temporal 8 mm von ihm entfernt, zwei ovale Stellen, an denen der Plexus in die Sclera eindringt, allerdings nur sehr wenig tief, es ist nur jederseits eine napfförmige Vertiefung, die die Gefässe ausfüllen.

Die Axe der Linse beträgt 13,5 mm, ihr Aequatorialdurchmesser 16 mm. Vorder- und Hinterfläche sind sehr verschieden gestaltet. Die Höhe der Vorderfläche beträgt 5 mm, ihr Krümmungsradius 8,9 mm, ihr Bogen 128°, sie ist also ziemlich flach und jeden Falls

viel flacher als die Hinterfläche, die eine Halbkugel vom Radius 8,5 mm darstellt. Die Linsensterne treten sehr deutlich hervor, sie sind sehr verschieden gestaltet, wie Fig. LL u. MM zeigen.



Die Linsenkapsel ist eine 24  $\mu$  dicke homogene Membran. Auf Totalfärbungen mit Boraxkarmin (nach RABL) sieht man deutlich die Epithelgrenze. Sie liegt sehr erheblich hinter dem Aequator, doch nicht überall gleich weit, 2,5—3 mm hinter demselben.

Fig. LL. *Hyperoodon rostratus* PONTOPPIDAN  
Vorderer Linsenstern. 2/1.  
Fig. MM. Hinterer Linsenstern. 2/1.

### Entwicklung des Auges von *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN).

Der Bulbus ist bei Embryo I und II viel kugliger als beim erwachsenen Thier (III), bei dem er in der Richtung der Axe abgeplattet erscheint. Bei Embryo I beträgt des Verhältniss des Verticaldurchmessers zur Axe 1:1,2 und ebenso viel bei Embryo II, beim ausgewachsenen Thier dagegen steigt es auf 1:1,5.

Zur allgemeinen Orientirung über die Grössenzunahme des Bulbus mögen folgende Zahlen dienen: Setzt man die Bulbusaxe des Embryo I gleich 1, so beträgt die des Embryo II 3,6 und die von III 10,56. Der Verticaldurchmesser ist etwas stärker gewachsen, bei Embryo I zu 1 angenommen beträgt er bei II 3,589, also fast ebenso viel wie die Axe, bei III aber 13,16, also hier nicht unerheblich mehr als die Axe.

Die Bulbusaxe setzt sich aus drei Abschnitten zusammen, die in sehr verschiedener Weise an der Vergrößerung des Bulbus Theil nehmen. Die folgende Tabelle giebt unter 1 die Veränderungen, welche die Höhe der Cornea erleidet; 2 enthält die Werthe für die Höhe des Sulcus corneae und 3 jene für den Augengrund. Alle Werthe sind in Theilen der ganzen Bulbusaxe ausgedrückt.

	1	2	3
Embryo I	1:4,9	1:4,45	1:1,75
Embryo II	1:5,45	1:5,0	1:1,62
III	1:11,0	1:8,8	1:1,257

Es ist hieraus ersichtlich, dass die Höhe der Cornea ganz wesentlich abnimmt, beim erwachsenen Thier beträgt ihre relative Höhe nicht mehr die Hälfte von der Höhe beim Embryo I. Auch der Sulcus corneae wird im Lauf der Entwicklung flacher, auch er ist beim erwachsenen Thier nur etwa halb so hoch wie bei Embryo I. Embryo II stellt sowohl was die Höhe der Cornea als die des Sulcus corneae anlangt, ein Zwischenstadium vor. Ganz anders verhält sich der Augengrund, seine Tiefe nimmt mehr und mehr zu, bei III beträgt sie das 1,39fache dessen bei Embryo I.

Der Abnahme der Höhe der Cornea geht eine Verkleinerung ihres Bogens parallel. Während er bei den Embryonen in verticaler Richtung etwa  $120^\circ$  beträgt, misst er beim erwachsenen Thier nur  $73^\circ$ . In horizontaler Richtung ist er noch geringer, beim Embryo II  $85^\circ$ , bei III nur  $59^\circ$ .

Auch der Antheil, den die Cornea am Aufbau des Bulbus nimmt, wird im Laufe der Entwicklung kleiner. Das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Scleradurchmesser beträgt bei Embryo I in verticaler Richtung 1 : 1,685, bei Embryo II 1 : 1,747 und bei III 1 : 2,694; in horizontaler Richtung ist die Reduction nicht so erheblich, bei Embryo II beträgt das Verhältniss 1 : 1,355, bei III 1 : 2,387.

Beim jüngsten Embryo ist der Krümmungsradius der Cornea kürzer als der der Sclera, die Cornea ist stärker gewölbt, bei Embryo II ist der horizontale Krümmungshalbmesser der Hornhaut gleich dem der Sclera, in verticaler Richtung ist die Cornea noch etwas stärker gewölbt als die Sclera, und dieses Verhältniss bleibt (im verticalen Meridian) auch beim erwachsenen Thier bestehen, dagegen ist im horizontalen bei III die Cornea viel flacher als die Sclera.

Die Dickenverhältnisse der Cornea erleiden im Lauf der Entwicklung bedeutende Veränderungen. Beim Embryo I ist der Scheitel die dickste Stelle der Cornea, er ist doppelt so dick wie der Rand. Dieses Verhältniss ändert sich schon bei Embryo II. Hier übertrifft die Randdicke die Dicke des Scheitels um das 3,1fache, und noch erheblicher ist das Verhältniss bei III, wo die Randdicke das 3—5fache, im Mittel etwa das 3,8fache der Scheiteldicke beträgt. Durch diese Zahlen erhalten wir aber noch kein Bild von dem Dickenwachstum der Cornea im Verhältniss zum ganzen Auge. Um dieses darzustellen, drücken wir alle Dickenmaasse in Theilen der entsprechenden Bulbusaxen aus. Die folgende Tabelle enthält unter 1 die Randdicke der Cornea, unter 2 ihre Scheiteldicke.

Stadium	1	2
I	1 : 24,5	1 : 12,25
II	1 : 12,6	1 : 39,16
III	1 : 11,6	1 : 44,0

Es ist hieraus ersichtlich, dass der Scheitel bei Embryo I am relativ dicksten ist und bei III nicht einmal mehr ein Drittel der ursprünglichen relativen Dicke aufweist. Die Dicke des Randes nimmt von Embryo I auf Embryo II fast um das Doppelte zu, dann steigt sie nicht mehr erheblich. Der grosse Unterschied zwischen Rand- und Scheiteldicke beim erwachsenen Thier kommt viel mehr durch eine Verdünnung des Corneascheitels als durch eine Verdickung des Randes zu Stande. Der Rand wird etwa halb so dünn angelegt, wie er beim erwachsenen Thier ist, der Scheitel dagegen 3mal so dick wie beim Erwachsenen.

Um die Dickenverhältnisse der Sclera übersichtlich darzustellen, drücken wir ihre Dicke in Theilen der entsprechenden Bulbusaxen aus und betrachten drei Bezirke getrennt: den Sulcus corneae (1 der Tabelle), den Aequator (2 der Tabelle) und den Augengrund (3 der Tabelle).

Stadium	1	2	3
I	1 : 49,0	1 : 49,0	1 : 32,5
II	1 : 30,0	1 : 30,0	1 : 12,5
III	1 : 35,2	1 : 4,78 <sup>1)</sup>	1 : 3,05

Betrachtet man gleichzeitig noch die vorige Tabelle, so ergibt sich, dass beim Embryo I die Sclera durchgängig dünner ist als die Cornea. Bei Embryo II sind die Randdicke der Cornea und die grösste Dicke der Sclera einander etwa gleich. Beim erwachsenen Thier ist von der Sclera nur noch der Sulcus corneae dünner als die Randpartie der Cornea.

Mächtig wächst die Sclera im Augengrunde, hier ist sie bei III nicht weniger als 10,6mal so dick wie bei I. Im Aequator ist das Dickenwachsthum sehr ungleichmässig nach den verschiedenen Richtungen hin, am stärksten nach oben, hier ist die Sclera beim Erwachsenen 1 : 3,64 der Augenaxe, was einem Dickenwachsthum von 13,5 entspricht, also noch beträchtlich mehr als der Augengrund. Die dünnste Stelle des Aequators liegt nach unten (und innen), wo die Dicke nur 1 : 10 der Bulbusaxe beträgt, das Wachsthum also nur 4,9.

1) Diese Zahl giebt nur einen Mittelwerth (s. u.).

Während Aequator und Augengrund in der ganzen Entwicklung eine fortdauernde Verdickung erfahren, zeigt der Sulcus corneae ein anderes Verhalten, er erreicht seine grösste relative Dicke bei Embryo II, von da an verdünnt er sich wieder.

Die Iris ist auf allen Entwicklungsstadien oben viel breiter als unten, bei II sieht man die bohnenförmige Gestalt der Pupille, die durch die Ausbildung des Operculum pupillare hervorgerufen wird, schon sehr deutlich. Die relative Breite der Iris nimmt sehr bedeutend zu, sie ist beim erwachsenen Thier etwa 4mal so bedeutend als bei Embryo I. Dagegen nimmt die Dicke relativ sehr erheblich ab, sie beträgt beim erwachsenen Thier an der Wurzel nur  $\frac{1}{6}$  der relativen Dicke bei Embryo I. Ueber diese Verhältnisse unterrichtet die folgende Tabelle, in der unter 1 die Breite der Iris oben, unter 2 die Breite unten gegeben sind, beide ausgedrückt in Theilen des verticalen Cornealdurchmessers; 3 giebt die Dicke der Iriswurzel, 4 die des Pupillarrandes in Theilen der entsprechenden Bulbusaxen.

Stadium	1	2	3	4
I	1 : 8,75	1 : 11,67	1 : 24,5	1 : 49
II	1 : 2,86	1 : 4,0	1 : 78,94 <sup>1)</sup>	
III	1 : 2,23	1 : 2,55	1 : 146,67	1 : 400

Wir sahen vorher, dass die Cornea eine relative Verkleinerung im Lauf der Entwicklung erleidet, es liegt also die Annahme nahe, dass es nicht so sehr ein stärkeres Wachstum der Iris als vielmehr die Verkleinerung der Cornea sei, durch die nur ein starkes Breitenwachstum der Iris vorgetäuscht würde. Das ist aber nicht der Fall. Die folgende Tabelle giebt unter 1 das Wachstum des verticalen Bulbusdurchmessers, unter 2 das des verticalen Cornealdurchmessers, unter 3 das Wachstum der Iris oben und unter 4 dasselbe unten, alle bezogen auf Embryo I als Einheit.

Stadium	1	2	3	4
I	1,0	1,0	1,0	1,0
II	3,589	3,462	10,6	10,19
III	13,16	8,235	32,35	37,64

Man ersieht hieraus ohne weiteres, dass die Cornea hinter dem Wachstum des verticalen Bulbusdurchmessers zurückbleibt, die Iris aber dasselbe ganz bedeutend übertrifft.

Der Sphincter iridis ist bei Embryo II schon in einer Dicke

1) Mittlere Dicke der Iris.

von 40  $\mu$  angelegt, ein Dilatator dagegen noch nicht zu erkennen. Beim erwachsenen Thier ist der Sphincter 2,55mal so dick wie bei II. Diese Dickenzunahme entspricht ungefähr dem Wachsthum der Bulbusaxe, das von II auf III 2,93 beträgt. Dagegen geht, wie auf der vorigen Tabelle ersichtlich (3 und 4), die Dicke der Iris ungemein zurück. Wir sehen also, dass es wesentlich das Stroma iridis ist, das im Lauf der Entwicklung reducirt wird, die Gefässe sind auch beim Erwachsenen gut ausgebildet, und die Muskeln erfahren keine Reduction, sie bilden ja beim erwachsenen Thier einen breiten Ring um die Pupille fast ganz allein.

Sehr interessant ist der Verlauf der Entwicklung beim Corpus ciliare. Die folgende Tabelle giebt unter

- 1 das Verhältniss der Breite des Corpus ciliare zur Axe des Bulbus, unter
- 2 das Verhältniss der Höhe der Ciliarfortsätze zum Verticaldurchmesser des Bulbus.

Stadium	1	2
I	1 : 6,53	1 : 23,54
II	1 : 12,5	1 : 18
III	1 : 12,6	1 : 22

Man ersieht hieraus, dass die Breite des Ciliarkörpers andauernd abnimmt, sie beträgt beim Erwachsenen nur etwa die Hälfte der Breite beim Embryo I. Anders die Höhe der Ciliarfortsätze. Sie nimmt von Embryo I zu II relativ nicht unbeträchtlich zu. Trotzdem wird das Verhältniss zur Linse schon bei II ein anderes. Bei I erreichten die vordern Ecken der Ciliarfortsätze den Linsenäquator, bei II könnte höchstens noch in der Verticalen eine Berührung stattfinden (was nicht sicher zu beobachten war), in der Horizontalen aber erreichen sie die Linse nicht mehr, trotz ihrer Vergrößerung. Von nun an findet wieder eine Reduction der Processus statt, so dass ihre relative Höhe beim erwachsenen Thier etwa ebenso viel beträgt wie beim Embryo I (etwas mehr).

Am Stratum pigmenti retinae ist die Erscheinung zu constatiren, dass die Reduction des Pigments, das bei I noch in reichlicher Menge vorhanden ist, von einem bestimmten Bezirk beginnt, der oben und aussen im Bulbus liegt. Bei II ist nur noch im untern Bulbustheil ein grösserer Bezirk pigmenthaltig, der in geringerer Ausdehnung auch beim erwachsenen Thier bestehen bleibt.

Die relative Dicke des Innenblatts der Retina nimmt sehr beträchtlich ab, bei I beträgt sie 1:23,8 der Bulbusaxe, bei III 1:129. Der auffallende Unterschied in der Entwicklung des obern und untern Theils der Retina, den man bei Embryo I findet, verschwindet beim erwachsenen Thier.

Die Stelle an der der Nervus opticus an den Bulbus herantritt, wandert in der Entwicklung. Bei I tritt er nasal von der Medianebene des Auges und von oben an den Bulbus. Bei II ist er in die Medianebene gerückt, seine Eintrittsstelle liegt aber noch erheblich über dem hintern Augenpol, 1:4,5 des Bulbusdurchmessers. Beim erwachsenen Thier ist er zwar auch noch etwas über der Horizontalen, doch beträgt der Abstand nur 1:11 des verticalen Bulbusdurchmessers. Die mächtige Opticusscheide, die das Geflecht der Ciliargefäße enthält, ist schon bei I sehr stark entwickelt, ihre grösste Dicke verhält sich zum Bulbusdurchmesser wie 1:2,35, bei II wie 1:2 und bei III hat sie so an Dicke zugenommen, dass das Verhältniss 1:1,22 beträgt.

Die Linse verkleinert sich relativ im Lauf der Entwicklung, doch ist die Grössenabnahme nicht erheblich. Die Zahlen wurden für die Dimensionen des Bulbusinnenraums berechnet. Unter

1 der Tabelle ist die Linsenaxe in Theilen der Bulbusaxe, unter 2 der Durchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers angegeben.

Stadium	1	2
I	1:1,88	1:1,9
II	1:2,08	1:2,44
III	1:2,148	1:3,0

Die Epithelgrenze der Linse liegt schon bei Embryo I auf der Hinterfläche der Linse wie auch beim erwachsenen Thier.

### 5. Vergleichung der Denticetenaugen.

Die relative Grösse der Augen ist unter den Zahnwalen recht verschieden. Nimmt man als Maass für dieselbe das Verhältniss des mittlern Bulbusdurchmessers zur directen Körperlänge des Thieres, so beträgt dieses für

<i>Phocaena communis</i>	1: 48
<i>Delphinapterus leucas</i>	1: 87
<i>Hyperoodon rostratus</i>	1: 101

Sehr viel grösser sind relativ die Augen der Embryonen, wie die folgende Zusammenstellung zeigt:

	Länge	
<i>Delphinus sp.</i>	8,9 cm	1 : 22
<i>Phocaena communis</i>	} 12,7 „	1 : 32
<i>Delphinapterus leucas</i>	25,0 „	1 : 50
<i>Hyperoodon rostratus</i>	} 15,8 „	1 : 32

In der Gestalt des Bulbus zeigt *Phocaena* keine starke Abweichung von der Kugelform, recht erheblich ist dieselbe aber bei den andern Formen, wie die folgenden Proportionen lehren, die das Verhältniss der Axe zum mittlern Durchmesser geben. Dasselbe beträgt für

<i>Phocaena</i>	1 : 1,182
<i>Delphinapterus</i>	1 : 1,489
<i>Hyperoodon</i>	1 : 1,591

Sehr charakteristisch sind die Unterschiede, die die einzelnen Theile der Bulbusaxe zeigen. Die Höhe der Cornea wird bei den grossen Formen im Vergleich zu *Phocaena* verringert, und ebenso, ja sogar noch erheblich stärker, die des Sulcus corneae. Dagegen wächst der Antheil, den der Augengrund am Aufbau des Bulbus nimmt. Die folgende Tabelle giebt unter

- 1 die Höhe der Cornea, unter
- 2 die des Sulcus corneae und unter
- 3 die des Augengrundes, alle ausgedrückt in Theilen der innern Axe.

	1	2	3
<i>Phocaena</i>	1 : 6,0	1 : 2,66	1 : 2,19
<i>Delphinapterus</i>	1 : 6,44	1 : 4,46	1 : 1,61
<i>Hyperoodon</i>	1 : 9,67	1 : 5,8	1 : 1,38

Die Sclera ist bei den Zahnwalen im Bereich des Sulcus corneae bei weitem am dünnsten, im Aequator ist ihre Dicke schon sehr erheblich und nimmt dann gegen die Opticusscheide hin noch mehr zu. Auffallend ist bei *Hyperoodon* der grosse Unterschied der Dicke der Sclera im obern und untern Bulbustheil, oben ist sie beinahe dreimal so dick wie unten. Die folgende Tabelle giebt unter

- 1 die Dicke im Sulcus corneae, unter
- 2 die im Aequator und unter
- 3 die im Augengrunde.

Alle Werthe sind in Theilen der äussern Augenaxe ausgedrückt.

Bei *Hyperoodon* ist unter 2 mit o die Dicke im obern, mit u die im untern Bulbusabschnitt bezeichnet.

	1	2	3
<i>Phocaena</i>	1 : 55	1 : 11	1 : 7,85
<i>Delphinapterus</i>	1 : 35,4	1 : 4	1 : 3
<i>Hyperoodon</i>	1 : 35,2	o 1 : 3,6 u 1 : 10	1 : 3

Wie man sieht, ist die Sclera bei *Phocaena* relativ am dünnsten, bei den beiden andern (grossen) Formen fast gleich dick.

Dass die Höhe der Cornea nur gering ist, wurde schon erwähnt, auch der Antheil, den sie am Aufbau des Bulbus nimmt, ist bei den grossen Formen ziemlich gering, am grössten noch bei *Phocaena*. Sehr bedeutend ist durchgängig die Dicke der Hornhaut, und typisch tritt eine erhebliche Verdickung des Randes gegenüber dem Corneascheitel zu Tage. Diese Randverdickung ist relativ am bedeutendsten bei *Delphinapterus*, sie beträgt hier etwa das Siebenfache der Scheiteldicke.

Ueber die Grössenverhältnisse der Cornea mag die folgende Tabelle die nötigen Daten geben. Unter

- 1 ist das Verhältniss des Corneal- zum Scleradurchmesser in verticaler Richtung gegeben, unter
- 2 derselbe Werth für den horizontalen Meridian,
- 3 enthält den Werth für die Dicke des Cornearandes und
- 4 für den Corneascheitel, beide ausgedrückt in Theilen der Bulbusaxe.

	1	2	3	4
<i>Phocaena</i>	1 : 1,85	1 : 1,67	1 : 10,5	1 : 36,7
<i>Delphinapterus</i>	1 : 3,14	1 : 2,73	1 : 92	1 : 13,1
<i>Hyperoodon</i>	1 : 2,69	1 : 2,39	1 : 44	1 : 10

Die Chorioidea ist ungemein stark entwickelt, am wenigsten noch bei *Phocaena*, bei der sie relativ nur  $\frac{1}{4}$  der Dicke hat, die *Hyperoodon* aufweist. Die Tabelle giebt unter

- 1 die Dicke der ganzen Chorioidea, unter
- 2 die Dicke des Tapetum lucidum, beide ausgedrückt in Theilen der ganzen Bulbusaxe.

	1	2
<i>Phocaena</i>	1 : 69	1 : 157
<i>Delphinapterus</i>	1 : 19	1 : 61
<i>Hyperoodon</i>	1 : 14	1 : 86

Auch das Tapetum zeigt grosse Schwankungen in seiner relativen Dicke, es ist bei *Delphinapterus* mehr als doppelt so dick wie bei *Phocaena*. Die Gefässe, welche das Tapetum durchbohren, sind durchweg Capillaren von sehr beträchtlicher Dicke, bei *Phocaena* 20—25  $\mu$  dick, bei den grossen Formen etwa 30  $\mu$ .

Als äusserst charakteristisch für die Ordnung kann die Form der Pupille bezeichnet werden, die stets bohnenförmig ist, indem der obere Rand der Iris mit starker Convexität in sie hineinragt. Diesen Theil der Iris kann man als Operculum pupillare bezeichnen, er besteht fast ausschliesslich aus Muskeln.

Am Aufbau der Iris nimmt die Musculatur einen sehr bedeutenden Antheil, der Sphincter pupillae ist wesentlich auf einen ziemlich breiten, die Pupille umgebenden Ring beschränkt, während der Dilator die ganze Iris bis zum ciliaren Rande durchzieht. Die Gefässe sind dem sehr dünnen Stroma iridis vorgelagert und ragen oft mit freien Schlingen in die vordere Kammer hinein.

Die Ciliarfortsätze sind in allen Zahnwalaugen schwach entwickelt, am stärksten bei *Phocaena*, am schwächsten bei *Hyperoodon*, was man aus der folgenden Zusammenstellung ersieht, in der unter 1 die Länge der Ciliarfortsätze in Theilen der innern Augenaxe, unter 2 ihre Höhe in Theilen des innern Bulbusdurchmessers angegeben ist.

	1	2
<i>Phocaena</i>	1:10	1:15
<i>Hyperoodon</i>	1:11	1:23
<i>Delphinapterus</i>	1:12	1:31

Die Retina bietet recht erhebliche Verschiedenheiten bei den Zahnwalen, schon was einfach die relative Dicke anlangt. In Theilen der innern Augenaxe beträgt diese bei *Phocaena* 1:96, bei *Hyperoodon* 1:85, bei *Delphinapterus* ist sie am bedeutendsten und beträgt 1:70. Auch die Länge der Stäbchen ist grossen Schwankungen unterworfen: während sie bei *Phocaena* 20  $\mu$ , bei *Hyperoodon* 24  $\mu$  beträgt, hat *Delphinapterus* Sehstäbchen von 40  $\mu$  Länge.

Alle Zahnwale zeigen in scharf ausgeprägter Weise das Ueberwiegen der Anzahl der äussern Körnerzellen über die Anzahl der Stäbchen auf die gleiche Fläche der Retina. Bei *Phocaena* liegen auf 1 qmm etwa 7mal soviel äussere Körnerzellen wie Sehstäbchen, bei *Delphinapterus* etwa 5mal soviel und bei *Hyperoodon* 6mal so viel.

Die Anzahl der Fasern des Nervus opticus, die auf 1 qmm Retina entfallen, ist bei *Phocaena* und *Delphinapterus* mit 29 bezw.

28 fast doppelt so gross wie bei *Hyperoodon*, bei dem nur 15 Fasern auf 1 qmm entfallen.

Die Linse ist im Verhältniss zur Grösse des ganzen Bulbus ziemlich gleich gross in allen Zahnwalaugen. Das Verhältniss der Axe zur innern Augenaxe schwankt zwischen 1:2,15 (*Hyperoodon*) und 1:2,33 (*Phocaena*), das des Durchmessers zum innern Bulbusdurchmesser zwischen 1:2,62 (*Phocaena*) und 1:3,125 (*Delphinapterus*).

Im Verhältniss zur Grösse der Cornea sind die Linsen von *Phocaena* und *Hyperoodon* fast gleich gross, *Delphinapterus* dagegen hat bei dieser Art der Berechnung eine nicht unbeträchtliche grössere Linse.

### A n h a n g.

#### Ein neues Sinnesorgan im Auge der Denticeten.

Es muss hier die Beschreibung eines höchst eigenthümlichen Sinnesorgans folgen, das sich bei Denticeten innerhalb des Auges findet. Die Beschreibung bezieht sich auf *Hyperoodon rostratus*.

Etwa 1,7 mm hinter dem Iriswinkel findet es sich im untern Theil des Bulbus. Es liegt nicht genau im verticalen Meridian, aber doch in unmittelbarer Nähe desselben. Leider kann ich nicht sicher angeben, ob es nasal oder temporal von der Mittelebene liegt, da das Präparat, in welchem es enthalten war, nur zum Zweck der Untersuchung des Corpus ciliare dem Bulbus entnommen war und deshalb nicht genau die Stelle notirt wurde, von der es herstammte.

Der perichorioide Lymphraum ist im untern Theil des Bulbus, wie schon oben beschrieben wurde, mächtig erweitert. Das Sinnesorgan liegt nun nicht in dem geräumigsten Abschnitt des Lymphraums, sondern an seiner vordern Grenze. Die Iriswurzel setzt in einer Breite von 1,7 mm an die Sclera an, und direct hinter diesem Ansatz liegt das Organ. Es liegt zwischen der Lamina vasculosa chorioideae, der bindegewebigen Iriswurzel und den Lamellen des perichorioiden Lymphraums, die viele Lymphgerinnsel zwischen sich enthalten (s. Taf. 4, Fig. 23). Ueber die Form des ganzen Organs lässt sich schwer etwas aussagen. Auf Querschnitten (meridionalen Schnitten) erscheint es wie ein zusammengefaltetes Blatt (s. Taf. 4, Fig. 23).

Eine nähere Untersuchung lehrt, dass dieses Blatt doppelt ist, ganz wie die Retina, und dass die äussere Schicht aus nur einer einzigen Lage sehr dünner, platter Zellen besteht, ähnlich wie das Aussen-

blatt der Retina, während die innere Schicht eine starke Ausbildung erfahren hat, ganz wie die Pars optica retinae.

Es scheint, dass sich die Gestalt des Organs noch am besten mit einer lang gestreckten Gastrula vergleichen lässt, die Bezeichnung „becherförmig“, wie man sie für die secundäre Augenblase braucht, ist nicht zugänglich wegen der flachen und lang gestreckten Form des Organs. Den Vergleich mit der Gastrula rechtfertigt, wie unten gezeigt werden wird, auch die Entwicklungsgeschichte.

Was nun den Bau des nervösen Theils betrifft, so lassen sich die einzelnen Schichten desselben mit den Schichten der Retina homologiren. Man muss hierbei von den nervösen Endapparaten, dem Sinnesepithel, ausgehen.

Die Richtung aller Elemente in dem neuen Organ ist umgekehrt wie die im Auge, das Sinnesepithel ist in ihm nach innen gerichtet, bei der Retina nach aussen. Die Ganglienzellschicht, welche den Stäbchen zunächst liegt, entspricht der äussern Körnerschicht, die weiter nach aussen gelegene Ganglienschicht dagegen der innern Körnerschicht der Retina.

Die Bezeichnungen „äussere“ und „innere“ Körnerschicht entsprechen also im neuen Sinnesorgan nicht den topographischen Verhältnissen, trotzdem glaube ich, sie wegen der offenbaren Homologie mit der Retina beibehalten zu sollen.

Die Gesamtdicke der nervösen Schicht des „Innenblatts“, beträgt 110—120  $\mu$ . Hiervon entfallen auf die Schicht des Sinnesepithels etwa 40  $\mu$ . Die einzelnen Elemente sind sehr gut erhalten, während, wie oben beschrieben, die Stäbchen der Retina aus demselben Auge in Tröpfchen zerfallen waren. Man muss hieraus wohl den Schluss ziehen, dass die Stäbchen des neuen Sinnesorgans aus weniger labilen chemischen Stoffen bestehen als die der Retina, was für die Beurtheilung ihrer Function von Bedeutung ist. Auf das Sinnesepithel folgt die Schicht der „äussern“ Körnerzellen. Sie besteht aus 4—5 über einander liegenden Reihen von Kernen und hat eine Dicke von etwa 25  $\mu$ . Die Kerne sind rund und haben einen Durchmesser von 5—6  $\mu$ , sie liegen sehr dicht, und sowohl die Schichten über einander wie auch die Zellen senkrecht zur Flächenausdehnung treten sehr deutlich hervor (s. Taf. 4, Fig. 24).

Eine dünne „äussere“ reticuläre Schicht trennt die „äussere“ von der „innern“ Körnerschicht. Diese letztere stellt keine fortlaufende Zellschicht dar, sie besteht nur aus einer Lage Zellen, die oft durch grössere Zwischenräume unterbrochen ist.

Die Dicke der äussern reticulären Schicht beträgt etwa  $10 \mu$ , der Durchmesser der runden Kerne der innern Körnerschicht  $6-8 \mu$ .

Auf die innere Körnerschicht folgt die innere granulirte Schicht von  $20-30 \mu$  Dicke.

Weitere Schichten sind nicht vorhanden, ein Homologon des Ganglion nervi optici fehlt vollständig.

Das „Aussenblatt“ des Sinnesorgans ist stellenweise als eine Schicht platter Zellen zu erkennen. Die eine Umschlagsstelle des Innenblatts in das Aussenblatt ist als solche zu erkennen, nicht aber die andere, die etwas zerrissen ist.

Besondere Erwähnung verdient noch das Sinnesepithel, da seine Elemente eine Form zeigen, die durchaus von der der Netzhautstäbchen abweicht. Leider waren die Schnitte viel zu dick, um erschöpfende Untersuchungen dieser feinen Elemente zu gestatten, so dass die Beobachtungen sehr lückenhaft sind. Es lässt sich nicht einmal mit Sicherheit entscheiden, ob alle Elemente gleichmässig gebaut sind oder ob zwei verschiedene Typen vorkommen.

Sicher ist Folgendes: Von der Grenzschicht des Sinnesepithels gegen die äussere Körnerschicht (ob eine Membrana limitans vorhanden ist, bleibt ungewiss) erheben sich stäbchenförmige Gebilde von  $3,33 \mu$  Breite sehr dicht gedrängt zu  $10-12 \mu$  Höhe. Am entgegengesetzten Rande des Sinnesepithels, also nach dem Innenraum des Organs zu, sieht man in verschiedener Höhe eine grosse Anzahl „Endknöpfchen“. Ihr Durchmesser beträgt  $6 \mu$ , gegen den proximalen Theil des Sinnesepithels sind sie tropfenförmig ausgezogen, und diese Ausläufer gehen in je einen dünnen Faden über.

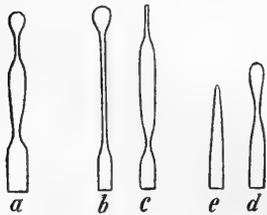


Fig. NN. *Hyperoodon rostratus* PONTOPPIDAN. Elemente der Sinnesschicht des neuen Sinnesorgans der Denticetes. Schema.  $500 : 1$ . Buchstabenerklärung im Text.

Zwischen den stäbchenförmigen Basalstücken und den tropfenförmigen Endknöpfchen sieht man spindelförmige Gebilde von  $16 \mu$  Länge und etwa  $2 \mu$  Breite, die proximal wie distal in dünne Fäden auslaufen. Nur in distaler Richtung zeigen diese Fäden öfters eine Länge von einigen  $\mu$ , in proximaler dagegen erscheinen sie nur als kurze Spitzen.

In welcher Weise diese drei Theile: stäbchenförmige Basalstücke, spindelförmige Mittelstücke und tropfen- oder birnförmige Endstücke

sich verbinden, war nirgends mit voller Sicherheit zu sehen. Enthält das Sinnesepithel nur eine Sorte von Endelementen, so kann ihre Form wohl nur die sein, wie sie Fig. NN in *a* zeigt; sind dagegen zwei verschiedene Elemente vorhanden, so sind Formen wie sie *b* und *c* zeigen, möglich. Nach den Umschlagsstellen hin nimmt die Sinneschicht an Höhe ab, sie ist dort nur 28—30  $\mu$  hoch. Die spindelförmigen Mittelstücke sind hier nicht zu erkennen, auch sind die Endknöpfchen nicht in so dünne Fäden ausgezogen wie im Fundus des Organs. Handelt es sich hier nur um einen Typus von Endorganen, muss er die Form *d* (Fig. NN) haben, sind dagegen zwei Typen vorhanden, so würde noch die Form *e* (Fig. NN) hinzukommen.

Berechnet man die Zahl der Ganglienzellen, welche in der „äussern“ Körnerschicht auf 1 qmm Fläche liegen würden, so ergiebt sich ihre Zahl zu etwas über 100000, während sich die Zahl der Endelemente auf dieselbe Fläche zu 91000 berechnet, also fast dieselbe Zahl, die Differenz liegt innerhalb der Fehlergrenzen der Rechnung. Während also in der Retina von *Hyperoodon* die Zahl der äussern Körnerzellen jene der Stäbchen um das Mehrfache übertrifft, sind die beiden Werthe in dem neuen Organ einander annähernd gleich.

Auf den untersuchten Schnitten war das Organ nicht vollständig vorhanden, und es gelang auch nicht, den fehlenden Theil aufzufinden. Dieser Theil aber hätte Aufschluss über die Art der Innervation gegeben. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese nicht vom Opticus aus erfolgt, es spricht hierfür schon das Fehlen des Ganglion nervi optici in dem neuen Organ. Vielleicht erfolgt die Innervation durch Ciliarnerven.

Es mag dahingestellt bleiben, ob dieser eine Befund hinreicht, um den Nachweis zu erbringen, dass thatsächlich ein neues Sinnesorgan bei den Denticeten vorhanden ist, bei *Phocaena* und *Delphinapterus* habe ich dasselbe bei erwachsenen Thieren bis jetzt noch nicht gefunden, was aber bei der Kleinheit des Objects kein Wunder ist, zumal da ich keine Zeit fand, die ganzen, ziemlich bedeutenden Strecken der Bulbi, in denen das Organ gesucht werden kann, in Serien zu zerlegen, auf denen es dann sicher gefunden werden müsste.

Zum Glück kann ein anderer Beweis dafür erbracht werden, dass es sich hier nicht um eine „zufällige“ oder pathologische Bildung handelt, sondern dass ein bisher unbekanntes normales Gebilde vorliegt: der Nachweis durch die Entwicklungsgeschichte.

Bei allen 4 Weisswal-Embryonen, von 20—30 cm Länge, die ich untersuchte, konnte mehr oder weniger vollständig die Anlage

des neuen Organs nachgewiesen werden. Das Bild, welches am klarsten die Verhältnisse zeigt, ist etwas schematisirt in der Fig. OO wiedergegeben.

Die Sclera zeigt im untern nasalen Theil des Bulbus eine Vorwölbung, von innen betrachtet einen „Recessus sclerae“, der dicht hinter dem Cornealrande beginnt und in meridionaler Richtung etwas über 1,1 mm nach hinten reicht. Im Bereich dieser Ausbuchtung ist die Sclera dünner als in der Umgebung. Sie misst nur  $68 \mu$ , während sie im Uebrigen im prääquatorialen Segment des Bulbus  $85 \mu$ , im Augenfundus sogar  $153 \mu$  dick ist.

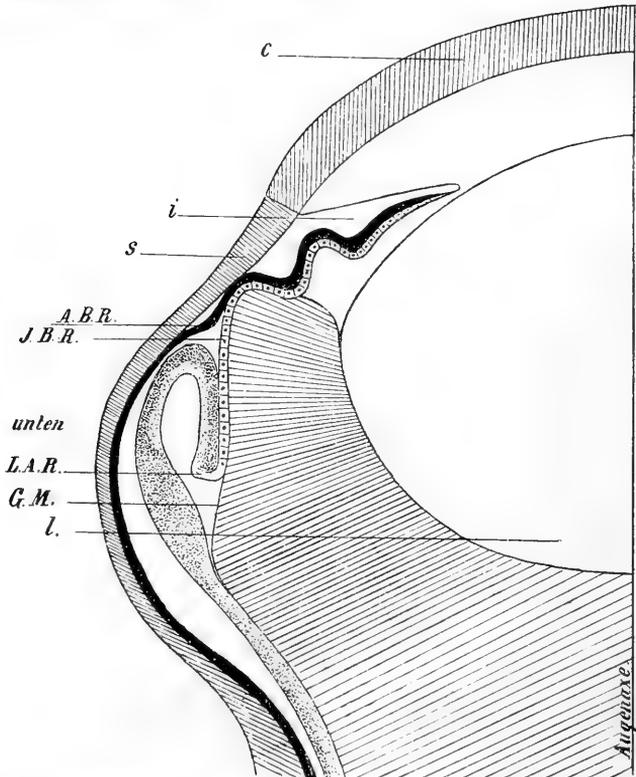


Fig. OO. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Embryo von ca. 25 cm Länge. 25 : 1. Meridionaler Schnitt durch den nasalen untern Bulbustheil, die Ausstülpung der Retina zeigend.

In den Recessus sclerae ragt eine Ausstülpung der Retina hinein. Es betheiligen sich an ihr beide Blätter der Netzhaut. Das Pigmentblatt liegt der Sclera direct an, das Innenblatt ist wohl nur

durch Schrumpfung vom Aussenblatt getrennt; wie man aus Fig. OO ersieht, würde es sich seiner Form nach gleichfalls der Wölbung des Recessus sclerae anschmiegen können.

Hinter der Grenze der Ciliarfortsätze reicht das Innenblatt noch eine Strecke weit als einfache Zellschicht nach hinten. An der Stelle, an der die Pars optica retinae beginnt, an der Linea terminalis retinae also, liegt nun die erwähnte Ausstülpung der Netzhaut.

Sie hat die Form eines Ovals, dessen grosse Axe der Bulbusaxe parallel steht. Die Länge dieser grossen Axe beträgt etwa 900  $\mu$ .

Die Wand dieser ausgestülpten Blase ist 170  $\mu$  dick, d. h. etwas dünner als die Retina, die im Augengrund 213  $\mu$  dick ist. Sie lässt, wie die Retina, eine äussere, stärker gefärbte „äussere Körnerschicht“ erkennen, in der die Kerne dichter liegen als in der weniger intensiv gefärbten „innern Körnerschicht“.

Bei einem andern Embryo konnte an beiden Augen der Recessus sclerae nachgewiesen werden und ebenso die Ausstülpung der Retina. Der Recessus ist hier viel vollständiger von dem übrigen Bulbusraum getrennt als bei dem zuerst beschriebenen Embryo.

Er liegt auch hier im untern nasalen Theil des Bulbus und beginnt als flache Einsenkung, wird dann tiefer und findet schliesslich seinen Abschluss in einem sackförmigen Endstück, dessen Axe gegen die Sclera einen sehr spitzen Winkel bildet.

Der Recessus fand sich auch bei dem grössern Embryo (III, im speciellen Theil S. 254), bei dem die Retina ganz zerfallen war.

Er liegt unten nasal, sein vorderer Rand ist 0,6 mm vom Cornealrande entfernt, seine Ausdehnung beträgt in meridionaler Richtung 2,5 mm, in äquatorialer 4 mm. Auch hier ist er gegenüber der übrigen Sclera verdünnt.

Endlich bleibt noch ein Embryo zu erwähnen, dessen Bulbus in Aequatorialschnitte zerlegt war. Auch dieser zeigte die Ausbuchtung der Sclera und die Ausstülpung der Retina. Schnitte, welche die Processus ciliares trafen, zeigten ausserhalb derselben, im Recessus sclerae den ausgestülpten Theil der Retina, Innenblatt sowohl wie Stratum pigmenti.

Das sind wohl Thatsachen genug, um zu beweisen, dass es sich hier um ein normales Gebilde handelt.

Die erste Frage ist nun die: wie kommt es, dass beim erwachsenen Thier die Schicht der nervösen Endapparate nach innen liegt, während die Retinausstülpung der Embryonen die Endapparate auf ihrer Aussenfläche tragen müsste?

Die Antwort ist nicht schwer, nachdem wir die Zweiblättrigkeit des fertigen Organs erkannt haben. Es findet eben eine Wiederholung der Vorgänge statt, die zur Bildung der secundären Augenblase führen.

Die von der Retina abgeschnürte „primäre“ Bildungsblase des neuen Sinnesorgans stülpt sich ein und wird so zur „secundären“ zweiblättrigen. Das Aussenblatt der Blase wird zu einer einfachen Zellenschicht, das Innenblatt entwickelt sich zum nervösen Apparat.

So wäre die Entstehungsgeschichte des neuen Organs im Wesentlichen klar, viel schwieriger zu beantworten ist die Frage nach seiner Function.

Mehrere Gedankenreihen müssen sich hier vereinigen, um uns zu einer Vorstellung über die mögliche Bedeutung des Organs zu verhelfen.

1) Man zweifelt kaum daran, dass für die Fische ein Organ von grösstem Werth, ja vielleicht unentbehrlich ist, das ihnen Veränderungen des Wasserdrucks in Nervenerregung umzusetzen im Stande ist, und nach Entdeckung der „Seitenorgane“ nimmt man gern an, in diesen die gesuchten Organe gefunden zu haben, ob mit Recht oder Unrecht, mag dahingestellt bleiben.

Für Wassersäugethiere, die in einigermaassen erhebliche Tiefen tauchen, muss aber ein solcher Druck-Receptionsapparat von ungleich höherer Bedeutung sein als für einen Fisch, muss doch das Säugethier stets nach relativ kurzer Zeit die Oberfläche wieder aufsuchen, um zu athmen, was der Fisch im Wasser selber ausführt. Ob ein *Hyperoodon*, wenn er Hunderte von Metern unter der Meeresoberfläche auf Beute geht, so lange mit dem Aufsteigen warten kann, bis dyspnoische Reizung des Gehirns ihn veranlasst, zur Oberfläche wieder aufzusteigen, ist eine Frage, die man wohl aufwerfen, leider aber nicht entscheiden kann. Dass aber ein Sinnesorgan, das ihm etwa eine reflectorische Schätzung der Tiefe ermöglicht, für ihn von grossem Nutzen sein würde, wird man wohl kaum bestreiten können. Die dyspnoische Reizung giebt ihm ja nur das Signal, dass wieder ein Athemzug nöthig ist, aber keinerlei Anhalt dafür, wie weit noch der Weg zur Oberfläche ist, die Dyspnoë tritt ebenso gut ein, wenn er direct unter der Oberfläche schwimmt, wie wenn er sich in der mehr erwähnten grossen Meerestiefe aufhält.

2) Wenn wir voraussetzten, die Wale hätten ein Sinnesorgan, das im Stande wäre, Schwankungen des hydrostatischen Drucks zur Perception zu bringen, so würden wir ein solches Organ an einer ganz bestimmten Stelle suchen.

Man kann sich wohl kaum ein Gewebe denken, das so ungünstige Verhältnisse für die Reception von Sinnesindrücken bietet, wie die Haut des Wales. Die mächtige, verhornte Epidermis, das ungeheuer entwickelte Speckgewebe scheinen viel eher geeignet, als treffliche Panzer gegen Druck von aussen zu dienen, als eine Empfindlichkeit gegen Schwankungen des hydrostatischen Drucks zu ermöglichen.

Eine Stelle des Körpers nur ist es, an der dieser Panzer durchbrochen werden muss, an der ein Organ direct den Einflüssen der Aussenwelt zu trotzen hat: das Auge.

Wie es demselben ermöglicht wird, hier Stand zu halten, ist das Thema dieser ganzen Arbeit. Ein Resultat der folgenden allgemeinen Erörterungen müssen wir hier vorausnehmen: Das Walaugue verträgt ohne Schädigung eine mächtige Steigerung des intraocularen Drucks, im Gegensatz zu den Augen der Landsäugethiere, des Menschen, bei denen solche Drucksteigerungen zu den schwersten pathologischen Erscheinungen gehören. Die Möglichkeit, dass nicht nur im Bulbus des Auges, sondern auch in der übrigen Orbita möglicher Weise günstige Bedingungen für die Anbringung eines „Druck-Sinnesorgans“ vorhanden sind, muss zugegeben werden. Setzen wir aber voraus, das fragliche Organ sollte innerhalb des Bulbus liegen, so würde uns bei *Hyperoodon* wieder eine ganz bestimmte Stelle als die bei weitem günstigste erscheinen: die dünnste Stelle der Sclera, die im untern Theil des Bulbus in der Umgebung der Medianebene liegt. Und gerade an dieser Stelle fanden wir das neue Sinnesorgan.

3) Dass es sich bei dem neuen Organ um ein Sinnesorgan handelt, kann nach seinem Bau und seiner Genese keinem Zweifel unterliegen. Es fragt sich nun, welcher Reiz wohl als der dem Sinnesorgan adäquate angesehen werden darf.

Wenn wir die Gruppen der chemischen, thermischen, photischen und mechanischen Reize durchgehen, so müssen wir die beiden ersten wohl ohne weiteres ausschliessen. Chemische Reize der Aussenwelt gelangen wohl schwerlich unter normalen Verhältnissen jemals zu dem Sinnesorgan. Dass das Auge gegen Temperaturschwankungen ausserordentlich gut geschützt ist, wird im folgenden allgemeinen Theil bewiesen werden. Es bleiben also noch die photischen und mechanischen Reize zur Auswahl. Von diesen müssen wir aber die erstern auch vollständig fallen lassen, denn weder durch die Sclera noch von innen durch das stark pigmentirte Corpus ciliare, in dessen Bereich ja das Organ liegt, kann Licht zu ihm ge-

langen. Wir müssen in dem neuen Sinnesorgan ein „topo-electives“ erkennen, das vermöge seiner Lage nur durch mechanische Reize erregt werden kann. Mechanische, speciell hydrostatische Reize wirken nun auch sicher beim Tauchen auf das Organ ein, wir sahen ja schon in der vorigen Betrachtung, dass die Stelle, an der es liegt, die günstigste im ganzen Körper ist, um Schwankungen des hydrostatischen Drucks mitzumachen.

4) Kann man sich vorstellen, dass von einem so hoch specialisirten Sinnesorgan, wie die Retina es ist, sich ein neues Organ abgliedert, das ganz andere Eigenschaften hat als der Mutterboden, dem es entsprossen ist?

Läge der eben charakterisirte Fall hier wirklich vor, handelte es sich um die Erwerbung einer ganz neuen Eigenschaft, so würden wir darin allerdings einen Einwand gegen den Deutungsversuch erblicken. Hier aber liegen die Dinge wesentlich anders.

Unter normalen Bedingungen spricht allerdings die Retina nur auf Lichtreize an, aus dem einfachen Grunde, weil keine andern Reize sie treffen. Die Lichtreize sind aber nicht die einzigen, die Erregung der Netzhaut veranlassen. Von den elektrischen Reizen wollen wir absehen, da sie biologisch nur geringe Bedeutung haben dürften, der einfache Versuch lehrt uns aber, dass auch mechanische Reizung im Stande ist, die Retina zu erregen. Das ist ja eine allgemein bekannte Thatsache: Der einfache Druck des Fingers gegen den Bulbus wird an der entsprechenden Stelle des Gesichtsfeldes als farbiger Kreis empfunden. Eine Drucksteigerung im Innern des Bulbus scheint nach den Erfahrungen beim Glaucom, allerdings beim Menschen, keine Lichtempfindung auszulösen, aber die Thatsache der Erregbarkeit der Retina durch mechanische Reize genügt, um uns die Entwicklung eines Sinnesorgans, wie das vorliegende ist, als möglich erscheinen zu lassen.

Wenn wir uns den phylogenetischen Vorgang vergegenwärtigen, so stellt sich die Sache folgendermaassen: Ein Landsäugethier, dessen Auge gegen Drucksteigerung empfindlich war, begann wasserlebend zu werden. Beim Tauchen hatte es einerseits Vortheil davon, dass seine Retina in Folge ihrer Druckempfindlichkeit es davor bewahrte, zu tief zu tauchen, andererseits lag auch ein grosser Nachtheil darin, denn das farbige Aufleuchten des Gesichtsfeldes, wie wir es etwa bei Druck auf den Bulbus empfinden, war sehr störend für das Sehen. Eine Vereinigung des Vorthells, den die Empfindlichkeit gegen den hydrostatischen Druck bot, bei gleichzeitiger Vermeidung des störenden Farbensehens, war zu erreichen, wenn die Fähigkeit der

Druckempfindlichkeit auf einen bestimmten Bezirk localisirt und dieser Bezirk, um das Sehen gar nicht mehr zu beeinträchtigen, unter die Retinafläche versenkt, abgeschnürt wurde. So wäre ein Drucksinnesorgan entstanden. Eine Localisation dieser Function ist vielleicht nicht schwer zu erreichen gewesen, denn es liegt nahe, anzunehmen, dass bestimmte Endorgane von vorn herein sie nur besessen haben. Diese brauchten also nur zusammenzurücken und gemeinsam abgeschnürt zu werden.

Die Skizze der möglichen Art der Entstehung des Drucksinnesorgans ist zwar roh, doch dürfte der Vorgang dadurch verständlicher geworden sein.

Recapituliren wir kurz die vorstehenden vier Gedankenreihen:

1) Die Existenz eines Drucksinnesorgans bei Walen hat fast die Wahrscheinlichkeit eines wissenschaftlichen Postulats.

2) Die Lage des gefundenen Sinnesorgans ist die günstigste im ganzen Körper des Wals, um Schwankungen des hydrostatischen Drucks zu recipiren.

3) Als adäquate Reize können aus topographischen Gründen nur die Schwankungen des intraocularen Drucks angesehen werden, die von den Schwankungen des hydrostatischen Drucks abhängen.

4) Die Fähigkeit, auf mechanische Reize zu reagiren, ist keine Neuerwerbung des Auges der Wassersäugethiere, sie kommt vielmehr in hohem Maasse auch bei Landsäugethieren, auch beim Menschen vor.

Nach diesen Ausführungen kann es wohl nicht mehr als sehr gewagt angesehen werden, wenn wir die Ansicht vertreten, dass das bisher unbekannte Sinnesorgan, das im Auge der Denticeten liegt, die Function hat, die Schwankungen des hydrostatischen Drucks beim Tauchen in die Tiefe, in Nervenerregung umzusetzen.

Stehen die Wale ganz isolirt mit dieser Bildung, die von der Retina ausgeht?

Im Sommer 1901 hat A. BRAUER (115) eine Mittheilung über die Augen einiger Tiefseefische der Valdivia-Expedition veröffentlicht, in der er auch die Abbildung eines Auges von *Gigantura chuni* (l. c. p. 121) giebt, die eine ganz frappante Aehnlichkeit mit dem Entwicklungsstadium hat, das in Fig. OO abgebildet ist, der Anlage des neuen Sinnesorgans bei einem Embryo von *Delphinapterus leucas*. *Gigantura chuni* hat ein Teleskopauge und zeigt „in der Mitte der

untern Wand, mehr medialwärts ein grösseres Stück Nebenretina, welches aus mehreren Schichten besteht und dessen Stäbchen eng gelagert sind, und zwar liegt dasselbe in einer kleinen Aussackung der Wand“ (l. c. p. 122).

Das ist die einzige Beobachtung über solche Retinabildungen, die ich in der Literatur gefunden habe.

Brieflich theilte mir Herr Prof. BRAUER noch eine höchst interessante Beobachtung mit: er fand bei einem andern Tiefseefisch, bei *Dissoma anale* BRAUER, ein vollständig abgesprengtes Stück der Retina. Die Stäbchen dieses Stücks stehen nach aussen, es stellt also ein Zwischenstadium dar zwischen der Ausstülpung der Retina, wie sie *Gigantura* und der Embryo von *Delphinapterus* zeigen, und dem abgeschnürten und secundär eingestülpten Retinastück, das das neue Sinnesorgan bei *Hyperoodon* bildet. Ein solcher Zustand, wie BRAUER ihn bei *Dissoma* fand, muss als entwicklungsgeschichtliches Durchgangsstadium auch bei den Walen vorkommen<sup>1)</sup>.

Es ist gewiss ein interessanter Fall von Convergenz, dass wir bei Tiefseefischen und bei Wassersäugethieren diese eigenartige Fähigkeit der Retina finden, ein neues normales Organ aus sich hervor gehen zu lassen. Interessant ist auch die ungeheure Ähnlichkeit der Entwicklungsstadien, der keine verwandtschaftliche Beziehung zu Grunde liegt, und die wieder zu grosser Vorsicht in der Verwerthung des Gedankens mahnt, den HAECKEL als biogenetisches Grundgesetz bezeichnete.

Es liegt nahe, für die erwähnten Bildungen im Fischauge eine ähnliche Function zu vermuthen, wie wir sie für das neue Organ der Wassersäugethiere als so überaus wahrscheinlich hinstellen konnten. Dem scheint nun die verbreitete Annahme im Wege zu stehen, dass wir die Drucksinnesorgane der Fische bereits in den Seitenorganen kennen. Für eine Verdoppelung der Organe ist kein rechter Grund einzusehen.

Es kann an dieser Stelle nicht meine Aufgabe sein, die Lösung dieses Widerspruchs zu versuchen, doch möchte ich auf den Gedanken hinweisen, dass es wohl möglich ist, sich doch für beide Organe

---

1) Auf dem Zoologentage in Giessen 1902 sprach Herr Prof. BRAUER mir gegenüber die Ansicht aus, dass die Bildung bei *Dissoma* vielleicht doch eine andere Bedeutung habe und nicht als Zwischenstadium anzusehen sei, eine Ansicht, die mir auf Grund der Präparate, die ich zu sehen Gelegenheit hatte, recht wahrscheinlich erscheint. Die obigen Betrachtungen werden dadurch nicht berührt.

Functionen zu denken, und dass die Seitenorgane mit ihren in das Medium hineinragenden Sinneshaaren wohl ungleich besser dazu geeignet sind, nach Art von Tastorganen, die Bewegungen des Wassers gegen den Fischkörper, z. B. in Folge der Bewegung anderer Thiere im Wasser, zu recipiren, also kleine Schwankungen, die noch zu keiner Aenderung des intraocularen Drucks führen können, als bedeutende Unterschiede des hydrostatischen Drucks, dass dagegen, wie schon oben betont, gerade im Auge die Bedingungen zur Reception grösserer Druckschwankungen ungemein günstig liegen. Jeden Falls sind unsere Kenntnisse von der wirklichen Verbreitung der fraglichen Organe bei Fischen und andern Wirbelthieren zur Zeit noch viel zu gering, als dass man entscheiden könnte, ob man ihre Bedeutung von Fall zu Fall als seltne Ausnahmerscheinung beurtheilen muss, oder ob ihnen eine allgemeinere Bedeutung für das Leben im Wasser, vor allem das Leben in verschiedenen tiefen Wasserschichten zukommt.

#### Allgemeiner Theil.

### A. Die biologischen Bedingungen des Wasserlebens in Bezug auf das Auge.

Die vorausgeschickten Specialuntersuchungen sind mit grosser Ausführlichkeit gegeben worden, um so eine breite empirische Grundlage zu gewinnen, die es ermöglicht, allgemeinere Gesichtspunkte ausfindig zu machen, die das Verständniss des Baues der Augen der Wassersäugethiere fördern können.

Es hat sich dabei ergeben, dass in der Ausbildung der Augen eine ganz auffallende Mannigfaltigkeit herrscht. Es ist nicht möglich, einen Idealtypus für ein an das Wasserleben angepasstes Säugethierauge aufzustellen, viel weniger natürlich für ein Wasserwirbelthierauge überhaupt.

Das kann auch nicht im geringsten Wunder nehmen. So gross auch in mancher Hinsicht die Aehnlichkeiten der äussern Bedingungen sind, denen das Fisch- und Wassersäugethier-Auge ausgesetzt sind, so gross sind die Verschiedenheiten der specifischen Lebenserscheinungen, der Reizbeantwortungen bei pöcilothermen Fischen und homöothermen Wassersäugethieren. Es ist von vorn herein unwahrscheinlich, dass sich bei Thieren, die stets im Wasser gelebt haben, und bei solchen, die erst secundär, nachdem sie in weitestem Maasse an das Landleben angepasst waren, wieder in das Wasser zurückge-

kehrt sind, lauter gleiche Einrichtungen finden sollten. Am ersten kann man solche Angleichungen noch in der Ausbildung des optischen Apparats erwarten, da die optischen Bedingungen im Wasser ja relativ einförmig sind. Durchgreifende Unterschiede werden, wie schon angedeutet, dadurch bedingt, dass die Wassersäugethiere gezwungen sind, ihren Körper stets auf der gleichen hohen Temperatur zu erhalten, was natürlich eine Menge specieller Anpassungen bedingt, die die Fische nicht nöthig haben. Eine einfache Vergleichung des Fisch- und Wassersäugethier-Auges ist daher kaum angängig, vor allem ist auch nicht das Postulat berechtigt, es müssten Einrichtungen, die wir am Säugethierauge für Anpassungen an das Wasserleben halten, sich auch bei Fischen unter ähnlichen Lebensbedingungen durchgängig finden. Finden wir trotzdem solche Gleichheiten oder Aehnlichkeiten, so sind diese theoretisch höchst interessant als Beispiele für Convergengerscheinungen, aber postuliren können wir ihr Vorhandensein nicht.

Was nun ferner die Ungleichheit der Wassersäugethieraugen unter einander betrifft, so ist zunächst daran zu erinnern, dass der Ausdruck „Anpassung an das Wasserleben“ keinen einfachen, sondern im Gegentheil einen sehr complexen biologischen Vorgang bezeichnet. Es kann sich um Anpassung an Süßwasser (*Manatus*) oder Salzwasser (*Halicore*) handeln, es kann eine Anpassung an das Schwimmen in oberflächlichsten Meeresschichten, abwechselnd mit längerem Aufenthalt auf dem Lande, gefordert sein (*Otaria*, *Macrorhinus*), es kann sich die Anpassung darauf beziehen, einen längern Aufenthalt auf dem Grunde des Litorals zu ermöglichen (*Odoboenus*), es kann endlich, um die Aufzählung damit abzubrechen, die Fähigkeit, in grosse Tiefen zu tauchen (*Hyperoodon*), erworben worden sein.

Denken wir uns, dass eine einzige Ordnung von Säugethieren zum Wasserleben übergegangen sei und dass Glieder dieser Ordnung sich an alle die aufgezählten biologischen Bedingungen angepasst hätten, so müssten wir doch schon eine beträchtliche Mannigfaltigkeit erwarten. Nun wissen wir aber, dass es 4 Ordnungen waren, die keine nähere Verwandtschaft mit einander hatten, welche den Uebergang vom Land- zum Wasserleben vollzogen. Sicher waren die Augen dieser Thiere schon verschieden, als sie zum Wasserleben übergingen, ebenso sicher waren auch ihre physiologischen Eigenschaften, die Art auf Reize zu reagiren, ihre ganze Anpassungsfähigkeit, verschieden, und so schlugen sie denn sehr verschiedene Wege ein, um sich an diese oder jene Lebensweise anzupassen.

Einige Hauptmomente dieser phylogenetischen Vorgänge haben ihre Spuren in dem Entwicklungsgange der Wassersäugethieraugen noch deutlich erkennbar hinterlassen; sie aufzufinden war eine Aufgabe der vorliegenden Arbeit, aber durchaus nicht die Hauptaufgabe. Die wissenschaftliche Hauptaufgabe der ganzen Arbeit ist vielmehr die: für alle die verschiedenen Typen der Wassersäugethieraugen eine Analyse ihrer Eigenthümlichkeiten zu geben, aus der hervorgeht, in wie weit bei aller Verschiedenheit doch stets die gleichen Factoren, nur in der verschiedenartigsten Combination, formbestimmend thätig gewesen sind.

Um eine solche Analyse zu ermöglichen, ist es zunächst nöthig, sich darüber klar zu werden, welche Gruppen von Reizen im Wasser in anderer Weise als in der Luft auf das Auge einwirken.

Der functionelle Reiz für den dioptrischen und recipirenden Apparat des Auges ist das Licht, seine Wirkung muss zunächst darauf gerichtet sein, die dioptrischen Verhältnisse so zu gestalten, dass überhaupt scharfe Bilder an irgend einer Stelle im Auge entstehen können, weiter aber muss der recipirende Apparat, also die Netzhaut, gerade an diese Stelle der scharfen Bilder, d. h. in die Brennfläche der optisch wirksamen Medien des Auges gelegt werden, da die Bilder nur unter dieser Bedingung auch scharf aufgefasst werden können.

Im Wasser gestalten sich nun die dioptrischen Verhältnisse wesentlich anders als in der Luft; ein für diese eingestelltes Auge könnte, wenn man es in Wasser bringt, nicht mehr seiner Function gerecht werden, denn die Brennweite des Systems der brechenden Medien hat sich verändert, sie ist grösser geworden, und wenn vorher scharfe Bilder auf der Netzhaut entstanden, so müsste sie jetzt an einer andern Stelle, nämlich hinter der Netzhaut entstehen, d. h. sie könnten nicht mehr scharf aufgefasst werden, das Auge würde hypermetropisch werden.

Ist dies bei den Wassersäugethieren thatsächlich der Fall, oder hat hier eine Anpassung an die optischen Verhältnisse stattgefunden? Das ist die erste Frage, die sich uns aufdrängt.

Von viel allgemeinerer Bedeutung sind aber zwei andere Gruppen von Reizen, die beim Wasserleben nicht nur auf das Auge, sondern auf den ganzen Organismus einwirken, es sind die thermischen und hydrostatischen Verhältnisse, welche sich im Wasser ganz anders als in der Luft geltend machen.

Das Wärmeleitungsvermögen des Wassers ist viel höher als das der Luft. Der innere Leitungscoefficient ist für Wasser gleich 0,0924 (WINKELMANN, 1874, 85, p. 599), für Luft 0,003348 (STEFAN, 1872, 85, p. 600), also mehr als 27mal so gross. Gegen den gewaltigen Wärmeverlust, den die Thiere hierdurch erleiden würden, schützen sie sich durch eine mächtige Speckschicht am ganzen Körper. Das Auge aber muss in directer Berührung mit dem äussern Medium stehen, und wir müssen uns daher die Frage vorlegen, wie es dieses empfindliche Organ zu Stande bringt, sich gegen eine dauernde Abkühlung unter die Grenzen der normalen Körpertemperatur zu schützen.

MAX WEBER erhebt mit Unrecht Zweifel dagegen, dass die Speckschicht als ein Wärmeschutz anzusehen sei, da ja auch die Wale der tropischen Meere und Flüsse sie besitzen. Aber auch diese Thiere der warmen Meere bedürfen bei dauerndem Leben im Wasser des Wärmeschutzes nöthig, denn es kommt nicht so sehr auf die absolute Höhe oder Tiefe der Temperatur des Meeres an, als vielmehr darauf, dass die Wale eine Eigentemperatur haben, die höher ist, als die des Wassers.

Das Auge der Landsäugethiere hat an Druck- und Zugkräften nur den Augenmuskeln Stand zu halten, und bei der leichten Beweglichkeit des Bulbus und der geringen Stärke der Muskeln sind diese Zugkräfte nur unbedeutend. Anders bei den Wassersäugethieren. Der hydrostatische Druck auf die Vorderfläche des Bulbus erreicht bei den Thieren, die in erheblichere Tiefe tauchen können, eine sehr bedeutende Grösse; aber auch das Auge jener, die sich an der Oberfläche aufhalten, wird mitunter in ganz enormer Weise auf Druckfestigkeit in Anspruch genommen. Wenn ein Wal mit der Geschwindigkeit eines Torpedoboots die Fluth durchschneidet, so bedarf seine ganze Körperoberfläche, zu der ja auch die Vorderfläche des Auges gehört, einer grossen Festigkeit, um den Anprall des Wassers aushalten zu können.

In weit geringerem Umfang als die thermischen und hydrostatischen Reize wirkt noch eine Gruppe von Reizen auf das Säugethierauge beim Uebergang zum Wasserleben ein: die hydrodynamischen und chemischen Reize des Seewassers.

Bei den Landsäugethieren ist das Auge in steter Berührung mit der Luft, die, abgesehen von den zahlreichen Schädlingen für das Auge, die sie in Form von Staub und Mikroorganismen beständig auf Cornea und Conjunctiva trägt, auch stets die Gefahr des Austrocknens für das Auge mit sich bringt. Diese letztere Gefahr fällt im

Wasser fort, dagegen bleibt die Frage offen, ob eine directe Einwirkung des Seewassers mit seinen mancherlei chemischen Stoffen nicht für die Cornea und Conjunctiva höchst nachtheilig sein könnte und besondere Schutzvorrichtungen gegen eine solche chemische oder osmotische Wirkung nöthig machen sollte. Dass bei einer directen Berührung der Cornea und Conjunctiva eine osmotische Wirkung auf dieselben ausgeübt werden müsste, wird sehr wahrscheinlich, wenn man erwägt, dass das Meerwasser eine Salzlösung von 3—4 Proc. darstellt, während eine physiologische Kochsalzlösung, die den Geweben isotonisch ist und also keine osmotische Wirkung ausübt, 0,6—0,9 Proc. stark ist.

Fassen wir das eben Gesagte zusammen, so wird es danach unsere Aufgabe sein, die Besonderheiten, die das Auge der Wassersäugethiere von dem der Landsäugethiere unterscheiden, unserm Verständniss dadurch näher zu bringen, dass wir sie darstellen als Product:

- 1) optischer Anpassung,
- 2) thermischer Anpassung,
- 3) hydrostatischer Anpassung,
- 4) hydrodynamischer und chemischer Anpassung.

Auf jeden Theil des Auges wirken diese Factoren in bestimmter Weise ein, theils in demselben, theils in entgegengesetztem Sinne.

Es ist schon a priori wahrscheinlich, dass eine solche Analyse des Baues des Auges als Erfolg der Wirkung äusserer Bedingungen nicht ohne Rest aufgehen wird. Wir werden in die Lage kommen, für Eigenthümlichkeiten des Auges zwar ihren principiellen Nutzen auffinden zu können, während wir keinen hinreichenden Grund dafür angeben können, warum die Durchführung des Principis das eine Mal in dieser, das andere Mal in einer andern Weise variirt ist. Diese Fälle weisen uns dann häufig auf den phylogenetischen Ursprung der Wassersäugethiere hin. Aus dem ganz verschiedenartigen Material, das bei dem Uebergang zum Wasserleben in den vier Ordnungen vorhanden war, mussten unter der Wirkung der veränderten functionellen Reize, vermöge der verschiedenen specifischen Energien der verschiedenen Thiergruppen auch verschiedene Producte hervorgehen.

Endlich bleibt uns als letzte „Erklärung“ noch übrig, auf innere Bedingungen zu recurriren, auf die Correlation der Theile des Körpers, den Einfluss, den das Ganze auf seine Theile ausübt.

Auf ein näheres Verständniss dieser Erscheinungen müssen wir vorläufig verzichten.

Wir werden aber bei der Analyse auch in die Lage kommen, dass wir uns aus den anatomischen Befunden überhaupt keine Vorstellung machen können, welche Bedeutung diese oder jene Eigenthümlichkeit für das lebende Auge hat. Das wird z. B. besonders bei den Theilen des dioptrischen Apparats der Fall sein, wo nur die Kenntniss der physikalisch-optischen Constanten des Auges uns Klarheit verschaffen kann. Auch über manche physiologische Eigenthümlichkeiten der lebendigen Substanz des Auges, z. B. in Bezug auf Reizschwelle u. s. w., können wir nur Vermuthungen auf Grund von Analogien aufstellen; gerade die specifischen Eigenschaften der untersuchten Augen, die natürlich von sehr hoher Bedeutung für das Sehen der Thiere sind, kennen wir nicht und sind daher leicht Fehlschlüssen ausgesetzt.

## B. Der Bulbus oculi und Nervus opticus der Wassersäugethiere.

### 1. Die Cornea.

Die Hornhaut hat als erstes lichtbrechendes Medium, das die Lichtstrahlen auf ihrem Wege durchs Auge zu passiren haben, bei den verschiedenen Säugethieren eine sehr verschiedene Bedeutung. Beim Menschen und den Affen übertrifft ihre brechende Kraft die der Linse, beim Menschen z. B. verhält sich ihre Brennweite (31,2 mm) zu der der Linse (49,2 mm) wie 1 : 1,6 (nach MATTHIESSEN, 76, p. 53). Bei den übrigen Landsäugethieren hat die Linse den Hauptantheil an der Erzeugung des Netzhautbildes, bei der Katze verhalten sich z. B. die Brennweiten von Cornea und Linse wie 1 : 0,79 (MATTHIESSEN, 76, p. 53), aber die Hornhaut dient doch als wesentliche Unterstützung der Linse. Anders bei den Wassersäugethieren. Der Brechungsindex der Hornhaut ist bei allen darauf hin untersuchten Thieren fast der gleiche und etwa gleich dem des Kammerwassers. Beim Menschen beträgt er 1,3771, beim Seiwal (*Balaenoptera borealis*) nach MATTHIESSEN (76, p. 71) 1,3762. Da nun der Brechungsindex des Seewassers fast ebenso gross ist, so fällt im Wasser die Hornhaut vollkommen als brechendes Medium fort. MATTHIESSEN macht hierüber folgende Angaben:

„Es ist für Süßwasser  $n=1,3335$ , für Seewasser von etwa 2 Proc. Salzgehalt 1,3393 und für das Kammerwasser gleich 1,3360. Demnach

wirkt das Hornhautsystem der Süßwasserfische wie eine sehr schwache Collectivlinse und das der Seefische wie eine sehr schwache Dispersivlinse. So ist z. B. beim gemeinen Delphin (*Phocaena*) der Krümmungsradius der Hornhaut gleich 17 mm, mithin die hintere Brennweite 6800 mm; es kann also der Brechwerth  $1/q$  vollständig vernachlässigt werden“ (48, p. 521).

Die Wölbung der Cornea ist also für Wasserthiere optisch von keiner Bedeutung, auch für die thermischen Verhältnisse dürfte keine bestimmte Form der Hornhaut besondere Vortheile bieten. Wohl aber wirken die mechanischen Reize in einer ganz bestimmten Richtung.

Ein Gewölbe, das bestimmt ist, starken Druck auszuhalten, muss stets so construirt sein, dass die Richtungen der Druckkräfte in das Widerlager hineinfallen, das ist ein allgemeiner bautechnischer Grundsatz<sup>1)</sup>. Das Widerlager für das Gewölbe der Cornea wird gebildet durch die Sclera (man muss sogar wohl schon die Randverdickung der Cornea als zum Widerlager gehörig betrachten). Würde über diesem Widerlager eine stark gewölbte Hornhaut construirt, so müssten die Druckkräfte in das Innere des Bulbusraums hineinfallen, sie wären also schlecht fundirt. Die Forderung, dass die Druckkräfte in das Widerlager hineinfallen, kann unter den gegebenen Verhältnissen (Richtung des Sulcus corneae) nur erfüllt werden, wenn die Cornea ganz flach gewölbt ist.

Die Abhängigkeit der Gestalt der Cornea von der Richtung, in der die Sclera an sie herantritt, erkennt man sehr gut an dem Längsschnitt durch das Auge von *Gigantura chuni*, den BRAUER (115, fig. 2, p. 121) veröffentlicht hat. Die Sclera des Teleskopauges tritt nicht seitlich wie bei den Wassersäugethiern, sondern fast genau von unten an die Cornea heran. In Folge dessen muss diese, damit die Druckkräfte in das Widerlager hineinfallen, hier sehr stark gewölbt sein, wie auch die Abbildung deutlich zeigt.

Dasselbe Princip erklärt also das Auftreten sehr stark gewölbter *Gigantura* und sehr flacher (Wassersäugethiere) Hornhäute.

Die Grösse der Cornea im Verhältniss zu der des Bulbus ist, wie GROSSMANN u. MAYERHAUSEN angeben (30, p. 234), in so fern optisch von Bedeutung, als unter sonst gleichen Verhältnissen bei

1) Für den Hinweis auf diesen Grundsatz sowie mehrere andere Winke bautechnischer Natur bin ich Herrn Eisenbahndirector WAGNER in Breslau zu aufrichtigem Dank verpflichtet, den ich ihm an dieser Stelle aussprechen möchte.

grösserm Cornealbogen die peripheren Netzhautpartien mehr Licht durch die Pupille empfangen. Für Wasserthiere, die bei schwächerem Licht sehen müssen, ähnlich wie die Nacht- oder Dämmerungsthiere, ist daher eine grosse Cornea sicher von Nutzen. So finden wir denn auch die relativ grössten Hornhäute unter den Wirbelthieren bei den typischen Wasserwirbelthieren, den Fischen, bei ihnen beträgt das Verhältniss des Cornealdurchmessers zum Bulbusdurchmesser 1,3—1,5 (LEUCKART, 31, p. 208).

Während aus optischen Gründen eine möglichst grosse Cornea für die Wasserthiere wünschenswerth erscheint, wirken die thermischen und mechanischen Reize zusammen in entgegengesetzter Richtung auf die Hornhaut ein.

Ein Gewölbe, und ein solches stellt die Hornhaut doch dar, ist um so tragfähiger, je geringer seine Spannweite ist, hier wird also eine Verkleinerung von Nutzen sein, und ebenso ist es für ein homöothermes Thier viel leichter, eine relativ kleine Cornea auf Körpertemperatur zu erhalten, als eine grosse, wenn nicht besondere Einrichtungen getroffen sind, die auch auf grössere Entfernung vom Cornealrande hin eine lebhafte Wärmezufuhr ermöglichen. Ein Sinken der Temperatur der Cornea ist sicher von Nachtheil. Schon 1857 zeigte KUNDE (12), dass sich beim Frosch Cornea und Linse in der Kälte trüben, 1899 untersuchte VON MICHEL (108) diese Erscheinung von Neuem und fand, dass die Trübung durch Wasseraustritt aus den eiweissreichen Geweben des Auges entsteht. Mit einer Trübung der Cornea ist aber das ganze Auge werthlos.

Die Dicke der Cornea scheint optisch von keiner Bedeutung zu sein, da ja der Brechungsindex der Hornhaut fast gleich dem des Kammerwassers ist. Desto mächtiger wirken die mechanischen Reize bestimmend auf die Dickenausbildung ein. Wir sahen vorher, wie das Corneagewölbe dadurch tragfähiger gemacht wurde, dass es flach construirt und möglichst klein gemacht wurde. Nun tritt noch ein wichtiger Factor hinzu, die Verdickung der Cornea. Um ein Gewölbe zu verstärken, braucht man nur an den Widerlagern Verstärkungen anzubringen, lehrt die Bautechnik, der Scheitel des Gewölbes wird nicht verstärkt und so mit möglichst geringem Materialaufwand möglichst viel erreicht.

Das ist ja auch das Ziel, das in der Natur so häufig angestrebt erscheint, und so wird es verständlich, warum die Hornhäute der Wasserthiere am Rande mächtig verdickt sind, während die Hornhautscheitel dünn bleiben. Wir haben hierin eine Anpassung an die Druckverhältnisse des Wassers zu sehen.

Für Fische stellte 1883 BERGER das Vorhandensein der Randverdickung fest, er sagt (42, p. 102): „bei den Selachiern und den Teleostiern erscheint die Hornhaut in der Mitte auf  $\frac{1}{4}$  —  $\frac{1}{5}$  verdünnt!“

Man kann die Wirkungen der verschiedenen Reizgruppen auf die verschiedenen Eigenschaften der Cornea übersichtlich in einer Tabelle zusammenfassen, aus der dann sogleich zu ersehen ist, ob eine und dieselbe Eigenschaft der Hornhaut durch mehrere Reizgruppen beeinflusst wird, und wenn dies der Fall ist, ob in gleichem oder entgegengesetztem Sinne.

Die einzelnen Wirkungen stellen die Componenten dar, aus deren verschiedener Zusammensetzung als Resultirende die thatsächliche Ausbildung der einzelnen Cornea hervorgeht.

Die Wirkung der verschiedenen Reizgruppen auf die einzelnen Eigenschaften der Cornea der Wassersäugethiere.

Wirkung auf	Reize		
	optische	thermische	hydrostatische
1) die relative Grösse	Vergrößerung	Verkleinerung	Verkleinerung
2) die Wölbung	0?	0	Abflachung entsprechend dem Sulcus corneae
3) die Dicke	0?	0	Randverdickung, Scheitelverdünnung
4) das Verhalten der Lymphräume der Cornea propria	0?	Erweiterung bei Verringerung der Zahl	Form der Lymphräume im Scheitel lang gestreckt. Am Rande beliebig (?)

Diese Tabelle gilt natürlich nur für Wassersäugethiere, für Fische würde sie sich wesentlich anders stellen, und zwar aus dem Grunde, weil die thermischen Reize bei wechselwarmen Thieren nicht entfernt die Bedeutung haben wie bei gleichwarmen, ja innerhalb weiter Grenzen wohl überhaupt wirkungslos sind.

Wir können nunmehr zur Analyse der Eigenschaften der einzelnen Hornhäute übergehen.

### Die Hornhäute der Pinnipedier.

Die Hornhäute der Pinnipedier sind alle relativ gross und vollkommen kreisrund. Das Verhältniss des Corneal- zum Scleraldurchmesser beträgt im Durchschnitt 1:1,548, die grösste Abweichung von diesem Mittelwert ist nur etwa 10 Proc. des ganzen Werthes. Es hat also keine Verkleinerung, als Anpassung an die thermischen und hydrostatischen Verhältnisse des Wassers, stattgefunden.

Die Wölbung der Hornhaut von *Macrorhinus* ist sehr beträchtlich, in ihrer ganzen Ausbildung zeigt sie keinerlei Anpassungen an das Wasserleben, keine Verdickung hat stattgefunden und vielleicht im Zusammenhang damit auch nicht die Ausbildung weiter, röhrenartiger Lymphräume.

*Phoca barbata* hat, in Anpassung an die hydrostatischen Verhältnisse des Wassers, eine flache Cornea. Weitere „mechanische“ Charaktere zeigt dieselbe aber nicht. Sie ist sogar im Scheitel etwas dicker als am Rande, was ja sonst nirgends bei erwachsenen Wassersäugethieren vorkommt. Dafür ist sie aber im Scheitel viel lockerer gebaut als am Rande, der fest gefügt ist, während die centralen Partien schon erweiterte Lymphspalten aufweisen (thermische Anpassung).

Viel weiter geht die Anpassung bei *Phoca vitulina*. Die flache Cornea ist am Rande beträchtlich verdickt, sie ist hier etwa 3mal so dick wie im Scheitel. Im Vergleich zu *Ph. barbata* ist sie am Rande relativ 4mal so dick, im Scheitel dagegen eher eine Kleinigkeit dünner. Die mächtige Verdickung des Hornhautrandes macht eine Erwärmung von der vordern Kammer her schwierig, es treten daher hier in ausgedehntestem Maasse die schon erwähnten erweiterten röhrenartigen Lymphräume auf. Sie entstehen dadurch, dass die Lamellen der Cornea propria bogenförmig aus einander treten und so grosse Räume bilden. Um diese Räume davor zu schützen, dass sie zusammengedrückt werden, sind zwischen den Lamellen Stützfasern angebracht, die senkrecht oder etwas schräg auf ihnen stehen. Das ergibt ein sehr eigenartiges Bild, wie Fig. 1 auf Taf. 2 zeigt.

Das Vorhandensein stark erweiterter Lymphräume ist eine Eigenthümlichkeit, die bei keinem Landsäugethier vorkommt, diese haben ja bekanntlich zwischen den Cornealamellen feine Lymphspalten, durch welche ein ungemein langsamer Lymphstrom circulirt, hat er doch nur die Aufgabe, die Durchsichtigkeit, die Krümmung und das Volumen der Hornhaut aufrecht zu erhalten. LEBER sagt (89, p. 151): „Es muss an dem optischen Apparat des Auges viel mehr nach Einrichtungen gesucht werden, welche den unveränderten Bestand erhalten, als nach lebhaften Ernährungszuflüssen, für welche hier kein Bedürfniss ist.“

Bei den Wassersäugethieren liegt aber das Bedürfniss nach reichlicher Versorgung mit körperwarmer Lymphe vor, zwar nicht der stärkern Ernährung wegen, wohl aber zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur. Die kleinen, spaltenförmigen Lymphräume der

Landsäugethiere setzen in Folge der sehr bedeutenden Reibung an der relativ sehr grossen Wandfläche dem Lymphstrom einen mächtigen Widerstand entgegen. Soll nun eine lebhaftere Circulation der Lymphe in der Cornea stattfinden, so wären zwei Möglichkeiten vorhanden. Es müssten entweder die Druckkräfte, welche die Lymphcirculation bewirken, gesteigert, oder die Widerstände der Lymphspalten herabgesetzt werden. Die erste denkbare Lösung des Problems wäre für eine so rein locale Beschleunigung der Lymphströmung, wie sie hier erforderlich ist, wohl wenig rationell. Praktischer erscheint die zweite Lösung, die einfach durch Vergrösserung der Lymphspalten, deren Zahl relativ vermindert wird, den Widerstand herabsetzt und so bei gleichem Druck im Lymphsystem local eine gesteigerte Circulation zur Folge hat.

Es handelt sich also bei dieser Erwerbung der erweiterten Lymphräume um eine Anpassung an die thermischen Verhältnisse des Wassers.

Sehr lehrreich sind die Verhältnisse der Cornea von *Odobenus rosmarus* (L.). Das Walross taucht auf den Grund und hält sich dort, um Nahrung zu suchen, längere Zeit, einen bedeutenden Theil seines Lebens, auf. Wir müssen also schon aus diesem Grunde besonders gute Anpassungen gegen Druck bei seinem Auge erwarten. Was nun speciell die Cornea anlangt, so ist sie im Verhältniss zum Bulbus viel grösser als bei irgend einem andern tief tauchenden Wassersäugethier. In diesem Punkt hat hier die Wirkung der optischen Reize, die auf Vergrösserung der Cornea gerichtet ist, die Oberhand behalten. Soll nun trotzdem eine beträchtliche Festigkeit gegen Druck erreicht werden, so kann dies nur durch Verdickung der Hornhaut geschehen. Wir können also erwarten, beim Walross die relativ dickste Cornea vorzufinden. Das ist auch wirklich der Fall. Schon im Scheitel ist dieselbe fast doppelt so dick (relativ) wie bei *Ph. vitulina*, 6mal so dick wie bei *Macrorhinus*, und der Rand übertrifft die Scheiteldicke um das 3,5fache, so dass er etwa 20mal so dick ist wie bei *Macrorhinus*. Deutlicher, als sie aus diesen Zahlen hervorgeht, lässt sich die mechanische Anpassung an das Tauchen in die Tiefe wohl schwerlich zeigen.

Die Cornea des Walrosses wird so stark auf Druckfestigkeit in Anspruch genommen, dass im Scheitel, trotz dessen bedeutender Dicke, keine erweiterten Lymphspalten angebracht werden können. Wohl aber finden sie sich in der enormen Randverdickung. Sie haben etwa dieselbe Ausbildung wie bei *Ph. vitulina*, nur dass die Stützfasern

ganz ungemain schräg gegen die Lamellen gestellt sind, was wahrscheinlich mit der Richtung der Druck- und Zugkräfte in diesen Randpartien zusammenhängt. Bei *Otaria* ist die Randverdickung der Cornea nicht erheblich, auch die thermischen Anpassungen treten nicht sehr stark hervor, die Erweiterung der Lymphspalten zu Lymphröhren erfolgt durch Auseinanderweichen der Lamellen der *Cornea propria*, ohne dass Stützfasern zwischen sie eingeschaltet wären.

Sehr reichhaltig an thermischen Anpassungen ist die Hornhaut von *Halichoerus*, die auch eine beträchtliche Randverdickung aufzuweisen hat. Es finden sich hier neben den engen Lymphspalten grössere Lymphröhren, die theils nach dem Typus wie bei *Phoca vitulina* gebaut (Stützfasern!), theils wie bei *Otaria* ohne solche ausgebildet sind.

#### Die Hornhäute der Sirenen.

Da keine erwachsenen Thiere dieser Ordnung untersucht werden konnten, kann nur wenig über die Sirenen gesagt werden.

Das Hauptcharacteristicum der Hornhäute scheint in ihrer ungemain geringen Grösse zu liegen. Schon bei den beiden grössern Embryonen ist die Hornhaut so klein wie etwa beim erwachsenen Dögling oder Weisswal. Da nach Analogie mit den übrigen Wassersäugethieren sicher keine Vergrösserung, wohl aber noch eine weitere Verkleinerung in der Entwicklung wahrscheinlich ist, so dürften die Sirenen unter allen Säugethieren wohl die kleinsten Hornhäute haben. Ob weitere „mechanische Charaktere“ vorhanden sind, lässt sich bei den Embryonen noch nicht feststellen, doch ist es unwahrscheinlich, dass sie stark ausgebildet sein sollten, da ja die Verkleinerung der Hornhaut schon einem erheblichen Theil der mechanischen Anforderungen Genüge leisten dürfte.

#### Die Hornhäute der Bartenwale.

Die Hornhäute der Bartenwale sind sehr klein, am grössten noch bei *Balaena mysticetus* und *Megaptera boops*, am kleinsten bei *Balaenoptera musculus*<sup>1)</sup>, als Mittelwerth des Verhältnisses von Corneal- und Scleraldurchmesser kann in horizontaler Richtung 1 : 3,23, in verticaler 1 : 3,74 gelten. Die Hornhäute sind stark elliptisch, der horizontale Durchmesser ist stets der grösste. Die geringe Grösse, die als mechanische und thermische Anpassung aufzufassen ist,

1) *B. sibbaldii* auctororum.

macht eine besondere Ausbildung des Lymphsystems überflüssig, die Erwärmung vom Rande und der Vorderkammer aus genügt, und wir finden dem entsprechend nur enge Spalträume zwischen den Lamellen der Cornea. Ungemein flach sind die Hornhäute der Bartenwale, die flachsten von allen Wassersäugethieren. Die grösste Gewölbehöhe hat noch der Grönlandwal (*Balaena mysticetus*), sie beträgt 1:16,2 der Bulbusaxe, und der Buckelwal (*Megaptera boops*), mit 1:19,4 der Bulbusaxe, die geringste der Blauwal (*Balaenoptera musculus*), bei dem sie nur 1:27 der Bulbusaxe misst. Es tritt hier die Bedeutung der absoluten Grösse eines Thieres deutlich hervor. Der Buckelwal ist der kleinste der untersuchten Furchenwale, der Blauwal der grösste. Dem entsprechend ist der Sulcus corneae beim Blauwal flacher als beim Buckelwal, und um der oben gestellten Bedingung in Bezug auf ihn zu genügen, muss seine Cornea stärker gewölbt sein als beim Blauwal. Der Finwal, der in der Grösse zwischen den beiden andern steht, zeigt auch in Bezug auf die Corneahöhe mit 1:23 einen Mittelwerth.

Die Construction der Bartenwalcornea zeigt das Gegenstück zu der des Walrosses. Bei der erheblichen Grösse der Walrosscornea musste ihre Festigkeit durch mächtige Verdickung erreicht werden, bei den Bartenwalen macht die relative Kleinheit des Corneagewölbes eine so excessive Verdickung unnöthig. Die Randdicke beträgt relativ nur etwa  $\frac{1}{4}$  von der des Walrosses, die Scheiteldicke etwa  $\frac{1}{3}$ . Auch die Verdickung des Randes gegenüber dem Scheitel ist geringer, sie beträgt nur etwa das 2,5fache, beim Walross das 3,5fache.

Noch eine Eigenthümlichkeit weist die Hornhaut der Bartenwale auf, die sonst bisher noch nirgends gefunden worden ist, ich meine die oben genauer beschriebene Ausbildung des Hornhautepithels. Es ist hier nicht, wie bei andern Säugethieren, eine oberflächliche Schicht verhornt, die mit ziemlich glatter Contour gegen das tiefere lebende Gewebe abgesetzt wäre, sondern von der verhornten Schicht aus gehen verhornte Zapfen zwischen den lebenden, tiefen Epithelzellen hindurch und verbinden sich, an der Basis kegelförmig verbreitert, mit der *Elastica anterior*.

Die Bedeutung dieser Ausdehnung der Verhornung kann kaum zweifelhaft sein. KÜKENTHAL hat gezeigt, dass die Epidermis durch Ausbildung mächtiger Epithelzapfen sich gewissermaassen im Unterhautgewebe verankert, um nicht bei der mächtigen Reibung, die sie

auszuhalten hat, wenn das Thier schwimmt, abgerissen zu werden. Dasselbe Princip kommt hier zur Anwendung. Die verhornte Schicht, die bei Landthieren glatt auf den tiefern lebenden Zellschichten aufliegt, würde bei rascher Bewegung abgerissen werden, die Hornhautzapfen aber verankern die Hornschicht an der *Elastica anterior* und halten sie so fest.

Dieselbe Wirkung hat aber auch die Form der Verhornung, die *Balaena* aufweist, hier sind alle Zellen des Hornhautepithels bis zu den tiefsten Schichten herab von einem gegen die Oberfläche dichter werdenden Maschenwerk von verhornter Substanz umgeben, wie es sich auch bei den Denticeten (s. u.) findet.

### Die Hornhäute der Zahnwale.

Wiederum anders als bei den übrigen Ordnungen gestaltet sich die Ausbildung der Cornea bei den Denticeten. Bei der grossen Geschwindigkeit, mit der sie schwimmen, bei der Fähigkeit mancher, in enorme Tiefen zu tauchen (taucht doch der *Hyperoodon* nachweislich Hunderte von Metern tief), muss ihre Cornea ganz vorzüglich auf Druckfestigkeit construirt sein. Da überrascht es zunächst, wenn man Hornhäute findet, die erheblich grösser sind als jene der Bartenwale. Auch sie haben elliptische Gestalt, und das Verhältniss ihrer Durchmesser zu den Bulbusdurchmessern schwankt in horizontaler Richtung zwischen 1,67 und 2,7, in verticaler zwischen 2,6 und 3,1. Der Grund, weshalb bei so mächtiger Beanspruchung auf Druckfestigkeit doch eine ziemlich bedeutende Hornhautgrösse gewahrt wird, dürfte ein optischer sein. Je tiefer ein Thier taucht, um so schwächer wird die Beleuchtung, bei der es sehen muss, gerade in diesen dämmerigen Tiefen aber sucht z. B. der *Hyperoodon* seine aus Tintenfischen bestehende Nahrung, gerade hier ist also das Sehen für ihn von grösstem Werth, und da, wie wir oben hörten, die Grösse der Cornea in so fern für die optischen Verhältnisse von Wichtigkeit ist, als die peripheren Netzhauttheile bei grösserm Cornealbogen mehr Licht erhalten, müssen wir darin, dass die Cornea nicht stärker verkleinert ist, eine Anpassung an das Sehen bei sehr schwacher Beleuchtung in grossen Tiefen erblicken.

Auch die absolute Grösse der Thiere muss berücksichtigt werden. *Phocaena*, die kleinste Form hat die relativ grösste Cornea. Von den beiden grossen Formen *Hyperoodon* und *Delphinapterus* aber hat der zwar grössere, aber auch in bedeutendere Tiefen tauchende

*Hyperoodon* die grössere Cornea, wie gesagt, ein Erfolg optischer Anpassung.

Die Cornea von *Phocaena communis* zeigt wieder, wie die Schwächung, welche das Corneagewölbe durch Vergrösserung der Spannweite erfährt, durch Verdickung ausgeglichen wird. *Phocaena* hat die relativ dickste Hornhaut unter den Zahnwalen. Unter allen Wassersäugethieren hat nur *Odoboenus* eine stärkere, im Zusammenhang mit der noch grössern Cornea.

Als Wirkung thermischer Reize erscheint wieder das Auftreten der grossen, röhrenartigen Lymphräume, die etwas anders ausgebildet sind als bei den Pinnipediern (s. speciellen Theil).

Wie aus den Textfiguren AA und BB ersichtlich, ist die Cornea von *Phocaena* ziemlich stark gewölbt. Diese Erscheinung hängt offenbar damit zusammen, dass das prääquatoriale Segment bei *Phocaena* viel höher ist als bei *Delphinapterus* und *Hyperoodon*, so dass die Sclera nicht so sehr seitlich, sondern mehr von unten an die Cornea herantritt und diese daher stärker gewölbt sein muss, wenn die Richtung des Druckes, den sie auf die Sclera ausübt, in das Widerlager (die Sclera) hineinfallen soll.

*Hyperoodon* hat, wie wir sahen, aus optischen Gründen eine grössere Cornea als *Delphinapterus*; soll sie trotzdem ebenso fest sein, so muss dies durch grössere Verdickung erreicht werden. Dieser theoretischen Forderung entsprechen die Thatsachen; die Cornea von *Hyperoodon* ist im Scheitel mehr als doppelt so dick wie die des Weisswals und auch am Rande erheblich stärker. Die thermischen Anpassungen in Bezug auf die Ausbildung der Lymphräume gestalten sich bei beiden ziemlich gleich. In der Randverdickung ist die Form der Lymphröhren rund oder oval, gegen die camerale Fläche hin wird sie lang gestreckt, und diese Gestalt haben die Lymphräume auch im Hornhautscheitel. Es scheint hierin eine Anpassung an die Richtung der Linien grösster Spannung innerhalb der Hornhäute zu liegen. Bei *Delphinapterus* sieht man z. B. im Scheitel, wie die erweiterten Lymphräume sich auf die Mitte der Cornea propria beschränken. Nach der Vorder- und Hinterfläche zu verschwinden die Röhren und machen den engen Lymphspalten Platz (s. Taf. 2, Fig. 4). Dieses Bild erinnert unwillkürlich an die Vertheilung der Knochensubstanz im Röhrenknochen: die Markhöhle, in der sich die abscheuernden Kräfte gegenseitig aufheben, wird ausgespart. Ebenso werden hier die unterzubringenden Lymphröhren in die Mitte der Cornea gelegt, die Aussen- und Innenfläche dagegen werden aus eng gefügten Lamellen

aufgebaut, entsprechend der Compacta des Knochens. Noch eine Anpassung zeigt die Hornhaut in dem Verhalten des Hornhautepithels, eine Anpassung, die eine vollständige Analogie zu der bei Bartenwalen beschriebenen Verankerung des Epithels bildet und sicher denselben Zweck hat. Es sind bei den Zahnwalen (bei *Phocaena* konnte dies nicht festgestellt werden) die sämtlichen Zellen des Epithels von verhornter Substanz umspinnen; die einzelnen Lamellen dieses Maschenwerks verbinden sich unter kegelförmiger Verbreiterung mit der starken *Elastica anterior* (s. Taf. 2, Fig. 5). Wir sahen schon, dass auch *Balaena mysticetus* diese Art der Verhornung zeigt, und auch bei den Pinnipediern, bei denen ja meist die Verhornung keine Besonderheiten aufweist, finden sich Formen (*Otaria*, *Halichoerus*), bei denen die Existenz eines solchen verhornten Maschenwerks unzweifelhaft nachgewiesen werden konnte.

Für die Pinnipieder ist die Erklärung der Verhornung als mechanische Anpassung nicht sehr wahrscheinlich, und diese Befunde legen vielleicht den Gedanken nahe, dass es die directe Einwirkung des Seewassers sein könnte, die die Zellen des Hornhautepithels veranlasst, eine solche Hülle auszuschleiden. Dass trotzdem bei den Walen der Epithelverhornung die Bedeutung einer mechanischen Befestigung des Hornhautepithels zugesprochen werden muss, scheint mir sehr wahrscheinlich und auch nicht im Widerspruch mit dem Vorkommen derselben Einrichtung bei Pinnipediern. Mag die Ursache der Verhornung bei diesen direct in der Einwirkung der 3—4proc. Salzlösung des Seewassers zu suchen sein, mag es sich um einen complicirtern Vorgang chemischer Anpassung handeln, entstanden scheint die Verhornung nicht unter der Wirkung mechanischer Reize. Es ist aber aus dieser Entstehungsgeschichte doch keineswegs zu deduciren, dass dieses Gebilde, wenn es einmal da ist, nicht auch noch mechanische Verwerthung finden könnte. Wir würden dann voraussetzen, die Verhornung, die primär eine chemische Anpassung darstellte, hätte secundär die Bedeutung einer mechanischen Anpassung erhalten, die möglicher Weise für das Auge als Ganzes wichtiger ist als die primäre Anpassung. Dafür, dass tatsächlich das mechanische Moment eine Rolle bei der Form der Ausbildung dieser Verhornungen zu spielen im Stande ist, scheint mir die Art derselben bei *Balaenoptera* zu sprechen, bei der nur bestimmte Bezirke verhornt sind, diese aber ganz, bis zur *Elastica anterior* herunter, während die übrig bleibenden Zellen keine Verhornung erkennen lassen. Die chemischen Einwirkungen würden doch wohl auf gleich tiefe Zellschichten des Hornhautepithels als wesentlich gleich zu denken sein.

## 2. Die Sclera.

Die Function der Sclera ist erheblich einfacher als die der Cornea; sie ist zunächst eine mechanische und besteht darin, dem Bulbus eine feste Form zu verleihen. Die Dicke der Sclera ist dem entsprechend bis zu einem gewissen Grad von der absoluten Grösse eines Thiers, jeden Falls von der seiner Orbita abhängig, denn ein grösseres Thier hat im Allgemeinen grössere, stärkere Augenmuskeln, deren Zug gegenüber die Sclera in erster Linie formbeständig bleiben muss. So finden wir unter den Landsäugethiere die dicksten Sclerae beim Elephanten und Pferd und den übrigen Arten mit grossen Augen (LEUCKART, 31, p. 196).

Für die Form des scleralen Antheils des Bulbus sind aber noch andere als rein mechanische Gesichtspunkte maassgebend, es sind optische Verhältnisse für sie mit bestimmend.

Die Brennweite eines für Luft eingestellten Auges wird grösser, sobald das Auge in Wasser kommt, die entworfenen Bilder würden hinter der Retina entstehen. Um sie wieder in die Fläche der Retina zu bringen, muss entweder die Brechkraft der Linse gesteigert oder die Axe des Auges verlängert werden. In so weit der letztere Weg eingeschlagen ist, kommen optische Anpassungserscheinungen in der Form der Sclera zum Ausdruck. Bei den Pinnipediern macht es keinen wesentlichen Unterschied, ob man bei dieser Betrachtung die äussere oder innere Maasse der Sclera anwendet, bei den Walen aber können für die Frage, ob optische Anpassung stattgefunden hat, nur die innere Dimensionen verwerthet werden.

Bei den Pinnipediern ist dieser Weg wirklich eingeschlagen. Die relativ kürzeste Augenaxe, d. h. den am meisten elliptischen Bulbus hat *Macrorhinus* (s. speciellen Theil S. 104). Der von *Phoca barbata* ist schon viel weniger elliptisch, und der von *Ph. vitulina* weicht nur wenig von der Kugelform ab, ebenso wie der von *Otaria* und *Hali-chocrus*. Bei *Odobenus* ist die Anpassung in dieser Richtung nicht weit gegangen, der Bulbus ist fast so elliptisch wie bei *Macrorhinus*, es scheint also hier durch die Linse allein der Ausgleich erreicht zu sein. Dasselbe ist auch bei sämtlichen Walen der Fall, Zahn- wie Bartenwale zeigen einen in der Richtung der Axe stark verkürzten Innenraum, und hier wissen wir auch durch MATTHIESSEN, dass thatsächlich durch die erhöhte Brechkraft der Linse es ermöglicht ist, dass die Bilder in der Retina entstehen.

Die Sirenen wiederum haben denselben Weg eingeschlagen wie die Pinnipedier. Allerdings stützt sich diese Auffassung nur auf das Verhalten älterer Embryonen, aber es tritt zu stark hervor, als dass es unerwähnt bleiben dürfte. Es ist hierbei interessant, dass die Verlängerung der Axe bei *Halicore* viel bedeutender ist als bei *Manatus*. Zum Verständniss dieser Erscheinung gelangen wir wohl, wenn wir daran denken, dass *Manatus* im Süßwasser lebt, wo, wie MATTHIESSEN sagt, die Cornea „wie eine sehr schwache Collectivlinse“ wirkt, also immerhin noch eine geringe Unterstützung der Linse bildet, während sie im Seewasser „wie eine sehr schwache Dispersivlinse“ wirkt, d. h. der Werth ihrer Brechkraft von dem der Linse subtrahirt wird.

Natürlich ist dies nur einer der beiden möglichen Deutungsversuche, es könnte ja auch die Brechkraft der Linse bei diesen beiden Formen so verschieden sein, dass sich daraus die verschiedenen Axenlängen erklärten.

Mit dieser Erscheinung der Verlängerung der Bulbusaxe darf eine andere nicht verwechselt werden, die viel weiter verbreitet als jene bei den Wassersäugethieren vorkommt. Es ist die Erscheinung, dass sich das Verhältniss des prääquatorialen Segments des Bulbus zum Augengrund, ausdrückt in den Verhältnissen ihrer Höhen, in der Weise verändert, dass das prääquatoriale Segment kleiner, der Augengrund aber grösser wird. Beim Walross ist diese Vergrößerung schon deutlich erkennbar, viel stärker aber tritt sie bei den Zahnwalen und am stärksten beim Finwal hervor, bei dem die Höhe des prääquatorialen Segments nur 1:4,87 der Höhe des Augengrundes beträgt.

Die biologische Bedeutung dieser Vergrößerung liegt wohl darin, dass das Gesichtsfeld des einzelnen Auges hierdurch wesentlich vergrössert wird. Beim Menschen und überhaupt bei den Formen mit flachen Linsen, kann in den peripheren Theilen der Netzhaut kein auch nur einigermaassen verwerthbares Bild von Gegenständen der Aussenwelt entstehen, die Brechungsverhältnisse einer flachen Linse sind derart, dass nur nahezu centrale Strahlen zu einem Bild vereinigt werden. Bei einer kugligen oder doch nahezu kugligen Linse ist aber auch für Strahlen, die einen bedeutenden Winkel mit der Axe bilden noch die Vereinigung zu Bildern möglich, und diese können dann, vorausgesetzt, dass die Retina in der nöthigen Entfernung von der Linse liegt, verwerthet werden.

Es handelt sich also darum, den Augengrund in der Fläche einer mit der Linse concentrischen Kugelschale möglichst weit auf Kosten des prääquatorialen Segments zu vergrössern.

Eine solche beträchtliche Vergrösserung des Sehfeldes des einzelnen Auges ist gerade für Wale, bei denen sie ja bei weitem am stärksten ausgebildet ist, deshalb von grösster Bedeutung, weil sie, wie unten gezeigt werden soll, nicht im Stande sind, ihre Augen zu bewegen. Gerade durch die fortwährende Bewegung der Augen aber gleichen wir ja bekanntlich den Nachtheil aus, dass nur ein geringer Theil unserer Retina scharfe Bilder erhält und dementsprechend auch nur dieser Theil die Einrichtungen zu ihrer Reception hat.

Die Dickenverhältnisse der Sclera sind wesentlich von mechanischen Momenten abhängig.

Die Sclera der Pinnipedier bereitet dem Verständniss weit mehr Schwierigkeiten als die der Wale. Sie scheint durchaus ungeeignet, einen auch nur einigermaassen erheblichen Druck ohne Deformation auszuhalten: denn gerade im Aequator, wo der vordere Bulbustheil wie ein Gewölbe auf den Augengrund sich aufsetzt, wo man also verstärkte Widerlager für diese Gewölbe erwarten müsste, gerade hier ist die Sclera derart verdünnt, dass sie am conservirten Auge Falten zeigt und zusammenfällt, mit Ausnahme des Walrossauges, das, entsprechend der Lebensweise des Thieres, gegen höheren Wasserdruck resistent erscheint und bei dem die äquatoriale Verdünnung nur schwach hervortritt.

Welchen Zweck mag die äquatoriale Verdünnung haben?

Für die Beantwortung dieser Frage ist vielleicht die Beobachtung von Werth, dass die verdünnte äquatoriale Zone gerade in der Fläche des knöchernen Orbitalrings liegt; der ganze vordere Bulbustheil ist in Fett- und namentlich auch in Muskelpolster eingebettet. Sicher ist er in dieser Lage häufig Zerrungen ausgesetzt. Wäre er fest mit dem Augengrund verbunden, so würden sich diese Zerrungen leicht im Gebiet der Retina bemerkbar machen, was höchst nachtheilig für das Sehen wäre. Die Pars optica retinae reicht aber nur bis zum Aequator, hier geht sie in das Epithel der Ciliarfortsätze über. Wenn nun der vordere Bulbusabschnitt, der keine recipirenden Elemente enthält, in Folge der äquatorialen Verdünnung gelenkartig gegen den Augengrund verschiebbar ist, so hat eine Zerrung dieses Theils für das Sehen nichts zu bedeuten.

Dieser Erklärungsversuch soll übrigens nur mit grösster Reserve gewagt werden ob er das Richtige trifft, lässt sich zur Zeit nicht entscheiden.

Die Verdickung der Sclera im Augengrund dürfte wesentlich unter dem Gesichtspunkt der Formbeständigkeit des Bulbus gegenüber dem Zuge der starken Augenmuskeln, besonders der Retractoren, zu beurtheilen sein.

Wesentlich klarer liegen die Verhältnisse bei den Walen. Auch ihre Sclera hat einen Bezirk, in dem sie erheblich verdünnt ist. Es ist hier aber nicht die äquatoriale Zone, sondern vielmehr der vor dem Aequator gelegene Sulcus corneae, den die Verdünnung trifft.

Das mechanische Princip, das dieser Einrichtung zu Grunde liegt, die bei den beiden Ordnungen der Wale getroffen ist, ist nicht schwer einzusehen. Wir sahen vorher bei Betrachtung der Cornea, dass unter den hier gegebenen Verhältnissen eine flache Cornea dem Druck gegenüber viel widerstandsfähiger ist als eine stark gewölbte. Dasselbe Princip kommt hier zur Anwendung: Das vor dem Aequator gelegene Segment des Bulbus ist bei den meisten Thieren nicht viel schwächer gewölbt als der Augengrund, bei den Walen aber ist die Wölbung dieses Theils, der hier in seiner ganzen Ausdehnung dem Sulcus corneae entspricht, ungemein flach.

Betrachten wir die schon im Aequator mächtig dicke Sclera als das Widerlager, über das der Sulcus corneae gewölbt ist, so haben wir wieder ein flaches Gewölbe mit starken Widerlagern und dünnem Gewölbescheitel, dessen Druckrichtung in das Widerlager hineinfällt, also gut fundirt ist.

Ob übrigens nicht auch bei Walen das Moment der Formbeständigkeit des Bulbus gegenüber dem Zuge der mächtigen Augenmuskeln eine grössere Bewerthung verlangt, als in der obigen Darstellung geschehen, das ist eine Frage, über die ich nicht zu voller Klarheit gelangt bin.

Sehr wahrscheinlich ist der Mechanismus der Formbildung der Sclera überhaupt viel complicirter, als es nach der gegebenen Darstellung scheint, doch wären zu seiner Aufklärung Kenntnisse in der höhern Mathematik erforderlich, wie ich sie nicht besitze.

#### Bulbusgrösse.

Es mögen hier einige Bemerkungen über die Grösse der Bulbi im Vergleich zur Grösse der ganzen Thiere Platz finden.

Aus optischen Gründen ist für ein Wasserthier, das bei schwacher Beleuchtung zu sehen hat, ein grosser Bulbus wünschenswerth, aus

mechanischen dagegen ein kleiner, der leichter widerstandsfähig gegen Druck construirt werden kann.

Unter den Pinnipediern haben *Otaria* und *Macrorhinus* die relativ grössten Bulbi, sie sind im Vergleich zur Länge der Thiere etwa ebenso gross wie das menschliche Auge.

Kleiner sind die Bulbi des Genus *Phoca*, aber auch sie sind noch recht gross. Den bei weitem kleinsten Bulbus, der nicht ganz  $\frac{1}{3}$  der relativen Grösse erreicht, die *Macrorhinus* aufweist, hat *Odoboenus*, in Anpassung an seine Lebensweise. Walross und Elefantenrobbe können in dieser Hinsicht verglichen werden, da sie in ihrer absoluten Körperlänge einander ziemlich nahe stehen. Für Thiere, die sehr verschieden gross sind, lässt sich die Vergleichung nicht durchführen, da das Wachsthum des Auges mit dem des übrigen Körpers erfahrungsgemäss nicht gleichen Schritt hält, so dass kleine Thiere *ceteris paribus* relativ grössere Augen haben als grosse.

Dieses Moment müssen wir bei Betrachtung der Walaugen berücksichtigen. Die Bartenwale lassen sich wegen ihrer enormen Grösse mit keiner der andern Gruppen vergleichen, sondern nur unter einander. Es wurde schon im speciellen Theil hervorgehoben (s. S. 225), dass das Auge der Glattwale sehr erheblich viel kleiner ist als das der Furchenwale, während diese unter einander gut übereinstimmen.

Unter den Denticeten hat wieder die kleinste Form *Phocaena* das relativ grösste Auge, sie kann kaum mit den um das Mehrfache grössern Formen *Delphinapterus* und *Hyperoodon* verglichen werden. Diese aber sind in ihrer Länge nicht so sehr verschieden, so dass wir, wenn sie unter gleichen Lebensbedingungen lebten, etwa gleich grosse Bulbi bei ihnen erwarten könnten. Wenn nun *Hyperoodon* einen relativ so wesentlich kleinern Bulbus hat als der Weisswal, so muss man dies wohl auf Rechnung mechanischer Anpassung setzen.

#### Asymmetrie des Bulbus.

Bei den Pinnipediern sind die Bulbi durchaus symmetrisch gebaut, bei den Walen dagegen findet man durchgängig eine sehr deutlich erkennbare Asymmetrie.

Beim Finwal ist der obere und temporale Abschnitt des Bulbus beträchtlich grösser als der untere nasale.

Bei den Zahnwalen tritt die Asymmetrie in der horizontalen Axe nicht hervor, sehr deutlich aber macht sie sich in verticaler Richtung bemerklich, und es ist stets der obere Theil des Bulbus der grössere. Nur beim Weisswal tritt die Asymmetrie kaum hervor.

Diese Vergrößerung des obern Bulbusabschnitts weist darauf hin, dass er besonders functionell beansprucht wird, hier haben wir, wie unten noch aus andern Gründen gezeigt werden wird, den Bezirk des deutlichsten Sehens zu suchen, womit schon gesagt ist, dass die wichtigste Gegend des Gesichtsfeldes für den Wal nach unten liegt, eine Anschauung, die noch mehrfach begründet werden wird.

Die Asymmetrie des Bulbus weist auch auf geringe oder gänzlich mangelnde Beweglichkeit hin. Wir dürfen zwar nicht die Kugelform als Bedingung starker Beweglichkeit postuliren, immerhin aber doch eine symmetrische Gestalt, die Gestalt eines „Rotationskörpers“.

### 3. Chorioidea und Tapetum lucidum.

Die eigentliche Aderhaut hat die Function, das Auge zu ernähren, speciell dem Sinnesepithel der Retina reichlich Blut und mit ihm Nahrungsstoffe zu- und Zerfallsproducte wegzuführen. Bei den Augen der Wassersäugethiere käme vielleicht noch die durch starke Ausbildung der Chorioidea bewirkte Erwärmung in Betracht. Nun aber gewinnt bei den Wassersäugethieren ein Theil der Chorioidea eine ganz besondere eigenthümliche Ausbildung und übernimmt eine der Chorioidea im übrigen fremde optische Function. Es ist die auch bei andern Thieren weit verbreitete Schicht der Chorioidea, die man allgemein als Tapetum lucidum bezeichnet. Seine Wirkungsweise ist durchaus nicht klar, vielleicht ist der im Folgenden geäußerte Gedanke geeignet, ein Verständniss derselben zu eröffnen.

Alte wie neue Forscher sind darüber im Wesentlichen einig, dass das Tapetum lucidum dazu dient, das Sehen bei schwacher Beleuchtung zu ermöglichen. Schon BRÜCKE sprach dies 1845 aus, und seine Anschauung ist bis heute durch keine neue ersetzt. Er sagt (9, p. 388): „Ich habe gezeigt, wie in der That ein Thier, welches ein Tapetum besitzt, da noch deutlich sehen kann, wo ein anderes Thier mit gleicher Reizbarkeit der Nervenhaut, aber ohne Tapetum, sich schon im Dunkeln befindet.“ Auch BERLIN äussert sich in diesem Sinne.

Es entsteht nun aber die Frage, in welcher Weise das Tapetum diese Wirkung zu Stande bringt. BRÜCKE giebt folgende Erklärung: Das Licht geht durch die Netzhaut und reizt dieselbe; dann wird es am Tapetum reflectirt, geht abermals durch die Netzhaut und reizt dieselbe Stelle auf ihr noch einmal. Durch diese Summation, durch die doppelte Einwirkung desselben Bildes auf die gleiche Netzhautstelle wird der Schwellenwerth für die Netzhaut überschritten,

und das Bild kann nun wahrgenommen werden. Es entsteht also nach dieser Anschauung das Bild doppelt, jeder Lichtpunkt wird zweimal an derselben Netzhautstelle abgebildet.

Die für diese Theorie günstigste Voraussetzung ist offenbar die, dass das Tapetum wie ein optisch fehlerfreier Spiegel wirkt. Aber selbst unter dieser Annahme kann das Bild eines Punktes nicht doppelt entstehen. Das Tapetum würde nämlich einen Hohlspiegel darstellen, ein solcher aber entwirft von Lichtpunkten, die innerhalb seiner Brennweite liegen, überhaupt keine reellen Bilder, sondern nur virtuelle hinter dem Spiegel. Vor demselben entstehen nur Zerstreuungskreise.

Es wäre nun ja leicht möglich, dass diese angenommenen Zerstreuungskreise sehr klein wären und so das Sehen noch beförderten, aber wir haben ja die falsche Voraussetzung gewählt, dass das Tapetum ein Spiegel sei, das ist es in der That nicht. Es stellt vielmehr eine rauhe Fläche dar, was, abgesehen von allem andern, schon durch den Durchtritt der Gefäße der Chorioidea bewirkt wird. Makroskopisch erscheint das Tapetum wie von lauter Nadelstichen dicht durchbohrt. Das Licht dringt nun in das Tapetum ein und wird in den verschiedensten Richtungen ganz unregelmässig reflectirt. Von der Entstehung eines secundären Bildes kann nicht im entferntesten die Rede sein, die Netzhaut wird ganz diffus gereizt.

BRÜCKE gelangt zu seiner Anschauung durch folgende Alternative: entweder muss das Licht nach seinem Durchgange durch die Retina absorbirt werden (wie beim Menschen), oder wenn es reflectirt wird wie bei den Tieren mit Tapetum, muss das reflectirte Licht dieselbe Netzhautstelle reizen, die es vorher gereizt hat, denn eine diffuse Beleuchtung der Netzhaut müsste das Sehen beträchtlich stören.

Diese Problemstellung ist falsch. Es hat sich vielmehr die Theorie der Wirkung des Tapetums mit den folgenden beiden Thatsachen abzufinden.

1) Thiere mit Tapetum sehen *ceteris paribus* bei schwacher Beleuchtung besser als solche ohne Tapetum.

2) Bei Thieren mit Tapetum ist in dem Bezirk desselben die Netzhaut vollständig diffus (schwach) beleuchtet.

Die Frage ist nun die: Können wir uns ein Bild davon machen, wie eine solche diffuse „Nebenbelichtung“ der Retina förderlich für das Sehen im Dämmerlicht ist?

Ich glaube, diese Thatsache widerspricht unsern allgemeinen physiologischen Anschauungen in keiner Weise, wir kennen vielmehr Erscheinungen, die nach meiner Ansicht vollständige Analogien zu derselben bilden.

Es sind alle die Fälle, in denen durch schwache oder sogar subminimale Reize (letzteres trifft hier vielleicht noch besser zu) die Erregbarkeit der lebendigen Substanz erhöht wird. Gerade im Nervensystem spielen diese Erscheinungen eine grosse Rolle.

EXNER<sup>1)</sup> hat sie unter der Bezeichnung der „Bahnung“ beschrieben. Das Experiment, welches das Vorhandensein einer solchen Bahnung beweist, ist folgendes: Eine Kaninchenpfote wird durch den elektrischen Strom subminimal gereizt, sie bleibt also in Ruhe. Lässt man nun vom Gehirn aus einen gleichfalls subminimalen elektrischen Reiz auf die Pfote einwirken, so summiren sich diese Reize, und es kommt zu einer Zuckung. War schon bei peripherer Reizung eine Zuckung vorhanden, so wird sie verstärkt.

In vollständiger Analogie hiermit kann man sich den Vorgang im Auge in folgender Weise denken: Wenn im schwachen Dämmerlicht auf der Netzhaut eines Thieres, das kein Tapetum hat, ein Bild entworfen wird, so kann dies nicht mehr wahrgenommen werden. Wird dagegen die Netzhaut ausser durch das Licht des Bildes noch durch die an sich subminimalen Lichtreize erregt, die das Tapetum ganz diffus aussendet, so wird durch diese Unterschwellenreize die Erregbarkeit der Retina so weit gesteigert, dass das Bild, welches ohne Tapetum nicht gesehen werden könnte, jetzt zur Reception gelangt.

Diese Auffassung der Wirkung des Tapetums, nach der sein Werth darin liegt, dass es die Erregbarkeit der Retina durch Zusage subminimaler Reize steigert, hat den Vortheil, dass sie sich auch auf andere Erscheinungen anwenden lässt, die meines Wissens zur Zeit noch nicht dem physiologischen Verständniss näher gebracht sind. Ich meine das Auftreten des sog. aphakischen Raumes bei Tiefseefischen, wie es besonders TH. BEER beschreibt und abbildet.

Es giebt Tiefseefische, bei denen die Iris so schmal ist, dass sie nasal und temporal nicht den Linsenrand bedeckt, es entsteht dadurch

---

1) Entwurf einer physiologischen Erklärung der psychologischen Erscheinungen, 1894; citirt nach ADAMKIEWICZ: Ueber die sogenannte „Bahnung“, in: Z. klin. Medic., 1898.

zwischen diesem und dem Pupillarrand der Iris jederseits eine Oeffnung, durch die Lichtstrahlen in das Auge dringen können, ohne die Linse passirt zu haben. Dies ist also fraglos eine Nebenbelichtung, durch die das Innere des Bulbus diffus erleuchtet wird. Bei heller Beleuchtung würde eine solche allerdings sehr störend sein, bei den geringen Lichtstärken aber, um die es sich bei Tiefseefischen handelt, ist sie offenbar von Nutzen, und dieser Nutzen kann wohl nur darin bestehen, dass die Erregbarkeit der Retina durch die diffuse Nebenbelichtung gesteigert und diese so fähiger gemacht wird, die auf ihr entworfenen lichtschwachen Bilder zu recipiren. Wie wir durch BRAUER's (115) neue Publication wissen, fehlt bei manchen Tiefseefischen die Iris überhaupt völlig, diese stellen also eine Weiterbildung der von BEER beschriebenen Verhältnisse dar.

Die Erwähnung des aphakischen Raumes bei Tiefseefischen ist übrigens keine Abschweifung vom Thema, denn wie unten bei Besprechung der Iris gezeigt werden soll, ist es als sicher anzusehen, dass auch bei Walen sich diese Einrichtung findet.

Endlich bin ich in der Lage, noch eine Erscheinung mittheilen zu können, die unter dem gleichen Gesichtspunkt wie das Tapetum lucidum und der aphakische Raum zu betrachten sein dürfte.

BRAUER (115) hat eine neue Gruppe von Leuchtorganen bei Tiefseefischen beschrieben, die am Rande des Auges sitzen und nach aussen durch Pigment abgeblendet sind, so dass sie ihr Licht nur in das Auge selbst hineinwerfen können<sup>1)</sup>.

Ueber die Bedeutung dieser Organe war BRAUER noch zu keiner endgültigen Ansicht gekommen, Der Thatbestand ist hier ganz ähnlich wie beim aphakischen Raum: es gelangt Licht, in diesem Falle von einem Theile des Thieres selbst ausgehend, in das Auge und bewirkt offenbar eine diffuse Erleuchtung des Augenhintergrundes. Die Bedeutung dieser Einrichtung glaube ich nur darin sehen zu können, dass auch hier wieder durch schwache Nebenbelichtung die Erregbarkeit der Retinaelemente derart gesteigert wird, dass sie nunmehr im Stande sind, auf die schwachen Reize des lichtschwachen Retinabildes hin anzusprechen.

Noch eine Frage ist hier zu erörtern, die Frage nach der Entstehung der Farben des Tapetums. Die einfachste Möglichkeit

---

1) Wie ich aus einer mündlichen Mittheilung weiss, hat Herr Prof. BRAUER diese Leuchtorgane viel weiter verbreitet gefunden, als aus seiner ersten vorläufigen Publication ersichtlich ist.

hat BRÜCKE ausgesprochen. Er sagt: Das Tapetum fibrosum besteht aus Fasern, die wellenförmig gekrümmt, glatt und durchsichtig sind und (9, p. 396) „durch Lichtinterferenz die Farben des Tapetums“ veranlassen. Das Tapetum cellulosum „besteht nur aus Zellen, die als dünne Plättchen Lichtinterferenz und dadurch die Farben des Tapetums erzeugen“.

Wären es die Fasern oder Zellblättchen, die als Ganzes das Licht reflectiren oder beugen, so müsste eine Aenderung dieser Elemente in Bezug auf ihre Dicke eine Veränderung der Farbe zur Folge haben, wie man an jeder Seifenblase sehen kann. Das ist aber nicht der Fall. Unter meinem Material befanden sich einige recht schlecht conservirte Stücke, an denen die Zellen des Tapetums deutlich gequollen oder in anderer Weise deformirt waren, trotzdem aber sah man an ihnen noch vollständig die charakteristischen Farben des Tapetums, wie sie an frischem oder gut conservirtem Material festgestellt werden konnten.

Die Farben müssen von bestimmten in den Zellen enthaltenen Körpern herrühren, das lehrten folgende Versuche. Alle Augen, die in 10-proc. Salpetersäure conservirt wurden, verloren binnen weniger Stunden die Farben des Tapetums vollständig; ich versuchte dies an *Phocaena* wie auch am Rind und Pferd. Bei einem Stück Tapetum vom Rind, das ich mit Salzsäure übergoss, verschwand die Farbe sofort unter Gasentwicklung ( $\text{CO}_2$  ?).

Es war anzunehmen, dass die fraglichen Körper in Form von Mikrokristallen in den Zellen des Tapetums abgelagert seien und diese Vermuthung wurde bestätigt durch Untersuchung im polarisirten Licht. Zwischen den gekreuzten Nicols erscheint das Tapetum hell auf schwarzem Grunde.

Es ist also für das sogenannte Tapetum fibrosum der Nachweis geliefert, dass Mikrokristalle die Farben verursachen. Für das Raubtiertapetum, ein sogenanntes Tapetum cellulosum, ist schon vor 30 Jahren der Nachweis von Mikrokristallen erbracht worden <sup>1)</sup>.

Ob aber diese Mikrokristalle beim Tapetum cellulosum für die Erzeugung der Farben die Rolle spielen wie im Tapetum fibrosum, scheint nach einer Beobachtung von JOHNSON (120) zweifelhaft, welcher fand, dass bei Carnivoren der Fundus die glänzenden Farben, die das

---

1) Die Originalarbeit von M. SCHULTZE war mir nicht zugänglich: Sitzung der medic. Section d. Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde in Bonn, 27. November 1871.

Augenspiegelbild bietet, nur dann zeigt, wenn der Chorioidea noch das „retinal pigment“ anhaftet, das unter dem Einfluß des Lichtes bald verblasst. Pinselt man dasselbe ab, bevor es noch verblasst ist, so findet man darunter die Chorioidea von schmutzig weisser verwaschener Farbe wie ungererbtes Leder. Beim Tapetum fibrosum der Ungulaten dagegen bleibt die Farbe nach völliger Entfernung der Retina glänzend lebhaft. Das „retinal pigment“ hat dieselbe Farbe wie bei den Carnivoren, die sich mit der Eigenfarbe des Tapetum fibrosum combinirt.

### Die Chorioidea.

Für die Entwicklung der Chorioidea der Wassersäugethiere ist ihr enormer Blutreichthum charakteristisch, eine Eigenthümlichkeit, die ja bei ihnen überhaupt sehr weit verbreitet ist, so dass man vielleicht annehmen muss, dass, abgesehen von der speciellen Function der Aderhaut für das Auge, dieselbe hier auch noch als Blutreservoir dient, eine Function, die in weitem Umfange von den venösen Geflechten übernommen wird, die ja bei Wassersäugethieren so weit im ganzen Körper verbreitet sind.

Bei weitem die dünnste Chorioidea hat unter den Wassersäugethieren *Macrorhinus*, sie ist relativ sogar etwas dünner als die menschliche. Mit der zunehmenden Anpassung an das Wasserleben steigert sich die Dicke fortwährend, sie ist beim Genus *Phoca* relativ fast 10mal so bedeutend und bei *Odoboenus* sogar mehr als 12mal.

Der Finwal hat eine Chorioidea, die relativ fast ebenso dick ist wie die bei *Phoca*. Unter den Zahnwalen hat *Phocaena* die relativ dünnste, doch ist auch sie fast 7mal so dick wie bei *Macrorhinus*. Bei weitem am stärksten aber ist die Entwicklung bei *Delphinapterus* und *Hyperoodon*, bei letzterm ist sie fast 40mal so dick wie bei *Macrorhinus*, d. h. etwa 30mal so dick (relativ!) wie beim Menschen. Ausserdem tritt besonders bei *Hyperoodon* eine erhebliche Verschiedenheit der Entwicklung in den einzelnen Theilen des Bulbus zu Tage, die Dicke schwankt um mehr als das Doppelte. Am stärksten ist sie im obern Theil des Bulbus ausgebildet. Verschiedene Anzeichen sprechen dafür, dass hier im obern Bulbusabschnitt der Bezirk des besten Sehens liegt, der dem entsprechend auch die stärkste Nahrungszufuhr erhält.

Den Abfluss der Aderhautgefäße bilden die *Venae vorticosae*. In ihrer Zahl und Anordnung zeigen sie manche Verschiedenheiten. Es ist wohl nicht viel Werth auf die Zahl der Venen als unterscheidendes Merkmal zu legen, da sie anscheinend sogar grossen indivi-

duellen Verschiedenheiten unterliegen. Bei *Phoca vitulina* fand ich beim Neugeborenen und einem Erwachsenen 5 Venen, und sie waren verschieden vertheilt, beim Neonaten lagen 2 oben, je eine in den andern Meridianen, beim Erwachsenen dagegen lagen 2 unten, oben dagegen nur eine. Ein zweites erwachsenes Exemplar aus der Ostsee zeigte 6 Venen, oben und unten je zwei. Die Venen sind ausserdem verschieden dick, so sind z. B. bei *Macrorhinus* und *Ph. barbata* die beiden nasalen Venen stärker als alle übrigen. Die auffallendste Vertheilung der Venen unter den Pinnipediern zeigt aber *Odoboenus*: unten verläuft eine schwache Vene, oben zwei, gleichfalls nur kleine, temporal sieht man zwei Venen wie die obern dicht neben einander verlaufend. Nasal findet sich zunächst eine grosse Vene, deren Breite 1 mm beträgt, ausserdem aber noch mehrere geschlängelt in der Sclera verlaufende Gefässe, deren Ursprung und Ende nicht genau festzustellen war.

Die Vortexvenen entspringen bei den Pinnipediern stets im Aequator des Bulbus und durchbrechen hier sogleich die Sclera an ihrer dünnsten Stelle.

Unter den Denticeten haben *Phocaena* und *Hyperoodon* 4 Venae vorticosae, die in den Hauptmeridianen des Bulbus verlaufen, *Delphinapterus* dagegen hat 5, 2 davon gehören dem obern Bulbusabschnitt an.

Am interessantesten ist das Verhalten der Venae vorticosae aber bei *Balaenoptera physalus*. Es ist bei ihm die Aufgabe zu lösen, durch die mächtig verdickte Sclera des stark elliptischen Bulbus die Venen hindurchzuführen. Dies ist in folgender Weise gelöst. Von dem mächtigen Geflecht der Ciliargefässe, das bekanntlich den Opticus der Wale umhüllt, dringen in horizontaler Richtung nasal und temporal je ein Ausläufer in die Sclera ein bis weit nach vorn in die Nähe der Grenze des Augengrundes gegen den Sulcus corneae. Die Verbindung zwischen diesem Raum und den Gefässen der Chorioidea bildet eine einfache Röhre, die für die Vortexvene Platz bietet. Oben und unten fehlen diese Ausläufer völlig, trotzdem müssen hier aber Röhren in der Sclera ausgespart bleiben, die es der obern und untern Vena vorticiosa möglich machen, den Bulbusraum zu verlassen. Diese Röhren sind nur dünn und treten, ohne den grossen Plexus der Ciliargefässe zu erreichen, bald aus der Sclera aus. Die horizontalen Vortexvenen verlaufen in den Ausläufern des Plexus.

Der Grund für den grossen Unterschied im Verlauf der Venen

ist ein rein mechanischer. Der Bulbus hat die Form eines Ellipsoids, ein solcher Körper aber hat zwei Indifferenzonen, in denen sich alle Kräfte gegenseitig aufheben, ganz wie die abscheuernden Kräfte im Innern der Röhrenknochen. So wie bei diesen die Markhöhle, werden auch hier diese Räume ausgespart. Die Indifferenzonen liegen aber in der Richtung der grossen Axe, also horizontal, und zwar in der Brennpunktlinie des Ellipsoids. Da die Sclera durch zwei Ellipsoide begrenzt ist, deren Axen gegen einander verschoben sind, würde eine genaue Berechnung der Indifferenzzone wohl schwierig sein; sie ist aber auch für unsern Zweck überflüssig, da schon ohne zahlenmässige Berechnung angegeben werden kann, dass die Gegend der Ausläufer des Plexus eben die der Indifferenzonen sein muss. In der Richtung der Kleinaxe giebt es keine solche Zone, und so ist hier nur der für die Vortexvenen absolut notwendige Raum aufgespart. Auch *Balaena mysticetus* zeigt dieselbe Anordnung.

Bei den Zahnwalen finden wir keine solchen Plexusausläufer. Der Grund, weshalb hier die Ausläufer, auch die horizontalen, fehlen, liegt wohl darin, dass die Bulbi der Zahnwale nicht so stark elliptisch sind wie die der Bartenwale. Es verlaufen hier alle 4 oder 5 Vortexvenen als feine Röhren unmittelbar unter der Oberfläche der Sclera und verlassen sie bald. Eine Andeutung der horizontalen Ausläufer ist übrigens doch vorhanden. Nahe dem hintern Augenpol ist die Sclera ziemlich stark elliptisch, und hier dringt nasal und temporal vom Opticus der Plexus der Ciliargefässe allerdings nur wenige mm tief in die Sclera ein.

ESCHRICHT hat ein Gebilde beschrieben, das er *Sinus circularis chorioideae* nennt. Er glaubt, es läge im Aequator des Bulbus ein „kreisförmiger Blutbehälter“, aus dem die Vortexvenen (deren er für *Phoca vitulina* 5 angiebt) entspringen. Von aussen, wo im dünnen Aequator die dunkle Chorioidea durch die Sclera durchschimmert, macht es allerdings den Eindruck, als läge hier ein breiter Blutraum. Das ist aber nicht der Fall, der Bau der Chorioidea ist hier ganz derselbe wie an andern Stellen, höchstens ist das Stratum vasculosum stärker entwickelt. Bei *Phoca barbata* ist die Chorioidea im Aequator sehr erheblich verdickt (s. Fig. C [S. 116] *ü. ch.*), doch kommt diese Verdickung nur in geringem Maasse durch Vermehrung oder Vergrösserung der Blutgefässe zu Stande, sondern durch die starke Entwicklung der glatten Musculatur, die im Zusammenhang mit dem *Musculus ciliaris* behandelt werden wird.

Der ungemein reichen Versorgung mit Blut, die das Auge der Wassersäugethiere erfährt, entspricht auch eine stärkere Entwicklung der Lymphräume. Sie bezieht sich besonders auf den perichorioiden Lymphraum.

Bei allen Wassersäugethieren stellt die Lamina suprachorioidea ein weitmaschiges Gewebe zarter Fasern dar und enthält viel Lymphgerinnsel. Besonders auffallend zeigt unter den Pinnipediern *Phoca vitulina* diese Eigenschaft. Hier wird der perichorioide Lymphraum bis 1 mm dick und besteht aus etwa 12 über einander liegenden Lamellensystemen, die die einzelnen Abtheilungen des Raumes begrenzen.

Viel weiter noch gehen in der Ausbildung dieses Raums die Zahnwale. Bei *Hyperoodon* hat er eine maximale Dicke von 3,2 mm, seine sehr ungleichmässige Ausbildung ist im speciellen Theil (s. S. 276) beschrieben.

Für die Pinnipedier allein ist noch charakteristisch die Gestaltung des Ligamentum pectinatum, das bei der Besprechung der Iris seine Darstellung finden wird.

#### Das Tapetum lucidum.

Wir kommen nun zur Betrachtung des interessantesten Theils der Chorioidea, zum Tapetum lucidum. Es ist bei den Wassersäugethieren viel ausgedehnter als bei irgend einer andern Säugethiergruppe und erfüllt hier überall fast den ganzen Augengrund.

Dabei kann als durchgängig geltende Regel aufgestellt werden, dass es oben und aussen stärker entwickelt ist als unten (und zuweilen innen). Die stärkere Entwicklung spricht sich meist darin aus, dass es weiter gegen die Linea terminalis retinae heranreicht, zuweilen aber auch in der Farbe. Die Farbe ist bei den Pinnipediern meist ein stumpfes Graublau, bei *Odoboenus* zeigt es etwas metallischen Glanz. Das Genus *Phoca* ist ausgezeichnet durch ein stark metallisch glänzendes gelbes Tapetum.

Beim Finwal ist der Unterschied in der Ausbildung des Tapetums im obern und untern Bulbusabschnitt sehr erheblich. Die Farbe ist ein metallisch glänzendes Spangrün, das am Rande durch Blau in das Braun der Chorioidea übergeht.

Die 3 untersuchten Zahnwale haben alle verschieden gefärbte Tapeta. *Phocaena* gelbgrün, *Hyperoodon* hellgelb und *Delphinapterus* ein sehr helles weissliches Gelb. Die schwächere Ausbildung im untern Bulbustheil tritt deutlich hervor. Ausserdem ist bei *Phocaena*

noch ein Bezirk im äussern Bulbustheil zu erwähnen, der lebhaft blau gefärbt ist.

Das Tapetum bezeichnet nach der gewöhnlichen Anschauung den Bezirk des deutlichsten Sehens; wenn es so allgemein verbreitet ist wie bei den Wassersäugethiern, so könnte man daraus schliessen, dass hier kein Bezirk der Retina besonders bevorzugt wäre. Das ist aber doch nicht richtig; wie bei Besprechung der Retina gezeigt werden wird, ist wenigstens für *Phoca vitulina* eine Area centralis nachgewiesen.

Wenn wir uns zunächst nur an die Verhältnisse des Tapetums halten, so würden wir annehmen, dass *Phocaena* einen besonders ausgezeichneten Bezirk schärfsten Sehens hätte, der durch den blau gefärbten Bezirk im äussern Bulbustheil bezeichnet würde, und diese Annahme scheint auch berechtigt.

Ein Tapetum scheint überhaupt für die Wassersäugethiere um so werthvoller zu sein, je mehr sich seine Farbe dem kurzwelligen Theil des Spectrums nähert. Schon in geringer Tiefe giebt es im Meere ja fast nur blaugrüne Strahlen, ein gelbes Tapetum kann diese natürlich nicht entfernt in dem Maasse reflectiren wie ein grünes oder blaues, durch letztere Farben wird das Licht der Tiefe am besten ausgenutzt. Dass gerade diese Farben sonst sehr selten bei Säugethiern vorkommen (JOHNSON, 120), spricht wohl auch für eine besondere Anpassung.

Dem Bau nach unterscheidet man seit langem Tapeta cellulosa und Tapeta fibrosa. Durchgreifend ist diese Unterscheidung keineswegs, denn auch die Tapeta der letztern Art sind aus richtigen Zellen aufgebaut, in deren Mitte man den Kern deutlich erkennt. Die Bezeichnung dieser lang gestreckten, an den Enden zugespitzten Zellen als Fasern scheint mir nach der Lage des Kerns unzulässig. Handelte es sich wirklich um Fasern, die von Zellen ausgeschieden wurden, so würde der Kern nicht mitten im Verlauf dieser Faser zu finden sein, sondern er würde ihr seitlich anliegen.

Das Tapetum der meisten Pinnipedier ist ein typisches Tapetum cellulosum und scheint mit reinen, im Querschnitt rechteckig erscheinenden Zellen durchaus und wesentlich verschieden von dem Tapetum fibrosum der Wale. Wenn man aber das Tapetum von *Halichoerus* betrachtet, so findet man so lang gestreckte faserförmige Zellen, dass man fast versucht ist, hierin eine der beliebten „Uebergangsformen“ zu sehen, durch die die anscheinende Kluft zwischen Tapetum cellulosum und fibrosum zwanglos überbrückt wird.

Ich glaube also, dass es nicht berechtigt ist, mit dem Namen Tapetum cellulosum und fibrosum die Vorstellung zweier wesentlich verschiedener Gebilde zu verbinden.

#### 4. Corpus ciliare.

Bei der biologischen Betrachtung des Corpus ciliare müssen wir die Grundplatte von den Ciliarfortsätzen trennen. Die Grundplatte hat im Wesentlichen den Bau der Chorioidea, nur fehlt die Chorio-capillaris. Als neues Element tritt dagegen die ciliare Musculatur hinzu.

Wir müssen 2 Ciliarmuskeln unterscheiden: den eigentlichen Accommodationsmuskel der Säugethiere, den circular verlaufenden Musculus ciliaris s. str. und den meridional verlaufenden, den wir nach BRÜCKE Musculus tensor chorioideae nennen wollen. Die Wirkung des circularen Muskels, die Entspannung der Zonula ciliaris ist allgemein anerkannt.

Nicht so klar dagegen ist die Function des Tensor chorioideae. Er reicht ja weit über die Grenzen des Corpus ciliare hinaus, beim Menschen wissen wir (F. E. SCHULZE), dass die ganze Chorioidea von einem Netz von Muskelfasern umzogen wird. FUKALA (107) vertritt die Ansicht, dass dieses Muskelnetz, das die ganze Chorioidea und damit den Glaskörper umfasst, die Aufgabe habe, als Antagonist der Augenmuskelpresse (4 Recti, 2 Obliqui, bei vielen Thieren ausserdem die Retractores bulbi) zu wirken, die beständig geringe Deformationen, Zerrungen der Augenhäute bewirke.

Eine solche Function wäre sehr wohl denkbar, vielleicht aber stellen sich bei den Wassersäugethieren die Sachen doch wesentlich anders. Die einzelnen Ordnungen unterscheiden sich aber so sehr von einander, dass sie einzeln betrachtet werden müssen.

Der Musculus ciliaris s. str. ist fast nur noch bei den Pinnipediern vorhanden, und auch hier ist er sehr schwach entwickelt, am besten noch bei *Macrorhinus*, doch besteht er selbst bei diesem Thier nur aus wenigen Bündeln.

Der Tensor chorioideae ist dagegen ziemlich stark entwickelt. Bei *Macrorhinus*, wo der M. ciliaris am stärksten war, ist der Tensor chorioideae am schwächsten, in dem grossen Auge sind nur 30 Bündel von 130—170  $\mu$  Dicke vorhanden. Stärker schon ist er bei *Odobae-nus*, das in seinem sehr kleinen Bulbus 44 Bündel von 100  $\mu$  Dicke hat.

Am stärksten aber ist er beim Genus *Phoca*, bei dem *Ph. vitulina*, die grösste Anzahl isolirter Bündel, 77 Bündel von 80—180  $\mu$  Dicke,

*Ph. barbata* aber den stärksten Muskel hat, der nicht mehr in einzelne Bündel vertheilt ist, sondern den ganzen Umfang des Ciliarkörpers erfüllt. Seine grösste Dicke erreicht der Tensor chorioideae übrigens nicht im Bereich des Ciliarkörpers, sondern hinter demselben im Aequator des Bulbus; hier, wo die Sclera am dünnsten ist, steigt seine Dicke auf 600  $\mu$ .

Versuchen wir uns aus diesen vergleichend anatomischen Thatsachen ein Bild von der Wirkungsweise der ciliaren Musculatur zu entwerfen, so können wir zunächst mit Sicherheit behaupten, dass eine Accommodation, wie sie beim Menschen durch die Entspannung der Zonula ciliaris zu Stande kommt, hier nicht eintreten kann. Wo überhaupt circuläre Muskelbündel bei den Pinnipediern vorhanden sind, sind sie so schwach und gering an Zahl, dass eine accommodative Wirkung, besonders bei der bedeutenden Grösse und Starrheit der Linse, gar nicht denkbar ist. Auch die Kugelgestalt der Linse, welche eine Krümmungszunahme unmöglich macht, spricht ja a priori gegen diesen Modus der Accommodation. Andererseits muss man sich fragen, ob das Vorhandensein eines relativ so starken Muskels wie des Tensor chorioideae im vordern Bulbusabschnitt nicht doch auf eine Accommodation, gleich viel nach welchem Modus, schliessen lasse.

Wäre FUKALA's Ansicht richtig, dass der Tensor chorioideae die Aufgabe hätte, als Antagonist der äussern Augenmuskeln einer Deformation der Augenhäute entgegenzuwirken, so wäre damit doch noch keineswegs ausgeschlossen, dass er auch noch als Accommodationsmuskel wirken könnte. Für FUKALA's Anschauung spricht der Umstand, dass an der dünnsten Stelle der Sclera, wo diese am ersten Deformationen ausgesetzt ist, der Muskel am stärksten entwickelt ist.

Es sprechen aber auch gewichtige Momente gegen seine Auffassung.

Die Gefährlichkeit einer Zerrung für die Augenhäute wird durchaus nicht nur durch ihre Grösse, sondern vielmehr durch ihre Lage bestimmt. Im ganzen vordern Bulbusabschnitt liegen keine recipirenden Elemente, die durch eine Zerrung geschädigt werden könnten, diese beginnen erst im Aequator. Der Muskel aber ist vor dem Aequator viel stärker als im Augengrunde, wo er doch gerade nöthig wäre, zumal bei den Pinnipediern diese Partie noch den beträchtlichen Zug des Musculus retractor bulbi auszuhalten hat.

Ohne also die Richtigkeit der FUKALA'schen Erklärung für das menschliche Auge, wo die Verhältnisse ja ganz anders liegen, in Zweifel ziehen zu wollen, glaube ich, dass sie für das Pinnipieder-Auge nicht anwendbar ist.

Dem Zug der Augenmuskel hält hier wohl kein innerer Augenmuskel das Gleichgewicht, sondern die Dicke der Sclera verhindert Deformationen.

Welche Wirkung könnte aber ein Muskel haben, der in meridionaler Richtung über eine körperliche Kugelzone ausgespannt ist?

Das Punctum fixum des Muskels liegt vorn am Iriswinkel, contrahirt er sich, so kann man sich sehr wohl denken, dass er einen Druck auf den Glaskörperraum ausübte, dass er als „Tensor chorioideae“ wirkt. Wäre dies der Fall, so würde die Folge sein, dass die Linse nach vorn gegen die Vorderkammer vorgedrängt würde.

TH. BEER (100) hat eine Reihe verschiedener Modi der Accommodation unter den Wirbelthieren nachgewiesen, unter andern auch den, dass durch Steigerung des Drucks in der hintern Kammer die Linse gegen die vordere Kammer vortritt und so ihren Abstand von der Retina vergrößert, d. h. das Auge für die Nähe accommodirt (bei Schlangen und Amphibien).

Wenn wir also auf Grund der anatomischen Befunde bei den Pinnepidiern zu der Ansicht gelangen, dass bei ihnen eine Accommodation durch Steigerung des Drucks der hintern Augenkammer zu Stande kommt und dass das Auge für die Nähe accommodirt, so sind das Resultate, die mit experimentell festgestellten Thatsachen in gutem Einklang stehen.

Ob sie den thatsächlichen Verhältnissen entsprechen, kann freilich nur die Beobachtung lebenden Materials entscheiden. Solche Beobachtungen liegen erst wenige vor.

JOHNSON (83 u. 120) giebt an, dass der Seehund in der Luft stark myop und astigmatisch ist. Ueber den Refraktionszustand im Wasser finden sich in der Literatur keine Angaben.

Ich bin daher Herrn Dr. TH. BEER zu bestem Dank verpflichtet, dass er mir brieflich einige noch nicht publicirte Beobachtungen hierüber mittheilte; die betreffende Stelle des Briefes lautet: „Einen Seehund fand ich in der Luft, atropinisirt hochgradig astigmatismyopisch (bis ca. 10 D.); normaler Weise hat er aber in Luft die Pupille sehr eng, so dass er wie mit einer stenopäischen Brille, zumal auf geringe Distanzen, doch ausreichend fern sehen könnte. Im Wasser — es scheint hier interessanter Weise Benetzung der Cornea Pupillenerweiterung auszulösen? — fand ich ihn hypermetropisch, und ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass er für die Nähe accommodirt.“

Den Bartenwalen fehlt jede ciliare Musculatur, und wir sehen uns daher zu der Annahme gezwungen, dass sie nicht accommodiren können. Es ist durch TH. BEER's ausgezeichnete Arbeiten über die vergleichende Physiologie der Accommodation wahrscheinlich geworden, dass vielen Thieren, die bei schwacher Beleuchtung sehen, die Accommodation fehlt. Können wir dieses Moment hier zur Erklärung heranziehen?

Ich glaube, nicht ohne Weiteres, denn gerade die Bartenwale leben wohl meist in ziemlich oberflächlichen Meeresschichten, in denen noch leidlich gute Beleuchtung herrscht. Doch möchte ich die Wirksamkeit dieses Factors nicht gänzlich und vor Allem nicht principiell in Abrede stellen, doch scheint für diesen speciellen Fall schon ein anderer Grund ausreichend.

Betrachtet man die Lage des Auges bei den Bartenwalen, so findet man, dass die Entfernung desselben von der Schnauzenspitze bei diesen Riesen des Meeres schon einige Meter beträgt. Für das Auge aber sind Strahlen, die von 5 m Entfernungen kommen, schon als parallel anzusehen<sup>1)</sup>. Der Wal muss also, um auch nur bis dicht vor seine Schnauzenspitze sehen zu können, emmetrop sein. Für eine Accommodation, die ihn in den Stand setzte, auf geringere Entfernung, also Theile seines eigenen Körpers genau zu sehen, lässt sich eine biologische Bedeutung nicht denken. Dass die Wale thatsächlich annähernd emmetrop sind, geht wohl aus MATTHIESSEN's Untersuchungen hervor, der am frischen enucleirten Bulbus durchschnittlich eine Hypermetropie von + 0,63 D. fand (86, p. 95).

Ueber die Wirkungsweise der ciliaren Musculatur der Denticeten lässt sich nichts Sicheres sagen, sie ist so schwach, dass man sich kaum eine nennenswerthe Wirkung von ihr versprechen kann, eine Accommodation durch Entspannung der Zonula ciliaris fehlt zweifellos. Am wahrscheinlichsten ist es mir, dass sie überhaupt nicht accommodiren.

In auffälligem Gegensatz zu diesen auf mikroskopische Untersuchungen basirten Anschauungen steht eine Bemerkung von JOHNSON (120, p. 27), welcher angiebt, die Wale (er hat *Phocaena communis* untersucht) könnten in Luft wie in Wasser sehen, vermöge der bedeutenden Accommodation, die ein „very highly developed ciliary

1) Auf die Bedeutung der absoluten Grösse für die Accommodation hat auch schon TH. BEER andeutungsweise hingewiesen (100) und früher schon LEUCKART (31).

muscle“ ihnen ermöglichte. Es scheint aus der Stelle und der ganzen Arbeit hervorzugehen, dass JOHNSON den Ciliarkörper der Wale nicht mikroskopisch untersucht hat, so dass seine Ansicht nur den Werth einer Vermuthung hat, die durch die Beobachtung widerlegt ist.

Ueber den Zusammenhang zwischen Form und Function der Processus ciliares verdanken wir H. VIRCHOW (50) eine schöne Untersuchung. Er unterscheidet einen „glatten“ und einen „wulstigen“ Habitus und meint, man müsse den glatten mit der mechanischen Function der Ciliarfortsätze in Verbindung bringen, die darin besteht, die Befestigungsfasern der Linse und damit die Linse selbst zu tragen. Der wulstige Habitus dagegen trägt der Aufgabe Rechnung, einer Gefäßausbreitung Raum zu bieten. Eine Frage, die VIRCHOW in diesem Fall nicht eingehend zu erörtern brauchte, ist die nach der physiologischen Bedeutung der starken Gefäßausbreitung, für uns aber ist diese Frage von grossem Interesse. Anschauungen über diesen Punkt hat in neuerer Zeit besonders RABL (109) entwickelt. Er meint, dass eine Function der Ciliarfortsätze in der Transsudation des Kammerwassers bestehe, für die die anatomischen Verhältnisse ungemein günstig liegen (l. c. p. 111), dass aber in erster Linie die Ciliarfortsätze als Regulatoren des intraocularen Drucks anzusehen wären.

Auch dem Pecten der Vögel, der ja einen sehr ähnlichen Aufbau wie die Processus ciliares hat, spricht RABL als Regulator des intraocularen Drucks an und meint, hier wäre die Frage leicht durch Beobachtung am lebenden Thier zu entscheiden. Es ist dies, was RABL anscheinend entgangen, thatsächlich durch ZIEM (71) schon 1891 geschehen, und die Resultate sprechen durchaus für RABL's Auffassung.

Wir nehmen daher diese Anschauungen als die bei weitem wahrscheinlichsten an und versuchen, ob sie uns das Verhalten der Ciliarfortsätze der Wassersäugethiere verständlich machen.

Bei den Pinnipediern ist wenig Neues zu sagen. Das, was H. VIRCHOW 1886 für *Phoca vitulina* aussprach, gilt für alle untersuchten Formen, die dreieckigen Platten der Ciliarfortsätze dienen als Aufhängebänder der Linse. Wie aus den schematischen Querschnitten der Pinnipedieraugen ersichtlich ist, liegt die Spitze des Ciliarfortsatzes, die am Linsenäquator oder dahinter ansetzt, stets tiefer als das obere Ende des Ansatzes an der Grundplatte, so dass die Linse wirklich an den Fortsätzen aufgehängt erscheint. Die Gefässentwicklung ist gering, zu gering jedenfalls, als dass man sich vorstellen könnte, dass sie irgend welchen Einfluss auf die Regulation des intra-

ocularen Druckes haben sollte. Dem entsprechend scheinen auch die Verhältnisse für eine starke Transsudation ungünstig zu sein, was nun allerdings sehr befremden muss, da, wie wir schon bei der Besprechung der Cornea und ihrer Eigenthümlichkeiten sahen, ein lebhafter Flüssigkeitswechsel im vordern Theil des Bulbus angenommen werden muss. Diese Schwierigkeit löst sich aber, wie unten gezeigt werden soll, in der Weise, dass bei den Pinnipediern ein anderer Theil des vordern Uvealtractus, das ganz eigenthümlich ausgebildete Ligamentum pectinatum, höchst wahrscheinlich diese Function übernommen hat.

Bei den beiden Ordnungen der Wale sind die Ciliarfortsätze einander so ähnlich, dass man hier thatsächlich keinen wesentlichen Unterschied zwischen Zahn- und Bartenwalen findet. In beiden Ordnungen zeigen sie die deutlichsten Zeichen weit gehender Reduction. Die Reduction hat in erster Linie das Bindegewebe des Stromas betroffen, die Quer- und Längsschnitte durch die Fortsätze zeigen das von der Pars ciliaris retinae umschlossene Innere fast ausschliesslich von Gefässen ausgefüllt. Der Theil des Organs also, den wir als den Träger der mechanischen Function ansehen müssen, ist geschwunden, und wir schliessen sicher richtig, wenn wir behaupten, dass den Ciliarfortsätzen der Wale keine mechanische Function mehr zukommt.

Die Linse steht nur durch die Faserzüge der Zonula ciliaris mit der Retina und Chorioidea in Verbindung, diese Faserzüge aber sind dafür, besonders bei *Balaenoptera*, bei dem die kleine Linse weit von der Retina entfernt liegt, sehr stark ausgebildet.

Die Reduction der Ciliarfortsätze hat sich aber nicht auf diese eine Componente beschränkt, ihre Masse ist in toto einer relativen Verminderung anheim gefallen. Während bei den Pinnipediern die Grenze des Orbiculus ciliaris und die der Ausläufer der Ciliarfortsätze ungefähr zusammenfiel, beginnen bei den Walen die Fortsätze erst weit nach vorn von der Linea terminalis retinae, die etwa die Grenze der Orbiculus markirt.

In dem Grade, in dem die Masse der Ciliarfortsätze sich vermindert, wird auch ihre Bedeutung als Regulatoren des intraocularen Druckes geringer. Von den winzigen Gebilden, die das Walauge enthält, kann man sich nicht viel regulatorische Thätigkeit für den grossen Innenraum des Bulbus versprechen. Die Function, die als erhaltender Reiz für den Rest der Ciliarfortsätze gewirkt hat, ist sicherlich die

der Transsudation von Kammerwasser. In der That kann man sich kaum günstigere Verhältnisse denken, als wie sie sich hier finden. Ein Convolut von Gefässen, fast ohne jedes bindegewebige Zwischengewebe, umgeben von einem Epithel und die Oberfläche durch zahllose Fältchen mächtig vergrössert; selbst die Glomeruli der Niere dürften kaum günstigere Bedingungen zur Transsudation bieten.

Die Ciliarfortsätze der Pinnipedier und Wale haben bei aller Verschiedenheit das eine gemeinsam, dass sie als Regulatoren des intraocularen Druckes unwirksam sind. Bei den bedeutenden Drucksteigerungen, denen das Walauge ausgesetzt ist, würde ja auch gut entwickelten Ciliarfortsätzen eine Regulation nicht möglich sein, es hat hier eben eine Anpassung an die Steigerung des intraocularen Druckes stattgefunden, der beim Menschen die schweren Erscheinungen des Glaukoms bewirkt. Bei den Pinnepidiern könnten wir vielleicht einen andern Grund dafür annehmen, dass keine Regulation des Druckes im Glaskörperraum vorgesehen ist. Sind die Anschauungen richtig, die wir über das Wesen der Accommodation bei ihnen gewannen, so würde daraus folgen, dass sogar gar nicht accommodirt werden könnte, wenn eine Steigerung des Druckes im Glaskörperraum sofort ausgeglichen würde. Die Steigerung des Druckes ist vielmehr nöthig, um ein Vorrücken der Linse zu bewirken, erst dieses Vorrücken stellt dann das Gleichgewicht wieder her.

Unter diesem Gesichtspunkt wird uns auch verständlich, warum der Apparat zur Transsudation von Flüssigkeit für die vordere Kammer an den Iriswinkel verlegt ist (Ligamentum pectinatum) aus der hinteren Kammer heraus. Eine reichliche Gefässentwicklung der Ciliarfortsätze hätte ja ausser der Begünstigung der Transsudation noch den ungewünschten, ja schädlichen Nebeneffect gehabt, dieselben zu Regulatoren des Druckes zu machen, was ja gerade verhindert werden sollte.

Bei den Walen, bei denen diese Ansprüche der Accommodation an die Ausbildung der Ciliarfortsätze fortfallen, haben sie dagegen ihre Transsudationsfunction beibehalten, ja in erhöhtem Maasse ausgebildet. Auch dass bei den Walen die mechanische Function der Ciliarfortsätze zurückgeht, während sie bei den Pinnepidiern als einzige erhalten bleibt, ist verständlich, wenn man erwägt, dass die im Verhältniss zum Bulbus relativ so sehr viel grössere Linse der Pinnipedier noch accommodative Verschiebungen ausführen soll, während die relativ viel kleinere Wallinse solche wahrscheinlich nicht zu machen hat, sicher nicht bei den Bartenwalen.

### 5. Iris.

Die Iris dient dem optischen Apparat des Auges als Blende von wechselnder Weite, eine weitere Function von Bedeutung kann man ihr kaum zuschreiben, höchstens noch eine thermische, indem ihre Blutgefäße ja auch zur Erwärmung des Kammerwassers dienen können.

Die drei Hauptcomponenten, aus denen sich ihr Gewebe zusammensetzt, haben für diese Function sehr verschiedene Bedeutung.

Das bindegewebige Stroma verleiht, je stärker es ausgebildet ist, der Iris eine um so grössere Festigkeit, Steifigkeit. Eine starke Entwicklung des Stromas würde also einer sehr bedeutenden Amplitude der Irisbewegung hindernd im Wege stehn.

Die Ausbildung der Gefäße ist für die Beweglichkeit der Iris von viel geringerer Bedeutung, viel weniger hinderlich als die des Stromas. Eine starke Gefässentwicklung lässt wohl darauf schliessen, dass für das betreffende Auge die thermische Function der Iris von grösserer Bedeutung ist.

Am wichtigsten für das Spiel der Iris ist natürlich die Ausbildung der Musculatur. Besonders die Entwicklung eines starken Dilator iridis dürfen wir wohl stets als das Zeichen einer starken Erweiterungsfähigkeit der Pupille ansehen.

Betrachten wir die Regenbogenhäute der Wassersäugetiere unter diesen Gesichtspunkten, so ergiebt sich zunächst in Bezug auf das Stroma eine gleichsinnige Entwicklung innerhalb aller untersuchten Ordnungen. Ueberall erfährt dasselbe eine mehr und mehr zunehmende Reduction. Gleichzeitig erfolgt eine starke Entwicklung der Irisgefäße, doch in etwas verschiedener Weise innerhalb der einzelnen Ordnungen.

Bei den Pinnipediern kann man beide Processe vergleichend anatomisch verfolgen. Den Ausgangspunkt bildet *Otaria jubata*. Hier ist das Stroma stark entwickelt, zeigt aber gegen den Ciliarrand eine eigenartige Spaltung (s. speciellen Theil S. 164) und Auflockerung in einzelne Balken, die einen weiten Lymphraum zwischen sich fassen. Einen Schritt weiter ist die Entwicklung bei *Halichoerus* gegangen. Hier spaltet sich die Iris nicht mehr in zwei Blätter, sondern die ganze ciliare Partie der Irisvorderfläche ist in ein System einzelner Bindegewebsbalken aufgelöst, die als ein mächtig entwickeltes Ligamentum pectinatum imponiren, das vom Iriswinkel aus noch ein ganzes Stück weit nach hinten zwischen Selera und Chorioidea hinein reicht

(s. Fig. H, S. 146 *l. p.*). Das Stroma ist hier auch noch stark und enthält eine von der Grundplatte des Corpus ciliare ausgehende feste Stützplatte.

Die Weiterentwicklung dieser Verhältnisse bei den übrigen Pinnipediern besteht nun darin, dass das Stroma (z. B. bei *Phoca barbata*, s. Taf. 3, Fig. 10) einen fast vollständigen Schwund erleidet und dass das z. B. bei *Macrorhinus* (s. Fig. A, S. 105) ganz enorm entwickelte Ligamentum pectinatum durch Aufnahme von Gefässen in die einzelnen Bindegewebszüge sich zu einem Gefässplexus umwandelt. Die straffe bindegewebige Stützplatte der Iris ist bei *Macrorhinus* in ausgezeichneter Weise vorhanden, bei *Phoca* fehlt sie.

Das enorm ausgebildete Ligamentum pectinatum hat eine Function, die mit den sonstigen Leistungen der Iris nichts zu thun hat. Durch partiellen Schwund des Irisstromas und Einwachsen reichlicher Blutgefässe ist ein Gebilde entstanden, dass als Gefässplexus eine gewisse Bedeutung für die Erwärmung des Kammerwassers hat, in dem aber vor allem die Verhältnisse günstig liegen, um die Transsudation von reichlichen Mengen Kammerwasser zu ermöglichen, eine Function, der die Ciliarfortsätze aus den oben entwickelten Gründen nicht mehr dienen konnten, die aber bei Wassersäugethieren sicherlich in ihrer Bedeutung höher zu veranschlagen ist als bei Landsäugethieren.

Auch im Pupillartheil der Iris findet eine Reduction des Stromas, d. h. eine Verdünnung der Iris statt.

Eine solche Verdünnung ist für die Hauptfunction der Iris, als Blende zu wirken, belanglos, da das stark pigmentirte dünne Stroma sowohl wie der Ciliartheil der Retina das Licht nicht durchdringen lässt, ebenso wenig wie ein dickeres Stroma, dagegen ist sie nützlich in so fern, als sie eine leichtere Beweglichkeit der Iris gestattet. Interessant ist sie endlich in so fern, als sie wieder zeigt, wie die einzelnen geweblichen Componenten eines Organs relativ unabhängig von einander sein können, denn während das Stroma schwindet, bleiben die Gefässe erhalten, und hieraus erklärt sich dann das sonderbare Bild, dass die Irisgefässe dem Stroma völlig vorgelagert erscheinen und streckenweise direct mit freien Schlingen in die Vorderkammer hineinragen.

Die Auffassung, die wir hierdurch von der Pinnipieder-Iris bekommen haben, nämlich die, dass sie recht leicht beweglich sein müsse, wird durch das Verhalten der Musculatur vollkommen bestätigt. Durchgängig findet man, wie aus den betreffenden Specialbeschreibungen ersichtlich, eine äusserst starke Musculatur, Sphincter sowohl als Dilator. In Bezug auf letztern bemerkt H. VIRCHOW mit Recht, dass,

wenn Bilder, wie sie z. B. die Iris von *Phoca* zeigt, allgemein bekannt wären, ein Streit über die Existenz eines Dilatators überhaupt nicht hätte entstehen können.

Bemerkenswerth ist ein Unterschied der Musculatur des Dilatators und Sphincters, ersterer hat nämlich in seinen Muskelbündeln ungemein feine zahlreiche Pigmentkörnchen, ganz von der Farbe und dem Aussehen, wie sie die Zellen der Pars ciliaris retinae zeigen, der Sphincter enthält in den Muskelzellen kein Pigment.

Zur Thatsache erhoben werden die Vermuthungen über die grosse Beweglichkeit der Pinnipedier-Iris durch directe Beobachtungen. JOHNSON (83) fand, dass die Pupille von *Phoca vitulina* in Luft ungemein verengt, direct spaltförmig ist, im Wasser sich dagegen mächtig erweitert. Aus seinen Zahlen und Abbildungen geht hervor, dass die Breite der völlig dilatirten Iris nur etwa  $\frac{1}{3}$  der ad Maximum contrahirten beträgt. Die Pupille stellt im verengten Zustande einen senkrechten Spalt dar, sie wirkt dann nach Art eines stenopäischen Spaltes und ist geeignet, so den starken Astigmatismus auszugleichen, den das Thier in Luft hat (s. auch die Bemerkung von TH. BEER S. 336). Im erweiterten Zustand ist sie rund und in horizontaler Richtung 19mal so breit wie im verengten Zustande.

Die Iris der Zahnwale zeigt nicht so verwickelte Verhältnisse, wie sie bei den Pinnipediern durch die Ausbildung des Ligamentum pectinatum zu Stande kommen. Eine ungemein dünne Iris, die so gut wie gar kein Stroma mehr enthält, sondern fast nur aus der Pars iridica retinae, der starken Musculatur und den ziemlich zahlreichen, in die Vorderkammer hineinragenden Gefässen besteht, zeigt uns, dass wir auch hier sehr grosse Beweglichkeit zu erwarten haben. Der ziemlich bedeutende Gefässreichthum ist als thermische Anpassung, als Mittel zur Erwärmung des Kammerwassers anzusehen.

Dagegen ist hier von besonderem Interesse der obere Theil der Iris, der als Operculum pupillare in die Pupille von oben her hineinragt und ihr dadurch eine bohnenförmige Gestalt giebt.

Es besteht fast nur aus Musculatur (s. Taf. 3 Fig. 14), was für ausserordentliche Beweglichkeit spricht. Die biologische Bedeutung dieses Operculums ist leicht zu verstehen. Die Hauptausdehnung des Gesichtsfeldes der Wale liegt, wenn sie der Oberfläche nahe schwimmen, nach unten. Nach oben zu sehen, wo die Meeresoberfläche ihnen die Grenze für ihre Bewegungen in dieser Richtung steckt, hat für sie erstens keine biologische Bedeutung, zweitens aber kommen

ja von oben, von der Meeresfläche, eine Menge diffuser Lichtstrahlen in Folge der totalen Reflexion an der Oberfläche, die bei der relativ bedeutenden Lichtintensität in den oberflächlichen Meeresschichten eine störende Blendung verursachen würden, wenn sie nicht in geeigneter Weise unschädlich gemacht, abgeblendet würden. Zu einer solchen Abblendung erscheint nun das Operculum pupillare in hervorragender Weise geeignet.

In tiefern Meeresschichten mit geringer Lichtintensität können wir uns für das Operculum keine Function denken. Es liegen aber auch Gründe vor, anzunehmen, dass es bei geringer Beleuchtung überhaupt nicht existirt. Schwache Beleuchtung wirkt ja stets als expansorischer Reiz auf den Sphincter iridis (bezw. contractorischer auf den Dilatator), und bei der viel stärkern Ausbildung der Musculatur des Operculums liegt es nahe, anzunehmen, dass in seinem Bereich am ersten und ausgiebigsten eine Contraction der Iris eintritt, deren Erfolg eine Ausgleichung des Operculums ist. Wir können also annehmen, dass die Beschränkung des Gesichtsfeldes nach oben, die in den stärker erleuchteten Oberflächenschichten durch das Operculum bewirkt wird, in einer gewissen Tiefe aufhört und die Zahnwale dann auch eine mehr oder weniger runde Pupille, ein nach allen Seiten gleichmässig ausgedehntes Gesichtsfeld haben.

Directe Beobachtungen über die Erweiterungsfähigkeit der Pupille lassen sich aus leicht begreiflichen Gründen an Walen nicht anstellen, wir werden aber kaum fehl gehen, wenn wir ihre Erweiterungsfähigkeit mindestens für ebenso gross halten wie die der Pinnipedier. Von diesen wissen wir, dass vom Stadium grösster Pupillenverengung bis zu dem stärkster Erweiterung die Breite der Iris auf  $\frac{1}{3}$  abnimmt. Auf diese Weise können wir aber nicht angeben, wie gross im Maximum die Pupille der Zahnwale werden kann, denn die untersuchten Augen zeigen die Pupille nicht in maximaler Verengung. Wir wissen vielmehr, dass im Tode ein Gleichgewichtszustand zwischen dem Sphincter und Dilatator eintritt, so dass die Pupille mittelweit ist. Ziehen wir dies in Betracht, so können wir annehmen, dass sich die Iris von dem bei der Leiche gefundenen Zustand aus noch um ihre Hälfte verschmälern könnte, d. h. dass der Durchmesser der Pupille noch um den Werth der ganzen Irisbreite zunehmen könnte. Berechnet man nun diesen wahrscheinlichen Maximalwerth der Pupillenweite, so kommt man zu einem interessanten Resultat, wie die folgende Zusammenstellung lehrt. Unter 1 ist der Durchmesser der Linse, unter 2 der maximale Pupillardurchmesser in horizontaler Richtung angegeben.

	1	2
<i>Phocaena communis</i>	8,4 mm	8,7 mm
<i>Delphinapterus leucas</i>	16,0 „	19,45 „
<i>Hyperoodon rostratus</i>	16,0 „	21,6 „

Bei *Phocaena* schon ist die grösste Pupillarweite etwas grösser als der grösste Linsendurchmesser, aber nur sehr unbedeutend. Bei *Delphinapterus* ist der Unterschied beider Werthe schon recht beträchtlich, am bedeutendsten aber ist er bei *Hyperoodon*, bei dem in horizontaler Richtung der grösste Pupillendurchmesser 5,6 mm grösser ist als der Linsendurchmesser, wir müssen also feststellen, dass bei den Zahnwalen (für *Phocaena* unsicher) bei maximal erweiterter Pupille ein aphakischer Raum physiologisch vorkommt, wie er sonst fast nur bei Tiefseefischen gefunden wird. Gerade bei dem *Hyperoodon*, den wir schon öfters als Beispiel eines „Tiefseesäugethieres“ anführen konnten, ist diese Eigenthümlichkeit am besten ausgebildet. Während sie bei den Tiefseefischen dauernd besteht, tritt sie bei den Walen nur periodisch auf, in dem Maasse, wie mit abnehmender Lichtstärke in grössern Tiefen die Pupille sich erweitert.

Die Iris der Glattwale, als deren Vertreter *Balaena mysticetus* untersucht wurde, ist ganz nach dem Typus der Zahnwahl-Iris gebaut, nur das Operculum pupillare ist nicht so stark entwickelt, sondern nur in Andeutungen vorhanden. Die der Furchenwale (Beispiel *Balaenoptera physalus*) zeigt etwas andere Verhältnisse, vor allem ist die Reduction der Stromas nicht so weit vorgeschritten wie bei den übrigen Walen. Reichliche Gefässe und starke Musculatur zeichnet auch diese Iris aus, ein Operculum pupillare fehlt, dafür hat aber die Pupille die Form eines horizontal stehenden Ovals, so dass das Gesichtsfeld wesentlich in horizontaler Richtung ausgedehnt, nach oben und unten aber beschränkt ist.

Der aphakische Raum, dessen Vorhandensein wir bei den Zahnwalen constatiren konnten, ist bei den Bartenwalen vielleicht in noch höherm Maasse vorhanden. Es ist wieder unter 1 der Linsendurchmesser, unter 2 der maximale, horizontale Pupillendurchmesser angegeben.

	1	2
<i>Balaena mysticetus</i>	15,25	22
<i>Balaenoptera physalus</i>	20,5	32,5

Die Existenz dieses Raumes wird jedem sicher erscheinen, der die Textfiguren S, V und JJ betrachtet und sich die Iris ein wenig verschmälert denkt. Auch hier würde es sich aber wieder um einen

„facultativen“ aphakischen Raum handeln, der erst auftritt, wenn die Beleuchtung schwach und die Pupille dem entsprechend weit wird.

## 6. Linse.

Die Eigenschaften, welche der Linse ihre Bedeutung für das Auge geben, sind grossen Theils derartig, dass sie durch anatomische Untersuchung nicht feststellbar sind. Es ist zunächst der Brechungsindex, der von grosser biologischer Bedeutung ist, denn von seiner Grösse hängt es ab, in welcher Entfernung hinter der Linse das Bild entworfen wird. In dieser Brennebene muss aber die Retina liegen.

Wir sahen schon vorher, dass beim Fortfall der Hornhautbrechung entweder die Axe des Bulbus verlängert oder die Brechkraft der Linse vergrössert werden muss, wir sahen ferner, dass der Ausweg, die Axe zu verlängern, nur in sehr beschränktem Maasse gewählt worden ist, dass vielmehr bei den meisten Wassersäugethieren die Axe relativ kurz ist. Das lässt darauf schliessen, dass der Brechungsindex der Linse bei ihnen grösser ist als bei den Landsäugethieren. Diese Annahme ist bestätigt durch die Untersuchungen von MATTHIESSEN (76 u. 86). Er fand sowohl bei Zahnwalen (*Phocaena*) wie auch bei Bartenwalen, dass der Brechungsindex (Totalindex) der Linse höher ist als bei irgend einem Landsäugethier. Die Bartenwale haben einen Totalindex von etwa 1,57, der Mensch hat nur 1,4367. Noch grösser ist der Totalindex bei *Phocaena*, wo er 1,6323 beträgt. Hiermit ist fast die Höhe erreicht, die der Brechungsindex bei Fischen zeigt, wo MATTHIESSEN für den Hecht 1,64 und den Barsch 1,6515 fand.

Die Anpassung an das Wasserleben, die wir in dieser Zunahme des Brechungsindex sehen müssen, ist bei den Bartenwalen nicht so weit vorgeschritten wie bei den Zahnwalen, es muss also bei den Bartenwalen der Abstand der Retina von der Linse relativ grösser sein als bei den Zahnwalen, was entweder dadurch zu Stande kommen könnte, dass der Bulbus länger wäre oder die Linse kleiner. Das letztere ist der Fall. In Theilen der innern Augenaxe ausgedrückt, beträgt die Linsenaxe beim Finwal 1:3,536, bei den Zahnwalen dagegen ist sie wesentlich grösser und schwankt zwischen 1:2,75 (*Phocaena*) und 1:2,15 (*Hyperoodon*).

Aehnliche Werthe wie bei den Denticeten findet man auch bei den Pinnipediern für das Verhältniss von Linsenaxe und Bulbusaxe, so dass der Schluss vielleicht nicht zu gewagt ist, dass sich auch bei ihnen höhere Brechungsindices finden werden als bei den Bartenwalen.

Da die Linse der Wassersäugethiere durch die Höhe ihres

Brechungsindex der Fischlinse so ähnlich ist,) liegt es nahe, nachzuforschen, ob sich noch weitere derartige Uebereinstimmungen zeigen.

Die Fischlinse ist im Allgemeinen kuglig, während die typische Säugethierlinse flach ist. Es ist nun eine altbekannte Thatsache, dass auch die Linsen der Wassersäugethiere nur wenig von der Kugelform abweichen. Die Fischlinse hat, im Zusammenhang mit ihrer Kugelgestalt, die Eigenschaft, dass sie auch Strahlen, welche unter einem ziemlich bedeutenden Winkel zur Augenaxe einfallen, noch zu Bildern vereinigen kann. Ob die Wassersäugethierlinse gleichfalls diese Fähigkeit hat, das lässt sich nur vermuthen. Wir können den Besitz dieser Eigenthümlichkeit vielleicht nicht einmal als nothwendiges Postulat aufstellen, wenn wir an die Untersuchungen von BERLIN (61) denken, nach denen es wahrscheinlich ist, dass für die Reception von Bewegungen ein gewisser Grad von Curvatur-Astigmatismus der Linse nützlich sein kann.

Eine Uebereinstimmung zwischen der Fischlinse einerseits und der Pinnipedier und Denticeten (auch wohl der Sirenen) andererseits findet sich aber noch, deren biologische Bedeutung wir zwar nicht kennen, die uns aber gleichwohl erstens als eine interessante Convergence erscheint und zweitens einen wichtigen Unterschied der Zahn- und Bartenwale wie auch der Pinnipedier und Bartenwale bedeutet.

RABL (109, p. 99—100) unterscheidet dem Bau der Linse nach 4 Typen bei den Wirbelthieren; über die beiden, welche uns interessiren, sagt er Folgendes:

„Die erste Form findet sich bei den Fischen und bei den Amphibien, solange diese im Wasser leben; sie ist dadurch charakterisirt, dass die beiden Flächen der Linse gleich stark gewölbt sind und dass die Epithelgrenze mehr oder weniger weit jenseits des Aequators an der hinteren Fläche liegt.“

„Die zweite Form findet sich bei den Amphibien, wenigstens nach ihrer Verwandlung, und bei den Säugethiere, ausserdem kommt sie bei einigen Schlangen vor (*Eryx*). Sie ist dadurch charakterisirt, dass die beiden Flächen gewöhnlich eine verschieden starke Krümmung besitzen und dass die Epithelgrenze mehr oder weniger genau am Aequator liegt.“

Dass die Linsen der Wassersäugethiere in so fern nicht dem „Säugethiertypus“ entsprechen, sondern zum „Fischtypus“ zu zählen sind, als bei ihnen beide Flächen gleich stark gewölbt sind, sich der Kugelform nähern, wurde schon erwähnt.

Aber auch was die Lage der Epithelgrenze anlangt, kann man nur die Bartenwale mit Sicherheit zum Säugethiertypus zählen. Bei ihnen liegt die Epithelgrenze im Aequator. Bei den Sirenen ist die Lage zweifelhaft, bei einem jungen Embryo von *Manatus latirostris* lag sie deutlich auf der hintern Fläche.

Für die Pinnipedier und Denticeten aber kann mit Sicherheit angegeben werden, dass bei ihnen die Epithelgrenze weit hinter dem Aequator, mehrere Millimeter weit von ihm entfernt, auf der Hinterfläche der Linse liegt.

Der Durchmesser der Linse ist im Verhältniss zum Bulbusdurchmesser bei den Wassersäugethieren sehr verschieden lang, ebenso wie es schon für die Linsenaxe hervorgehoben wurde. Dagegen findet sich eine interessante Beziehung zwischen seiner Grösse und der des Corneadurchmessers. Diese Proportion ist von biologischer Bedeutung: Durch die Cornea erhält ja die Linse ihr Licht, und es liegt daher nahe, an eine Beziehung zwischen Cornea- und Linsengrösse zu denken.

Beim Menschen beträgt das Verhältniss des Linsendurchmessers zum Corneadurchmesser 1 : 1,205, auch bei den andern Formen mit flachen Linsen scheint das Verhältniss annähernd diesen Werth zu haben, z. B. beim Pferd 1 : 1,2. Alle diese Thiere haben also im Verhältniss zur Grösse ihrer Cornea grosse Linsen.

Von diesen grossen Linsen ist aber nur ein kleiner Theil im Stande, gute Bilder auf der Netzhaut zu entwerfen, nämlich nur die centralen Partien.

Bei den Wassersäugethieren ist nun durchgängig die Linse im Verhältniss zur Cornea viel kleiner als bei den Landsäugethieren. Das Verhältniss ihres Durchmessers zu dem der Cornea ist bei Pinnipediern, Mysticeten und Denticeten fast ganz dasselbe und sehr nahe constant, es beträgt im Mittel 1 : 1,738. Die Abweichungen von diesem Mittelwerth sind nur gering. Die grössten Abweichungen zeigen einerseits *Delphinapterus*, bei dem sie relativ grösser ist (1 : 1,468), und andererseits *Odoboenus*, bei dem sie noch kleiner ist (1 : 2,01) als bei den übrigen Wassersäugethieren. Diese Abweichungen wären sicher noch viel geringer, wenn die Lage der Linse, der Ort des vordern Linsenscheitels überall derselbe wäre. Das ist aber nicht der Fall, und, wie es scheint, ist der Abstand des vordern Linsenscheitels vom Cornealscheitel bei den Pinnipediern grösser als bei den Walen. Letztere könnten also bei gleich grosser Cornea mehr Randstrahlen erhalten als die Pinnipedier, wodurch sich eine etwas bedeutendere Grösse der Linse erklären würde.

Wir können dieses constante Verhältniss des Linsendurchmessers zum Corneadurchmesser, das in 3 Ordnungen der Wassersäugethiere beobachtet werden konnte und bei den Sirenen anscheinend auch vorhanden ist, als eine Anpassung an das Sehen im Wasser betrachten. Es handelt sich für die Wasserthiere darum, das gegebene Quantum Licht, das schwächer ist als jenes, das den Landthieren zu Gebote steht, möglichst vollständig auszunutzen. Wie wir sahen, nutzen die Landthiere mit ihren flachen Linsen, die nur die centralen Strahlen verwerthen können, das Licht sehr ungenügend aus. Die Wassersäugethiere gehen ökonomischer mit dem Licht um, sie blenden möglichst wenig ab (s. oben Iris), sobald sie bei schwacher Beleuchtung sehen müssen, und um auch die Randstrahlen ausnutzen zu können, gestaltet sich ihre Linse kugelförmig.

Wenn wir die Linse in fester biologischer Beziehung, in fester Correlation, zur Hornhautgrösse sehen und wenn wir für die Ausbildung der Cornea im einzelnen Falle die biologische Analyse geliefert haben, so ist damit auch die Aufgabe gelöst, die Linsengrösse als Function der äussern Lebensbedingungen darzustellen.

## 7. Retina.

### 1. Das Aussenblatt der Retina..

Bei allen Säugethieren, welche kein Tapetum lucidum besitzen, ist das Aussenblatt der Retina als sog. Pigmentblatt entwickelt. Die polygonalen, meist regelmässig sechseckigen Zellen, die es zusammensetzen, sind höher als breit. Das reichliche Pigment, das sie in Form von Körnern enthalten, die z. B. beim Menschen 1—5  $\mu$  lang sind, führt unter dem Einfluss der wechselnd starken Belichtung Bewegungen aus, die den Zweck haben, die Stäbchen der Retina so mit Pigment zu umgeben, dass eine vollständige Ablendung alles Lichts erreicht wird, welches das Stäbchen einmal durchsetzt hat (in der Richtung der Längsaxe desselben). Wie wir schon oben bei Besprechung der Wirkungsweise des Tapetums sahen, liegt für die Thiere mit Tapetum lucidum ihre Ueberlegenheit qua „Sehen bei schwacher Beleuchtung“ darin begründet, dass auch jenes Licht, das die Retina bereits durchsetzt hat, nochmals zur Erregung der Netzhauptelemente verwandt und nicht absorbirt wird. Dies ist natürlich in vollständiger Weise nur dann möglich, wenn auch das Aussenblatt der Retina sein Pigment verliert, und so finden wir denn überall

bei den Wassersäugethieren eine mehr oder minder vollständige Reduction desselben. Diese Reduction hat für die Zellen des Aussenblattes die Bedeutung, dass sie ausser Function gesetzt werden, denn gerade in der Bewegung und zweckmässigen Lagerung desselben bestand ja die Leistung, die sie beim Sehsact zu vollbringen hatten. Man muss also einen vollständigen Schwund oder doch eine starke Reduction der Zellen erwarten.

Dass es thatsächlich bis zum vollständigen Schwund kommen kann, dafür scheinen mir Bilder zu sprechen, die ich bei Schnitten durch das Tapetum lucidum des Tigers erhielt, es war hier bei recht guter Erhaltung der übrigen Elemente keine Spur von einem Aussenblatt der Retina zu sehen. So weit geht die Reduction bei den Wassersäugethieren nirgends, stets ist das Aussenblatt da, stets erscheint es aber auch als eine Zellschicht, die aus endothelartig flachen Zellen besteht.

Die Reduction des Pigments im Aussenblatt ist nicht in der ganzen Pars optica retinae gleich stark.

Gut entwickelt ist das Aussenblatt zunächst in allen den Bezirken, in denen das Tapetum lucidum fehlt, hier sind die Zellen etwa cubisch, Pigment ist reichlich vorhanden. Aber auch im Bereich des Tapetums kommen Stellen vor, in denen das Pigment erhalten ist, diese Flecken liegen dann stets im untern Theil des Bulbus.

An der Reduction des Aussenblattes nehmen die Pars ciliaris und iridica keinen Antheil. Die Function dieser Abschnitte der Retina ist ja eine andere als die der Pars optica, eine Function, von der wir jedenfalls negativ behaupten können, dass sie nicht mit dem Sehen in directer Verbindung steht. In diesen Partien hat das Aussenblatt die gleiche Ausbildung wie bei andern Säugethieren, es stellt ein stark pigmentirtes Epithel dar, dessen Zellen etwa würfelförmig zu nennen sind.

Nicht ohne Interesse ist vielleicht die Angabe des Verhältnisses von Zellgrösse und Kerngrösse in den beiden functionell so verschiedenen Theilen des Aussenblattes. Trotz der Verschiedenheit in der Form ergab die Rechnung, dass das Volumen der ganzen Zellen in der Pars ciliaris und optica einander gleich sei (ausgeführt für *Macrorhinus*, Volumen etwa  $2200 \mu^3$ ). Es ist in der Pars optica bei der flachen Form der Zellen nur eine viel grössere Grundfläche mit der gleichen Menge Plasma bedeckt wie im Ciliartheil. Aeusserst verschieden aber ist das Verhältniss der Kernvolumina zum Zellvolumen. In der Pars ciliaris, wo anscheinend kein Verlust der Function einge-

treten ist, verhält sich der Inhalt des Kerns zu dem der Zelle wie 1 : 19, in der Pars optica dagegen beträgt das Verhältniss 1 : 66.

Da wir besonders durch die neuen Untersuchungen von GERASSIMOW (118) wissen, in wie enger Beziehung die relative Kerngrösse zur Intensität der Lebensvorgänge steht, so können wir aus diesen Zahlen entnehmen, wie viel weniger intensiv die Lebensvorgänge, d. h. wie viel geringer die Functionen bei den Zellen der Pars optica sind im Vergleich zu denen der Pars ciliaris, denen wir ohnehin aus allgemeinen Erwägungen wohl auch selbst schon keinen sehr lebhaften Stoffwechsel zuzuschreiben geneigt sind.

## 2. Das Innenblatt der Retina.

Durch MATTHIESSEN'S Untersuchungen wissen wir, dass der dioptrische Apparat des Walauges (bei Zahn- und Bartenwalen) geeignet ist, Bilder auf der Retina zu entwerfen. Es tritt jetzt die Frage an uns heran, in wie weit die Retina im Stande ist, diese Bilder zu recipiren und der Centralstelle im Gehirn zuzuleiten. Physiologische Untersuchungen über die Sehschärfe der Netzhaut lassen sich ja bei Thieren nicht anstellen, wenn wir also nicht ganz darauf Verzicht leisten wollen, uns eine Vorstellung über diesen Punkt zu machen, so sind wir auf Analogieschlüsse angewiesen. Gerade aber für diese Frage ist das Material, das wir zu solchen Schlüssen verwenden können, ungemein reich und gestattet, einen ziemlichen Grad von Sicherheit in den Folgerungen zu erreichen.

Wir gehen hierbei in der Weise vor, dass wir zunächst die in Betracht kommenden Leitungsverhältnisse der menschlichen Retina, in der Area centralis wie in der Peripherie, erörtern und mit diesen Befunden die experimentellen Ergebnisse der Untersuchungen über die Sehschärfe in den betreffenden Netzhautgebieten vergleichen.

Dann muss der Nachweis erbracht werden, dass principiell ähnliche Verhältnisse auch bei den übrigen Säugethieren, ja den Wirbelthieren überhaupt, obwalten, so dass man berechtigt ist, die für den Menschen gewonnenen Resultate mutatis mutandis auch auf die Thiere zu übertragen.

Endlich sind die speciellen Eigenthümlichkeiten der Wassersäugethiere zu erörtern und aus diesen die Schlussfolgerungen über die Art ihres Sehens zu ziehen. Für die Darstellung der Leitungsverhältnisse in der Retina beim Menschen benutze ich die Bearbeitung dieses Themas von GREEFF (112). Er sagt (l. c. S. 197): „Eine mehr oder weniger grosse Gruppe von Sehzellen treten mit ihren

Endkugelchen in Contact mit dem obern Büschel nur einer Bipolare und wiederum mehrere Bipolare treten in Contact mit nur einer Ganglienzelle, die also schon ein zusammengesetztes Bild durch eine Nervenfasern isolirt dem Gehirn übermittelt. Dieses Gesetz hört auf in der Fovea centralis. Hier gehört zu jeder Sehzelle je eine Bipolare und je eine Ganglienzelle. Die feinen Wahrnehmungen bleiben also punktförmig und isolirt bis zum Gehirn.“ Diese Resultate sind durch feinste Untersuchungen von RAMÓN y CAJAL und DOGIEL gewonnen. Nachdem sie einmal festgestellt sind, kann man auch nach einer gröbern Methode sich diese Verhältnisse veranschaulichen. Man berechnet, wie gross die Zahl der äussern Körnerzellen, der innern Körnerzellen und der Ganglienzellen auf einem bestimmten Flächenraum, etwa 1 qmm, ist.

In welcher Weise diese Rechnung für die äussern und innern Körner auszuführen ist, wurde im speciellen Theil (S. 113) angegeben. Statt die Zahl der Ganglienzellen zu berechnen, wählt man besser die der Opticusfasern (Art der Berechnung s. S. 102), die ja der Zahl der Ganglienzellen gleich ist, wenn man von den centrifugalen Fasern absieht. Eine Controlle für den Werth, den man für die Zahl der äussern Körnerzellen erhält, kann man erhalten, wenn man ihn mit dem der Stäbchen- und Zapfensehzellen vergleicht, beide müssten ja gleich sein, wenn, wie wir dies vom Menschen wissen, in der äussern Körnerschicht keine andern gangliösen Elemente liegen als die Stäbchen- und Zapfenkörner. Die Uebereinstimmung dieser beiden Werthe ist nun in der That beim Menschen eine befriedigende. Die Zahl der Stäbchen und Zapfen zusammen nimmt man auf 137 Millionen an (s. GREEFF, S. 122).

Die Zahl der Opticusfasern (die wir der Zahl der Ganglienzellen substituiren) bestimmt „KUHNT (34) wohl zu niedrig etwa 40000, SULZER 500000, KRAUSE, der früher die Zahl auf mindestens 1 Million geschätzt hatte, findet neuerdings wenigstens 400000 stärkere und feinere neben einer vielleicht nicht geringern Anzahl allerfeinster Fasern“ (nach SCHWALBE, „Sinnesorgane“ p. 86 citirt).

Diese Bestimmungen sind wohl sicher genauer als die Werthe, die im speciellen Theil dieser Arbeit für die Wassersäugethiere gefunden wurden, um aber Werthe zu erhalten, die mit jenen vergleichbar sind, wende ich dieselbe oben (s. S. 102) angegebene Methode an, um die Maximalzahl der Opticusfasern zu finden. Diese ergibt sich auf 1 Million. Da die Fläche der Retina, auf welche sich diese Fasern vertheilen, 1300 qmm beträgt, so entfallen im Durchschnitt auf 1 qmm Retina 769 Opticusfasern. Etwas kleiner wird der Werth,

wenn man in Anschlag bringt, dass auf dem gefässfreien Abschnitt der *Macula lutea*, dessen Fläche etwa 1,3 qmm beträgt, allein 9000—13000 Zapfen stehen (s. GREEFF 112, p. 122), die je mit einer Ganglienzelle verbunden sind, es beträgt dann die Durchschnittszahl für die übrige Retina 759. Die Zahl der Stäbchen und Zapfenzellen (die gleich der der äussern Körner ist) beträgt aber auf 1 qmm Retina im Durchschnitt 105380, so dass also auf je eine Ganglienzelle (bezw. Opticusfaser) 130—140 äussere Körnerzellen (bezw. Stäbchen- und Zapfenzellen) entfallen<sup>1)</sup>.

Die Zahl der innern Körnerzellen zu berechnen hat verhältnissmässig viel weniger Werth, da ja ausser den Bipolaren noch andere Ganglienzellen in erheblicher Zahl in ihr liegen, die für die queren Leitungen keine Bedeutung haben dürften.

Mit diesen anatomischen Befunden stimmen nun aufs beste die Resultate der experimentell physiologischen Forschung überein. Wir müssen zwischen zwei verschiedenen Fähigkeiten der Netzhaut unterscheiden, zwischen dem „Formensinn“ und dem „Bewegungssinn“, die in den verschiedenen Bezirken der Retina in ganz verschiedener Weise ausgebildet sind. Der feine Formensinn ist wesentlich in der *Area centralis* (*Macula lutea*) ausgebildet, der Bewegungssinn besonders in der Netzhautperipherie. Schon AUBERT (57) und EXNER (58) haben darauf hingewiesen, ausführlich hat GROENOUW (77) diese Frage behandelt, und seiner Arbeit entnehme ich die folgenden Resultate.

(77, p. 5.) „Wir halten die Ausdehnung einer Bewegung beim indirecten Sehen stets für grösser, als bei directer Betrachtung. Bildet sich eine Gruppe Punkte auf einem so weit seitlich gelegenen Netzhauttheile ab, dass man ihre Zahl nicht mehr angeben kann, so macht es doch noch einen sehr lebhaften Eindruck, wenn man durch eine geeignete Vorrichtung plötzlich einen Punkt zu der Gruppe hinzufügt oder hinwegnimmt.“

Die Netzhautperipherie ist also ein Sinnesorgan, das der *Motoreception* (nach BEER, BETHE und UEXKÜLL) dient. Das Netzhautcentrum dagegen dient dem Formensehen, GROENOUW sagt (77, p. 9): „Unser Netzhautcentrum würde sich . . . den günstigsten Verhältnissen, welche überhaupt für die Unterscheidung von Punkten denkbar sind, sehr nahe befinden.“ Und weiter kommt er zu dem Resultat (77, p. 18):

1) Nimmt man die Zahl der Opticusfasern nur zu 500000 an, so würden auf 260—280 Stäbchenzellen erst eine Ganglienzelle entfallen.

„Die empfindlichen Elemente der Fovea centralis können... nach den bisherigen Beobachtungen nicht grösser sein als ein einzelner Zapfen.“

Wir sehen also einerseits von der Netzhautperipherie zur Fovea centralis hin einen allmählichen Uebergang des „Bewegungsinnesorgans“ in das „Formensinnesorgan“, und andererseits, anatomisch betrachtet, dieser physiologischen Veränderung parallel gehend, eine ständige Vermehrung der queren Leitungsbahnen der Retina. Und wie physiologisch festgestellt werden konnte, dass in der Fovea centralis jeder einzelne Zapfen im Stande sei, centrale Erregung auszulösen, so konnte morphologisch nachgewiesen werden, dass hier das Ideal einer isolirten Querleitung in der Retina erreicht sei, so dass auf eine Zapfenzelle immer eine Bipolare und eine Ganglienzelle kommt.

Gehen wir Schritt für Schritt weiter fort, so wäre nun zu beweisen, dass auch die Area centralis der Wirbelthiere in der Weise vom Bau der übrigen Netzhaut abweicht, dass in ihr mehr isolirte Querleitungen entwickelt sind. Die vortrefflichen Arbeiten von CHIEVITZ geben uns hier die gewünschte Auskunft. CHIEVITZ sagt (65, p. 184): „Im feineren Bau (der Area centralis) kommen mehrfache Variationen vor; dabei giebt es aber gleichzeitig gewisse Bauverhältnisse, welche bei allen untersuchten Formen wieder gefunden werden, und denen sowohl aus diesem Grunde wie auch wegen ihres eignen Wesens eine allgemeine Bedeutung beizulegen ist. Es sind namentlich zwei Haupt-eigenthümlichkeiten, welche für alle untersuchten Areae gemeinsam sind: Erstens, dass (alle oder nur gewisse) Elemente der Zapfenschicht in einer relativ zur Flächeneinheit der Limitans externa grösseren Anzahl und damit gleichzeitig verschmälert auftreten, und zweitens, dass auf jede Sehzelle ein grösserer Antheil der inneren Körner und ebenfalls ein grösserer Theil des Ganglion optici kommt. Was den ersten Punkt anbelangt, wird wohl dadurch eine grössere Sehschärfe bewirkt. Den zweiten Punkt betreffend, liesse sich vielleicht aus der gesteigerten Grösse des Quotienten Ganglion optici: äussere Körner auf die Möglichkeit von einer mehr separaten Leitung von den Sehzellen aus schliessen.“

Mit der Verminderung der Anzahl der innern Körner weiss CHIEVITZ noch nicht recht etwas anzufangen, wahrscheinlich ist sie auf den Wegfall der Zellen zu beziehen, die in andern Netzhautgebieten der horizontalen Leitung dienen (sog. Associationszellen der

Retina). Wir müssen also auch bei den übrigen Wirbelthieren die Area centralis für ein Sinnesorgan der Formenreception ansehen.

Diese Thatsachen lehren, dass wir die relative „Vollkommenheit“ eines Auges nach zwei verschiedenen Gesichtspunkten beurtheilen müssen.

Wenn wir die „Formensinnesorgane“, die Areae centrales, vergleichen, wird selbstverständlich das als das „vollkommenere“ anzusehen sein, das die am besten isolirten Querleitungen aufweist (also die menschliche Area mit ihrer ideal vollkommenen Querleitung).

Vergleichen wir dagegen die „Bewegungssinnesorgane“, d. h. also die Netzhautperipherien, so muss der Maasstab für die „Vollkommenheit“ ein wesentlich anderer sein, dann erscheint uns z. B. die Netzhaut eines Wales vollkommener gebaut als die Netzhautperipherie des Menschen, in der etwa 130—140 Stäbchenzellen an einer Ganglienzelle (und Nervenfasern) abgeleitet werden, während, wie wir sehen werden, die Zahl beim Wal bedeutend grösser ist.

Nach diesen allgemeinen Erörterungen können wir zur Betrachtung der speciellen Verhältnisse der Wassersäugethiere übergehen.

Bei allen übrigen Theilen des Auges konnten wir mehr oder weniger grosse, häufig recht charakteristische Unterschiede der einzelnen Ordnungen der Wassersäugethiere feststellen, bei der Retina ist dies nicht möglich, hier ordnen sich die Species aller Ordnungen zu einer einzigen Reihe, in der überall die gleichen Eigenthümlichkeiten, nur hier mehr, dort weniger ausgeprägt, zu Tage treten.

Die „functionelle Einstellung“ auf die optischen Bedingungen des Wasserlebens ist für das Auge so zu sagen die primäre Anpassung, neben der alle andern, mögen sie noch so wichtig im Einzelnen sein, als secundär erscheinen. Das lässt es plausibel erscheinen, warum hier die Convergenceserscheinungen am stärksten hervortreten. Eine weitere Erklärung liegt aber auch wohl in der grossen Gleichartigkeit des Baues der Netzhaut bei den Säugethieren überhaupt, die uns zu der Annahme berechtigt, dass beim Uebergang zum Wasserleben die Retinae in den vier Ordnungen nicht gar sehr verschieden von einander gewesen sein mögen, jeden Falls wohl weniger verschieden von einander als die übrigen Theile des Auges.

Am grössten sind die Unterschiede der Netzhäute noch in Bezug auf die Ausbildung einer Area centralis, eines „Formensinnesorgans“. Die Area centralis ist überhaupt ein Organ, das in seinem Auftreten

in keiner engen Beziehung zur Verwandtschaft steht; oft haben, wie CHIEVITZ bemerkt, von relativ nahe stehenden Formen die einen eine Area centralis, die andern nicht.

Unter den Pinnipediern wies CHIEVITZ für *Phoca vitulina* ein Area centralis nach, sie hat Aehnlichkeit mit der der Katze, ist rund und liegt „ein wenig nach hinten (oder unten?) vom Opticuseintritt“ (65, p. 171).

Bei Walen ist bisher nichts über eine Area bekannt geworden.

Bei erwachsenen Thieren danach zu suchen, war bei meinem Material aussichtslos, dagegen konnte ich bei einem Embryo von *Delphinus* sp. (s. speciellen Theil S. 229) das Vorhandensein einer „streifenförmigen“ Area feststellen. Interessant war der Verlauf dieses Areastreifens: Die bisher bekannten streifenförmigen Areae verlaufen horizontal (z. B. beim Pferd), entsprechend der Ebene, in der das Gesichtsfeld seine grösste Ausdehnung hat. Die Area vom *Delphinus* aber verläuft vertical und zwar im obern Theil des Bulbus aussen, so dass der Bezirk des schärfsten Formensehens nach unten (und innen) zu liegen kommt, entsprechend der Ausdehnung des Gesichtsfeldes in verticaler Richtung. Ob diese Areae übrigens sehr vollkommen ausgebildet sind, also dem Typus der menschlichen Area nahe kommen, scheint mir zweifelhaft.

Viel grössere biologische Bedeutung für das Auge hat die Ausbildung der übrigen Netzhaut. Wir waren zu der Anschauung gelangt, dass das Verhältniss der Anzahl der Nervenfasern (oder Ganglienzellen) zu der der Stäbchen ein Maass dafür abgeben könnte, in wie weit ein Sehorgan als „Bewegungssinnesorgan“ ausgebildet ist.

Dieses Verhältniss ist im speciellen Theil für alle die einzelnen Thiere ausgerechnet und ergiebt ein interessantes Resultat. Es war, wie erwähnt, die Anzahl der Endelemente (hier Zapfen), die auf eine Nervenfasern kam,

in der Area centralis		<i>Odobaeus</i>	ca. 1500
beim Menschen	ca. 1	<i>Ph. vitulina</i> adult.	„ 2300
in der Netzhautperi-		<i>Otaria jubata</i>	„ 2000
pherie des Menschen	„ 130	<i>Phocaena communis</i>	„ 4900
bei <i>Macrorhinus</i>	„ 1000	<i>Delphinapterus leucas</i>	„ 5600
„ <i>Phoca barbata</i>	„ 2000	<i>Hyperoodon rostratus</i>	„ <b>7200</b>
„ <i>Ph. vitulina</i> juv.	„ 650	<i>Balaenoptera physalus</i>	„ 5100

Diese Zahlenreihe zeigt besser, als Worte es thun könnten, dass die sämtlichen Wassersäugethiere Netzhäute besitzen, die wir als

exquisite „Bewegungssinnesorgane“ [Motoreceptoren] ansehen müssen. Die Anordnung, die wir in der Netzhautperipherie des Menschen angebahnt sehen, dass eine Ganglienzelle mit mehreren Bipolaren, jede Bipolare mit mehreren Stäbchenzellen in Verbindung steht, diese Anordnung zeigen die Wassersäugethiere in der ausgeprägtesten Form.

Es ist dies übrigens eine Eigenthümlichkeit, die ihnen keineswegs ganz allein zukommt, für den Tiger ergab mir die Rechnung etwa 2700 Stäbchenzellen auf eine Nervenfasern. Das Gemeinsame, das Walaug und Tigerauge haben, liegt ja darin, dass sie beide bei schwacher Beleuchtung zu sehen haben, bei der ja wahrscheinlich das Sehen von Bewegungen eine ungleich grössere Bedeutung gewinnt als das Sehen feiner Formen.

In der eben entwickelten Form ist aber das Bild von der Ausbildung der queren Leitungen der Retina noch unbefriedigend, es bedarf noch einer Ergänzung.

Die angegebenen hohen Zahlen von Stäbchen nehmen einen bestimmten Flächenraum auf der Retina ein; alle Sinnesindrücke, die in einem solchen Bezirk die Retina treffen, werden, gleichviel wie gross oder klein ihre Zahl ist, stets nur einheitlich als Erregung einer einzigen Ganglienzelle des Ganglion optici dem Gehirn zugeleitet. Es ist also von Interesse zu erfahren, wie gross ein solcher Bezirk ist. Es leuchtet ja ohne Weiteres ein, dass bei gleicher Anzahl der Stäbchen die Bezirke sehr verschieden gross sein können, je nachdem wie dünn das einzelne Stäbchen ist und wie dicht die Stäbchen stehen.

Die Frage nach der Grösse der betreffenden Bezirke lässt sich beantworten, indem man die Anzahl der Opticusfasern berechnet, die auf 1 qmm Retina entfallen. Die Grösse der Bezirke erhält man, wenn man einen qm durch die Anzahl der Nervenfasern dividirt.

Beim Menschen beträgt die Anzahl der Nervenfasern auf 1 qmm in der Area centralis ca. 11000, dadurch wäre der Innervationsbezirk einer Nervenfasern etwa  $90 \mu^2$  gross. Diese Zahlen wurden schon vorher angeführt, obgleich sie nicht vollständig vergleichbar mit den übrigen Werthen sind. Die Genauigkeit, die sie erreichen, wird wahrscheinlich eine erheblich grössere sein, als ich sie bei meinen Zahlenangaben erreichen konnte, ich rechnete ja stets mit Maximal- oder Minimalwerthen. Zum Vergleich aber scheint es doch besser, Zahlen zu verwenden, die nach dem gleichen Princip wie die übrigen berechnet sind, und ich nehme daher als Zahl der Zapfen auf 1 qmm

der Area 50000 an. Das ist die Maximalzahl bei einem Durchmesser des Innengliedes =  $5 \mu$ .

In der folgenden Zusammenstellung giebt die erste Colonne die Anzahl der Nervenfasern auf 1 qmm, die zweite die Grösse des Innervationsbezirks einer Nervenfasers, ausgedrückt in  $\mu^2$ .

Mensch	{ Area centralis	50 000	20 $\mu^2$
	{ Netzhautperipherie	759	1320 $\mu^2$
	<i>Macrorhinus</i>	103	9710 $\mu^2$
	<i>Phoca barbata</i>	68	14 710 $\mu^2$
	<i>Ph. vitulina</i> neonat.	177	5650 $\mu^2$
	<i>Ph. vitulina</i> adult.	74	13 510 $\mu^2$
	<i>Odobaeenus</i>	62	16 130 $\mu^2$
	<i>Otaria jubata</i>	74	13 510 $\mu^2$
	<i>Phocaena communis</i>	29	34 480 $\mu^2$
	<i>Delphinapterus leucas</i>	28	35 710 $\mu^2$
	<i>Hyperoodon rostratus</i>	15	66 670 $\mu^2$
	<i>Balaenoptera physalus</i>	13	76 920 $\mu^2$ .

Man sieht ohne Weiteres, dass diese Reihe von Werthen sich nicht durchgängig mit der vorigen Reihe, der Anzahl der Stäbchen auf eine Nervenfasers deckt. Den Unterschied möchte ich an dem auffallendsten Beispiel erörtern. *Hyperoodon* hat die grösste Anzahl von Stäbchen auf eine Nervenfasers, er hat aber durchaus nicht den grössten Innervationsbezirk für eine Nervenfasers, diesen hat vielmehr *Balaenoptera*, bei der die Anzahl der Stäbchen auf eine Nervenfasers erheblich kleiner ist, dort 7200, hier nur 5100.

Können wir diese Unterschiede, die sich auch beim Vergleich der übrigen Zahnwale mit *Balaenoptera* zeigen, auch auf eine mehr oder weniger vollkommene Ausbildung des Bewegungssinnes zurückführen? Eine solche Auffassung scheint mir nicht gerechtfertigt. Für ein Bewegungen recipirendes Sinnesorgan kann die Feinheit der einzelnen Sehstäbchen von keiner gar so hohen Bedeutung sein; das Fischauge, von dem wir wohl mit gutem Grund annehmen können, dass es in seinen optischen Fähigkeiten mindestens ebenso gut an das Bewegensehen im Wasser angepasst ist wie das Auge der Wassersäugethiere, zeigt häufig dicke Sehstäbchen, und jeden Falls stehen sie nie so dicht wie im Säugethierauge, es würde also bei gleich grossen Innervationsbezirken, wie sie irgend ein Wal aufweist, eine viel geringere Anzahl von Stäbchen auf eine Nervenfasers kommen. Für das Sehen

von Bewegungen kommt aber vielmehr die Grösse des Innervationsbezirks in Betracht als die Feinheit der Sehstäbchen.

Auf diese Betrachtung lenkte uns auch schon die Erwähnung des Tigerauges. Der Tiger hat eine sehr grosse Anzahl von Stäbchen auf eine Nervenfasern, die Zahl ist grösser als bei irgend einem Pinnipedier, dagegen ist der Innervationsbezirk einer Nervenfasern mit  $9100 \mu^2$  kleiner als bei irgend einem erwachsenen Pinnipedier. Seine Sehstäbchen sind ebenso ungemein fein und stehen so dicht, dass auf dem gleichen Flächenraum, ungleich mehr einzelne Elemente Platz finden als bei den Pinnepidiern.

Für diese Eigenthümlichkeit muss also eine Erklärung gesucht werden, sie ergibt sich vielleicht, wenn wir die Lichtintensitäten in Betracht ziehen, bei denen die fraglichen Thiere zu sehen haben.

Die Bartenwale sind viel mehr Bewohner der oberflächlichen Meeresschichten als die Zahnwale, vor Allem *Hyperoodon*, bei dem uns ja der Unterschied am auffallendsten war und der, wie wir wissen, oft in dunkle Tiefen hinabsteigt, in Tiefen, bis zu denen das Tageslicht überhaupt nicht zu dringen vermag, wenn wir seine untere Grenze bei 400 m Tiefe annehmen.

Auch den Unterschied im Sehen des Tigers und der Pinnipedier könnten wir wohl darin sehen, dass diese, die nie erheblich tief tauchen (das Walross etwa ausgenommen), relativ gutes Licht zum Sehen haben, Licht, von dem wir wohl annehmen können, dass es stärker ist als die Beleuchtung, bei der ein Dämmerungs- oder Nachtthier wie der Tiger seiner Beute nachgeht.

Es liegt also nahe, die grössere Anzahl von Stäbchen auf dem gleichen Flächenraum in Beziehung zu bringen zu dem Sehen bei schwacher Beleuchtung. Und diese Beziehung scheint mir sogar recht verständlich. Die Menge Lichtenergie, die der Flächeneinheit der Retina zugeführt wird, wird ja nicht einfach physikalisch durch die Stäbchenzellen den Bipolaren in unveränderter Qualität und Intensität zugeführt, es geht doch vielmehr in den Zellen ein physiologischer Vorgang von Statten, eine assimilatorische oder dissimilatorische Erregung des Lebensvorgangs, und die Energiemengen, mit denen die Bipolaren der innern Körnerschicht gereizt werden, sind daher nicht unmittelbar abhängig von der als Reiz zugeführten Energiemenge.

Wenn auch die Auffassung nicht mehr zeitgemäss ist, dass das Wesen des Reizes darin bestünde, dass der Erfolg ungleich grösser ist, als der Energiemenge entspricht, die als Reiz wirkte,

so drückt dieses Verhältniss doch einen sehr häufigen Specialfall aus, einen Fall, den wir auch hier bei der Umsetzung des Lichtreizes in Nervenenerregung annehmen dürfen.

Es wirkt dann jede Stäbchenzelle gewissermassen als Multiplier, und nun ist es klar, dass eine grössere Anzahl von Stäbchenzellen auf dem gleichen Flächenraum eine bedeutendere „Multiplication“ des Reizes bewirken können als eine geringere Anzahl, wenn man für beide gleiche Erregbarkeit voraussetzt.

Der schwache Reiz, der bei geringer Lichtintensität ein Sehstäbchen trifft, wäre vielleicht überhaupt nicht im Stande, eine Erregung der Bipolaren und der weitem Leitungselemente zu bewirken, tritt nun aber eine ungemein grosse Zahl Stäbchenzellen an eine Bipolare, eine sehr grosse Zahl Bipolaren an eine Ganglienzelle des Ganglion nervi optici heran, so ist es möglich, dass durch Summation der an sich subminimalen Reize doch der Schwellenwert überschritten wird und so das Sehen bei einer Lichtintensität möglich wird, bei welcher für ein Thier, dem diese Einrichtung fehlt, bei gleicher Erregbarkeit der Retinaelemente schon völlige Dunkelheit herrschen würde.

Wir können natürlich nicht postuliren, dass jedes Thier, gleichviel welcher Classe der Wirbelthiere es angehörte, diese Anpassung an das Sehen bei schwacher Beleuchtung zeigen müsste, es kann selbstverständlich auch ohne einen solchen „Summationsapparat“ dasselbe erreicht werden, wenn nämlich die Erregbarkeit der Retinaelemente steigt.

Bei Fischen z. B. scheint die fragliche Einrichtung zu fehlen, trotzdem finden wir sehende Tiefseefische, bei ihnen wird also wohl die Erregbarkeit der Retina eine viel höhere sein als bei den Wasser-säugethieren. Das würde ja auch verständlich erscheinen, wenn man die Stammesgeschichte in Betracht zieht: Die Fische, die nie das Wasser verlassen, stets bei den dort herrschenden relativ geringen Lichtintensitäten zu sehen genöthigt waren, haben wahrscheinlich eine grössere Erregbarkeit der Retina besessen, zu der Zeit, da gewisse Formen begannen in die dunklern Tiefen zu steigen, als die Formen der Säugethiere, die aus der Tageshelle, an welche ihr Auge gewöhnt war und in der sie mit einer geringern Erregbarkeit der Retina auskamen, dem Wasserleben sich anzupassen begannen. Bei den Fischen war also nur eine Erhöhung der schon sehr bedeutenden Erregbarkeit nöthig, bei den Säugethieren musste

durch besondere, anatomisch nachweisbare Eirichtungen Rath geschafft werden.

Noch eine Eigenthümlichkeit der Retina tritt bei den Wassersäugethiere in auffallendster Weise hervor:

Beim Menschen liegen bekanntlich in der äussern Körnerschicht an gangliösen Elementen nur die Körper der Stäbchen- und Zapfenzellen. Dem entsprechend muss die Anzahl der äussern Körner der Anzahl der Stäbchen- und Zapfenzellen gleich sein.

Eine hierüber ausgeführte Rechnung bestätigte diese Voraussetzung, die Abweichung der gefundenen Werthe lag durchaus innerhalb der Fehlergrenzen der Rechnung.

Ganz anders stellt sich die Sache bei den Wassersäugethiere. Die folgende Zusammenstellung giebt das Verhältniss der Anzahl der äussern Körnerzellen auf den gleichen Flächenraum.

<i>Macrorhinus</i>	1 : 15	<i>Otaria jubata</i>	1 : 10
<i>Phoca barbata</i>	1 : 11	<i>Phocaena communis</i>	1 : 7
<i>Ph. vitulina</i> juv.	1 : 8	<i>Delphinapterus leucas</i>	1 : 5
<i>Ph. vitulina</i> adult.	1 : 13	<i>Hyperoodon rostratus</i>	1 : 6
<i>Odobaeus</i>	1 : 7	<i>Balaenoptera physalus</i>	1 : 9

Das sind Verschiedenheiten, die weit ausserhalb der möglichen Fehlergrenzen liegen. Es ist schwer, sich eine Vorstellung über die Bedeutung dieser enormen Mengen von Ganglienzellen zu machen, da man nicht sagen kann, ob es sich um Elemente handelt, die zu den queren Leitungsbahnen gehören, ob es horizontale Leitungselemente, „Associationszellen“ sind.

Hervorzuheben ist aber, dass wir es hier mit einer Eigenschaft zu thun haben, deren Verbreitung weit über die Grenzen der vier Ordnungen der Wassersäugethiere hinausgeht.

Beim Rind fand sich ein allerdings nicht sehr bedeutendes, aber sicheres Ueberwiegen der äussern Körnerzellen, ihre Zahl war 1,8mal so gross wie die der Stäbchen- und Zapfenzellen. Beim Tiger war das Verhältniss schon etwa 1 : 3,5.

Es lässt sich hier, glaube ich, eine Beobachtung von CHEVITZ verwerthen, für die er selber keine rechte Erklärung gefunden hat. Er sagt (p. 184):

„Es ist nicht ohne Interesse, zu beobachten, wie die Netzhäute sich in der Area [centralis] verhalten, je nachdem sie zu der mit relativ dünner oder relativ dicker äussern Körnerschicht ausgestatteten Gruppe gehören. Während nämlich immer sowohl Ganglion optici wie

innere Körnerschicht im Bereich der Area an Mächtigkeit zunehmen, wird bei der erstgenannten Gruppe die dünne äussere Körnerschicht verdickt, während dieselbe Schicht bei der zweiten Gruppe eine Verdünnung erleidet.“

Die Verdickung der äussern Körnerschicht ist wohl auf eine Vermehrung der Stäbchen und Zapfen zurückzuführen. Die Gruppe der Retinae mit dicker äusserer Körnerschicht scheint aber solche zu enthalten, in denen die Zahl der äussern Körner die der Stäbchen und Zapfen übertrifft. Die Veränderung im Gebiet der Area würde sich dann so erklären, dass die „überzähligen“ Ganglienzellen, wie wir sie ganz indifferent nennen können, hier fortfallen.

Wir könnten dann unsere Erfahrungen betreffend die überzähligen Ganglienzellen allgemein so formuliren:

In dem für Formensehen am besten eingerichteten Auge, im menschlichen Auge, sowie in den für Formensehen besonders begünstigten Netzhautbezirken der Wirbelthiere, in den Areae centrales, sind die Zahlen der äussern Körnerzellen und der Stäbchen plus Zapfenzellen einander gleich, dagegen giebt es unter den Bewegungsorganen der Wirbelthiere (ob in der Netzhautperipherie des Menschen, habe ich nicht festgestellt) zahlreiche, bei denen in der äussern Körnerschicht in grosser Anzahl Ganglienzellen vorkommen, die nicht zu den Stäbchen und Zapfen gehören.

An die Möglichkeit, dass es sich hier, besonders bei den Wasser-säugethieren, um Gebilde handeln könnte, wie wir sie z. B. aus der Selachier-Retina als LANDOLT'sche Kolben kennen, möchte ich nur erinnern, ein Beweis für oder gegen diese Annahme lässt sich zur Zeit eben so wenig erbringen wie eine einigermaassen durch That-sachen gestützte Anschauung über die Function sowohl der LANDOLT-schen Kolben wie der „überzähligen“ Ganglienzellen.

Von weitem Besonderheiten der Netzhaut bei den Wassersäugethieren mag noch hervorgehoben werden, dass die Beobachtung, dass ihr die Zapfen fehlen, durchgängig bestätigt werden konnte. Ob man aber diese Thatsache für die Anschauung verwerthen kann, dass die Zapfen das Farbensehen vermitteln, die Stäbchen aber als Hellig-dunkelapparat aufzufassen sind, will mir sehr zweifelhaft erscheinen, doch will ich zur Zeit nicht näher auf die Frage eingehen. Eine *Ora serrata* findet man im Wassersäugethieraugen nirgends, die *Pars optica retinae* ist gegen die *Pars ciliaris* durch eine glatte Linie, die ich als *Linea terminalis retinae* bezeichne, abgesetzt. Irgend welche Schlüsse auf die Accommodation kann man hieraus

nicht ziehen, nachdem sich die Anschauung von SCHÖN (91) in neuester Zeit als irrig erwiesen hat.

### 8. Nervus opticus.

Die Stellen, an denen der Opticus an die Bulbi herantritt, sind in den vier Ordnungen der Wassersäugethiere sehr verschiedene.

In allen Ordnungen kommen Thiere vor, bei denen er am hintern Augenpol an den Bulbus tritt, bei den Pinnipediern: *Otaria* und *Halicchoerus*, bei den Sirenen: *Manatus köllikeri*, bei den Mysticeten: *Balaenoptera physalus* und bei den Denticeten endlich *Delphinapterus* und *Monodon* (nach Literaturangaben).

Ausser diesem centralen Eintritt kommen eine Reihe anderer Modi vor.

Bei den meisten Pinnipediern tritt er nach unten und temporal vom hintern Augenpol in die Sclera ein.

Bei allen Walen, Zahn- und Bartenwalen, die keinen centralen Eintritt zeigen, erfolgt er nach oben vom Augenpol.

Die auffallendste Anomalie zeigt *Halicore dugong*, eine Eintrittsstelle, wie sie meines Wissens bei Säugethieren noch nirgends beobachtet ist, nämlich in der Horizontalebene ganz nasal, der Nerv durchsetzt die Sclera in schräger Richtung.

In wie fern biologische Bedingungen maassgebend für die Unterschiede sind, ist nicht zu ermitteln.

Bei den meisten Wassersäugethieren verläuft der Nerv in ganz gerader Richtung von der Sclera zum Foramen opticum, ohne irgend welche Krümmungen zu machen, wie wir sie beim Menschen kennen, eine Ausnahme hiervon macht z. B. *Obobaenus*, bei dem starke Krümmungen feststellbar sind. Die Wale dagegen zeigen ausnahmslos den geraden Verlauf.

Die biologische Bedeutung der Krümmungen des Opticus liegt wohl darin, dass sie Bewegungen des Bulbus gestatten, während der gerade gestreckte Verlauf ein Zeichen dafür ist, dass der Bulbus nicht bewegt wird.

Das Innere des Opticus ist bekanntlich durch bindegewebige Septen in einzelne Stränge getheilt. Bei den Pinnipediern zeigen sie noch denselben allgemeinen Typus wie beim Menschen, beim Walross werden sie schon erheblich verdickt, und bei den Walen ist der Nerv durch eine kleinere Anzahl starker radiärer Septen, in denen Blutgefässe verlaufen, in einzelne keilförmige Abschnitte getheilt.

Die Nervenfasern sind sehr verschieden dick, neben Durchmessern, die mit  $4 \mu$  viele Nervenfasern im menschlichen Sehnerven nicht an Dicke übertreffen, giebt es solche von  $16 \mu$ ,  $20 \mu$ , ja von  $26 \mu$  Dicke (*Balaenoptera*). Die mächtige Verdickung kommt durch eine überaus reichliche Entwicklung des Nervenmarks zu Stande.

Ausser von den Gehirnhäuten wird der Opticus bei den Walen noch umgeben von einer mächtigen Scheide, die sich aus ungeheuer straffem Bindegewebe, aus Fett und Geflechten von Ciliargefässen zusammensetzt.

Bei den Bartenwalen ist diese Scheide noch umgeben von einem Fortsatz der Sclera, der wie ein Kegelmantel die Gefässgeflechte fest umhüllt und, wahrscheinlich bis zum Foramen opticum reichend, sich dort wohl mit dem Knochen verbindet.

Wie auf einer Säule ruht der Bulbus auf der Opticusscheide, mit der er unbeweglich verbunden ist, ein gewaltiger Unterschied gegenüber dem Augapfel der Landthiere, der, von einem wie eine Gelenkpfanne wirkenden Lymphraum umgeben, sich leicht, fast ohne Reibung bewegen kann.

Dass der Bulbus der Wale irgend welcher Bewegung fähig wäre, scheint mir gänzlich ausgeschlossen.

Die Bedeutung der festen Stütze des Augapfels ist leicht einzusehen; wäre sie nicht vorhanden, so würde der in weiches, blutreiches Gewebe eingesenkte Bulbus bei rascher Bewegung oder tiefem Tauchen unbedingt in die Tiefe der Orbita hineingedrückt werden. Abgesehen von allem andern würde dann das Auge durch die Zerung, die der Sehnerv dabei erleiden müsste, functionsunfähig werden.

Neben der Frage nach der Bedeutung der Opticusscheide als Ganzes interessirt noch die weitere Frage nach der Bedeutung des Gefässplexus.

Die Opticusscheide enthält, wie wir durch BAUREGARD u. BOLLARD (90) wissen sowohl venöse wie arterielle Gefässplexus. Die Venengeflechte sind Gebilde, die im Körper der Wassersäugethiere an den verschiedensten Stellen und in grösster Verbreitung angetroffen werden; ob ihnen an dieser Stelle noch eine spezifische Bedeutung ausser der allgemeinen zukommt, ist zunächst schwer zu sagen. Auf die Frage der allgemeinen Bedeutung einzugehen, ist hier nicht der Platz, sie ist schon öfters Gegenstand des Nachdenkens der Cetologen gewesen. Dagegen kommen arterielle Plexus, Wundernetze, nicht so häufig vor. Ueber die Bedeutung des Wundernetzes der Ciliararterien hat SATTLER eine Anschauung entwickelt, die ich zunächst wiedergeben möchte.

Er sagt (29, p. 75): „Die Zweige dieses arteriellen Wundernetzes — denn mit einem solchen haben wir es hier zu thun — stellen verhältnissmässig weite Röhren dar, welche durch eine starke elastische Intima ausgezeichnet sind, aber keine Muscularis besitzen (p. 76). Wenn wir uns nun eine Vorstellung über den Zweck dieser eigenthümlichen anatomischen Einrichtung zu bilden trachten, so haben wir denselben wohl wesentlich darin zu suchen, dass die Blutbewegung in den arteriellen Bahnen verlangsamt, der Blutdruck, welcher bei der Kürze des Halses dieser Thiere in der Arteria ophthalmica noch eine sehr bedeutende Höhe haben muss, fürs Auge abgeschwächt werde und Druckschwankungen leichter ausgeglichen werden können. Und in der That könnte dieser Zweck in keiner Weise besser erreicht werden als durch die Zertheilung der für das Innere des Auges bestimmten Blutmasse über eine grosse Oberfläche in zahlreichen weiten elastischen Röhren, welche in ein ausgezeichnet elastisches Polster eingebettet sind.“

Dass durch die Auflösung in ein Rete mirabile der Blutdruck herabgesetzt wird, wie SATTLER es angiebt, ist nach den Lehren der Hämodynamik als gesichert anzusehen, es fragt sich nur, ob die Herabsetzung des in der Arteria ophthalmica herrschenden relativ hohen Druckes der Zweck ist oder ob ein anderer Druck herabgesetzt werden soll.

Wir hatten schon mehrfach Gelegenheit, darauf hinzuweisen, dass im Walauge eine Drucksteigerung innerhalb weiter Grenzen sicher ohne irgend welche Schädigung ertragen wird, so dass es uns nicht wahrscheinlich werden will, dass der doch höchstens nach Bruchtheilen einer Atmosphäre rechnende Blutdruck nachtheilig wirken könnte.

Wenn aber der intraoculare Druck in Folge äusserer Einflüsse steigt, so liegt die Gefahr nahe, dass alles Blut aus dem Bulbus herausgedrückt, sowohl in Venen wie Arterien zurückgestaut werden könnte, und eine solche Ischämie kann das Auge, das wissen wir aus der Pathologie, nicht lange ertragen, sie würde jedenfalls schädlicher sein als eine geringe Blutdruckssteigerung von der Ophthalmica aus.

Gelangt nun aber das Blut nicht direct in die Ophthalmica (Arteria und Vena), sondern erst einerseits in das arterielle, andererseits in das venöse Wundernetz, in denen der Blutdruck stark herabgesetzt wird, so können wir uns wohl vorstellen, dass die äussere Drucksteigerung, mag sie auch eine ganz gewaltige sein, nicht im Stande sein wird, alles Blut aus dem Bulbus heraus

zu pressen. Die Länge des Plexus, die die Opticusscheide ausfüllen, berechnet sich bei den grossen Walen doch immer auf mehrere Decimeter, eine Strecke, die auch ein enorm hoher äusserer Druck kaum zu überwinden im Stande sein dürfte. Die Plexus werden es also dahin bringen, dass ein Gleichgewichtszustand zwischen dem Blutdruck einerseits und dem ungeheuer viel grössern, aber durch die Plexus sehr stark verminderten intraocularen Druck andererseits eintritt, der das Auge vor Ischämie und damit vor Vernichtung schützt. Die starken elastischen Wandungen machen die Gefässe des Plexus wahrscheinlich äusserst haltbar, auch hohem Druck gegenüber.

Mit vollem Recht weist SATTLER (29) ferner darauf hin, dass eine gewisse Analogie zwischen diesen Einrichtungen der Wale einerseits und der sogen. Chorioidealdrüse der Knochenfische andererseits besteht. Auch hier kann man sich vielleicht die Art der Function so vorstellen, wie es eben für die Wale ausführlich dargestellt wurde. Das wäre dann wieder ein Fall von Convergenz. Dass bei Fischen der Blutdruck so hoch sein sollte, dass besondere Vorrichtungen zu seiner Herabsetzung nöthig wären, ist doch wohl recht unwahrscheinlich.

Ueber die Opticusscheide der Pinnipedier ist nicht viel zu sagen, die meisten zeigen Scheiden, die nach demselben Princip gebaut sind wie die der Wale, sie bestehen aus festem Bindegewebe, das Ciliargefässe enthält, doch ist der Zerfall im Plexus hier weit weniger ausgesprochen als bei den Walen. Das Walross, von dessen Sehnerv wir schon hervorhoben, dass er starke Krümmungen aufwies, hat keine feste Opticusscheide.

Bei *Otaria* liegt ein starkes halbkugelförmiges Fettpolster der Sclera an und umgiebt den Anfangstheil des Opticus.

## C. Hülf- und Schutzapparate des Auges.

### I. Palpebrae und Conjunctiva.

Der Lidapparat ist bei den Walen in sehr charakteristischer Weise entwickelt. Bei den Landthieren ist die Lidspalte, die in ihrer Form höchst veränderlich ist, länger als der Durchmesser der Cornea. Vom Auge erscheint nicht nur die Hornhaut, sondern auch ein Theil der Sclera. Bei den Walen aber kann man eigentlich gar nicht von einer Lidspalte sprechen, es ist eine Lidöffnung von ganz bestimmter, unveränderlicher Gestalt vorhanden, annähernd elliptisch und nur wenig grösser, als dass gerade die Hornhaut sichtbar werden könnte. Betrachtet man das Lid eines Finwales, bei dem man selbst durch gewaltsamstes Zerren kaum eine geringe Veränderung in der Form der

Lidöffnung zu Wege bringen kann, so kann man keinen Augenblick darüber im Zweifel sein, dass selbst ein starker Orbicularis oculi nicht im Stande ist, diese Lidöffnung nennenswerth zu verkleinern, ebenso wenig wie starke Palpebralmuskeln sie erheblich erweitern können.

Auch beim Braunfisch liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Die Lidöffnung ist relativ noch kleiner als beim Finwal, und wenn auch hier dem ganzen Lidapparat die gigantischen Dimensionen fehlen, die der Finwal aufweist, so erscheinen doch auch bei ihm die Lider so stark, dass an eine Bewegung durch die zur Verfügung stehenden Muskelkräfte nicht gedacht werden kann.

Es wird wieder unsere Aufgabe sein, in den biologischen Bedingungen, unter denen die Wale leben, den Schlüssel für das Verständniss dieser seltsamen Verhältnisse zu finden.

Die Function der Lider ist bei den Landsäugethieren eine recht mannigfaltige. Durch ihren reflectorischen Schluss halten sie Schädlinge vom Auge ab. Vor blendendem Licht können sie das Auge schützen, indem der Lidspalt verengt wird, und ihr länger dauernder Schluss gewährt durch Fernhaltung des Lichts der Netzhaut die Möglichkeit, sich zu erholen. Gerade in der Beweglichkeit liegt bei den Landsäugethieren die Hauptbedeutung der Lider. Und auch die Grösse der Lidspalte, die mehr als nur das durchsichtige corneale Segment des Bulbus unbedeckt lässt, ist von grosser Bedeutung, da bei der Beweglichkeit des Augapfels die Hornhaut bald an dieser, bald an jener Stelle der Lidspalte steht, wodurch das Blickfeld des einzelnen Auges ganz bedeutend vergrössert wird.

Nun sahen wir aber vorher, dass der Augapfel des Wals unbeweglich in seiner Lage fixirt ist, für ihn ist also eine grosse Lidspalte von keinem Werth für die Vergrösserung des Gesichtsfeldes; dagegen brächte sie im Wasser den Nachtheil, dass ein unnötig grosser Theil des Bulbus in directer Berührung mit dem äussern Medium stünde und so erheblichen Wärmeverlust erleiden müsste. Die geringe Grösse der Lidöffnung der Wale und ihre Form, die der Cornea entspricht, stellen also Anpassungen an die thermischen Verhältnisse des Wasserlebens dar, vielleicht auch an die hydrodynamischen und chemischen Verhältnisse, indem durch die kleine Lidöffnung nur wenig Wasser mit dem reichlichen Secret der Augendrüsen in Verbindung tritt und so nicht die Gefahr vorliegt, dass einmal die ganze Menge des Secrets vom Wasser fortgespült und dadurch die Cornea und Conjunctiva schutzlos der Wirkung des Seewassers ausgesetzt werden.

Hiermit ist aber noch nicht die Unbeweglichkeit der Lider verständlich geworden.

Wenn man auch annehmen will, dass die reichliche Secretabsonderung (s. u.) dem Auge genügenden Schutz gegen flottirende Schädlinge gewährt, so bliebe doch noch die Function der Lider übrig, als Blende bei wechselnder Beleuchtung zu dienen. Diese Function hat aber beim Wal ein anderer Theil des Auges, die Iris, in viel ausgehnterem Maasse übernommen, als es bei den Landsäugethieren der Fall ist, wie oben (s. S. 341 ff.) bereits dargestellt wurde.

Anatomisch zeigt der Lidapparat der Wale einen sehr einfachen Bau. Der Tarsus, die MEIBOM'schen Drüsen u. s. w., alles dies fehlt bei den Walen, auch eine Nickhaut ist nicht oder höchstens in rudimentären Andeutungen vorhanden. Tief in das subepidermoidale Gewebe eingreifende Epithelsprosse, wie wir durch KÜKENTHAL wissen, Umwandlungsproducte von Haaranlagen, sorgen für die mechanische Befestigung der Epidermis. Auch in der Conjunctiva palpebrarum sind nahe dem Lidrande solche Epithelzapfen ausgebildet, die aber äusserst unregelmässige Formen zeigen.

Das Innere der Lider wird von der stark entwickelten Speckschicht und dem ebenfalls recht starken Orbicularis oculi ausgefüllt. An der Conjunctiva der Lider ist eine Oberflächenvergrösserung durch zahlreiche Fältchen bewirkt, die in ihrem Innern Venen enthalten, die überhaupt unmittelbar unter der Conjunctiva in grossen Mengen liegen, ein guter Wärmeschutz an dieser der Abkühlung so stark ausgesetzten Schleimhaut. Die Conjunctiva bulbi ist häufig durch starke Pigmentirung ausgezeichnet. Die zahlreichen subconjunctivalen Drüsen der Augen sollen erst bei Besprechung des Drüsenapparats Erwähnung finden.

Viel weniger weit ist die Reduction der einzelnen Theile des Lidapparats bei den Pinnipediern gegangen. Die ungeheuer dichte Behaarung reicht bis zum Lidrand, und in Folge dessen besteht die oberflächlichste Schicht des Lides fast ausschliesslich aus Haarbälgen, unter ihr liegt eine gegen den Lidrand dünner werdende Fettschicht, dann folgt der starke Orbicularis oculi.

Unter dem Orbicularis liegt eine Platte aus straffem Bindegewebe, die wohl als der Rest des Tarsus angesehen werden darf; aber die Glandulae tarsales sind geschwunden, ihre Function bestand ja darin, den Lidrand fettig zu erhalten und so das Ueberfliessen der Thränenflüssigkeit zu verhindern. Warum diese Function im Wasser fortfällt, wird unten bei Darstellung des Drüsenapparats gezeigt werden.

Die *Conjunctiva palpebrarum* besteht aus geschichtetem Pflasterepithel, das gegen den *Fornix conjunctivae* in geschichtetes Cylinderepithel übergeht.

Die *Conjunctiva bulbi* ist im Umkreis der Cornea mehr oder weniger stark pigmentirt.

Ungemein klein ist auch bei den Pinnipediern die Lidspalte. Beim Menschen ist sie mehr als 2,5mal so lang wie der Durchmesser der Cornea, beim jungen, 4 Tage alten Seehund ist sie nur gerade noch so lang wie der Corneadurchmesser (Lidspalte 20,7 mm, Cornea 20,5) und beim erwachsenen Seehund ist sie sogar kürzer, sie misst nur 21 mm, der Hornhautdurchmesser aber 24,5 mm.

Im Vortheil sind die Seehunde den Walen gegenüber mit ihrem Lidapparat in so fern, als sie im Stande sind die Lider zu öffnen und zu schliessen. Ob bei so enger Lidöffnung eine Bewegung des Bulbus zum Zweck der Vergrößerung des Blickfeldes möglich ist, diese Frage mussten wir oben schon verneinen. Auch die Verhältnisse des Opticus und seiner Scheide führten uns zu der Anschauung, dass auch das Pinnipedierauge als ziemlich bewegungslos angesehen werden muss, ausgenommen etwa das des Walrosses. Wie es bei diesem mit der Grösse der Lidspalte steht, ist mir unbekannt.

Die Nickhaut ist bekanntlich bei den Pinnipediern stark entwickelt und enthält eine gebogene Knorpelspanne als Stütze.

Ueber die Anatomie des Lides der Sirenen kann nach den Befunden an den Embryonen wenig gesagt werden, doch ist die biologisch wichtige Thatsache, dass auch bei ihnen die Lidöffnung sehr klein ist, schon an dem untersuchten Material festzustellen. Der Embryo von *Halicore* hat einen Corneadurchmesser von 6,5 (horizontal) bzw. 5,5 (vertical), die Lidöffnung dagegen ist nur 5 mm lang und 3 mm breit. Sie macht ganz den Eindruck, als ob sie, wie bei den Walen, einer Erweiterung oder Verengerung nicht fähig sei.

## II. Apparatus glandularis.

Dass der Drüsenapparat des Walauges ungemein stark entwickelt ist, ist eine lange bekannte Thatsache. An die vergleichend anatomische Deutung der einzelnen Theile desselben aber knüpft sich eine Controverse. RAPP (6) behauptete, die Wale hätten eine Thränendrüse, WEBER (49) dagegen stellte dies auf Grund seiner Untersuchungen ganz entschieden in Abrede, er giebt nur die Existenz einer HARDERschen Drüse zu. Der Streit löst sich wohl in der Weise, dass physiologisch betrachtet allerdings keine von den Drüsen, die ihr

Secret in den Conjunctivalsack ergiessen, den geringsten Anspruch darauf hat, als „Thränen-drüse“ bezeichnet zu werden, dass aber an der Stelle, an der bei andern Thieren die Thränen-drüse liegt, am temporalen Augenwinkel, auch bei den Walen eine Drüse vorhanden ist.

Wie im speciellen Theil genauer beschrieben, findet sich die unzweifelhafte Anlage einer Thränen-drüse und einer HARDER'schen Drüse bei den untersuchten Embryonen der Zahn- und Bartenwale (bei dem jüngsten *Delphinapterus*-Embryo waren überhaupt noch keine Drüsenanlagen vorhanden). Verbunden sind beide Drüsen durch ein subconjunctivales Drüsenstratum, das schon WEBER beschreibt. Es ist bei den Embryonen erst schwach entwickelt und verwischt daher noch nicht die Grenzen der nasalen und temporalen grossen Augen-drüsen.

Wenn wir also beim erwachsenen Thier keine „Thränen-drüse“ mehr finden, so muss sie entweder atrophirt sein oder sie muss eine andere Function übernommen haben. Letzteres ist nun thatsächlich der Fall.

Soweit ich mich an dem herausgeschnittenen Bulbus eines erwachsenen *Hyperoodon* davon überzeugen konnte, nimmt die Anzahl der Ausführgänge gegen den temporalen Augenwinkel durchaus nicht ab, es liegen dort ebenso gut Drüsen wie im ganzen Bereich des Fornix conjunctivae, aber diese Drüsen liefern, wie WEBER angiebt, ganz dasselbe fettige Secret wie die HARDER'sche Drüse. Es hat also ein Functionswechsel stattgefunden und zwar in der Weise, dass die Drüse, welche topographisch der Thränen-drüse entspricht, nicht mehr das wässrige Secret dieser Drüse, sondern das fettige der HARDER'schen Drüse liefert.

Wir müssen hierin entschieden eine Anpassung an das Wasserleben sehen. Das wässrige Secret der Thränen-drüsen mischt sich ohne weiteres mit dem Seewasser, würde diesem also gestatten, bis an die Cornea und Conjunctiva vorzudringen und so, wie wir oben sahen, chemisch oder osmotisch auf dieselbe zu wirken. Ein fettiges Secret mischt sich nicht mit dem Wasser, es füllt den Conjunctivalsack und schützt Cornea und Conjunctiva wirksam vor dem Seewasser. Der Functionswechsel der Thränen-drüse ist also eine Anpassung an die hydrodynamischen und chemischen Verhältnisse des Wassers.

Die mächtige Entwicklung der Drüsen an den Augen der Wale lässt auf eine reichliche Production von Secret schliessen, das

überflüssige wird einfach durch das Seewasser entfernt, besondere Thränenableitungswege sind bekanntlich nicht vorhanden, ebenso wenig wie bei den Pinnipediern. Dieser veränderte Modus der Entfernung des Secrets der Augendrüsen macht auch die Glandulae tarsales Meibomi überflüssig, deren Function oben (s. S. 368) erwähnt wurde.

Die Pinnipедier haben ausser der stark entwickelten HARDERschen Drüse auch eine kleine Thränendrüse.

Auch das Sirenenauge ist ungemein reich an Drüsen, vor allem ist auch das subconjunctivale Drüsenstratum sehr stark ausgebildet.

### III. Apparatus muscularis.

Der Muskelapparat ist an den Augen der Wassersäugethiere überall sehr stark entwickelt. Ausser den 4 M. recti und den 2 M. obliqui findet man bekanntlich stets einen kräftig ausgebildeten M. palpebralis und Musculi retractores. Im Einzelnen zeigen sich manche Merkwürdigkeiten, z. B. setzt der Obliquus inferior gelegentlich in zwei getrennten Portionen an die Sclera, die 4 Retractoren sind oft sehr verschieden stark entwickelt, der obere und untere stellen mächtige Muskelmassen dar, äusserer und innerer dagegen sind zu dünnen Muskelbändern reducirt.

Diese Verhältnisse, denen ich eine biologische Bedeutung beizulegen ausser Stande bin, sind im speciellen Theil näher beschrieben. Aufmerksam machen möchte ich nur noch auf das Verhältniss der Recti zum Nervus opticus bei den Sirenen. Während sonst bei allen Säugethieren die Recti in der Umgebung des Foramen opticus entspringen, so dass der Opticus in seinem ganzen Verlauf in der Orbita von ihrem Kegel umhüllt ist, entspringen sie bei *Manatus* wie bei *Halicore* temporal vom Foramen opticum, der Opticus tritt erst ein Stück von diesem entfernt zwischen die Muskeln.

Viel allgemeiner interessant als diese anatomischen Einzelheiten der Augenmuskeln ist eine Frage physiologischer Natur, die sich uns bei Betrachtung der Augenmuskulatur aufdrängt.

Wir waren zu der Erkenntniss gekommen, dass das Walauge nicht mehr bewegt werden kann, dass auch die Lider unbeweglich wären, und trotzdem finden wir einen ungeheuer ausgebildeten Muskelapparat am Walauge. Bei den Pinnipediern sind die Lider gut beweglich, der Bulbus aber in den meisten Fällen wohl nicht, trotzdem ist auch hier die Muskulatur stark

entwickelt. Das Auge, dem wir noch einige Beweglichkeit zutrauten, das Walrossauge, ist das kleinste von allen untersuchten Wassersäugthieraugen. Die Muskelmasse aber, die es umgibt, ist so ungeheuer im Vergleich zu dem kleinen Bulbus, dass die geringe Beweglichkeit, die wir vermuthen, ja selbst eine sehr beträchtliche, welche uns als unwahrscheinlich erscheint, doch nicht als hinreichender Grund für eine solche Muskelentwicklung erscheinen will, zumal wenn wir an die quantitativ viel geringere Entwicklung der Augenmuskeln des Menschen denken, dessen Bulbus den des Walrosses doch sicher an Beweglichkeit weit übertrifft.

So verdächtig uns aber auch das Walrossauge erscheint, wollen wir es doch für die folgenden Ausführungen aus dem Spiele lassen und nur die Verhältnisse des Walauges näher betrachten.

Die Muskeln, welche am ersten noch im Stande wären, eine Bewegung des Bulbus zu bewirken, die Recti, sind äusserst schwach, sie verlaufen mit den Palpebrales zusammen und senden zum Bulbus nur dünne, sehnige Theile, von ihnen kann man sich keine bedeutende Wirkung versprechen. Mächtige Muskelmassen sind die Retractores, die fleischig in grosser Ausdehnung der Hinterfläche des Bulbus sich ansetzen, ihrer Masse nach könnte man grosse Wirkung von ihnen erwarten, aber die Richtung ihres Zuges fällt mit der der Opticus-scheide zusammen, und dass diese den Bulbus tragende Säule einer Verkürzung fähig wäre, scheint gänzlich ausgeschlossen. Aehnlich stellen sich die Verhältnisse für die Palpebrales. WEBER giebt an, dass sie bei den grossen Bartenwalen die Masse eines Glutaeus maximus des Menschen erreichen, dass sie aber eine grössere Kraft entwickeln könnten wie ein Mensch mit beiden Armen, ist kaum anzunehmen, und mir gelang es nicht, bei aller Anstrengung die Lidöffnung des Finswals zu erweitern. Wir haben also die Thatsache zu constatiren, dass hier starke Muskeln vorhanden sind, denen es nicht möglich ist, sich zu contrahiren, zu verkürzen.

Das scheint unsern Anschauungen von der Wirkung der functionellen Reize durchaus zu widersprechen; ein functionsloser Muskel muss nach unsern Vorstellungen atrophiren. Es bleiben uns also nur zwei Möglichkeiten der Auffassung dieser Thatsache gegenüber: entweder ist unsere Vorstellung von der Wirkung functioneller Reize, die das Ergebniss einer Unmenge von Beobachtungen ist, falsch, oder die Muskeln haben hier eine andere Hauptfunction übernommen, als ihnen sonst gemeinlich zukommt. Zu dem ersten Schluss wird

sich wohl Niemand leicht verstehen wollen, es bliebe also die zweite Möglichkeit zu erörtern.

Welches kann der functionelle Reiz sein, der die Augenmuskeln der Wale daran verhindert, in der Weise zu atrophiren, wie wir es von den Muskeln bei ankylotisch gewordenen Gelenken kennen?

Wir sind gewohnt, die Function des Muskels wesentlich von der Seite der mechanischen Leistung zu betrachten, für unsern Fall aber werden wir gut thun, uns daran zu erinnern, dass nicht die ganze Energie des Muskels in mechanische Arbeit umgesetzt wird, dass vielmehr ein erheblicher Theil schon unter gewöhnlichen Bedingungen zur Production von Wärme verwandt wird. TIGERSTEDT nennt die Muskeln (99, V. 1, p. 398) „die wichtigsten wärmebildenden Organe“ des Körpers. Und weiter ist zu berücksichtigen, dass im Tetanus die Wärmebildung bis zu einer gewissen Grenze um so grösser wird, je grösser die Spannung ist (s. 94, V. 2, p. 34). Bei verhinderter Contraction, wie am Walauge, ist diese Bedingung erfüllt. Bei der grossen Bedeutung, die die Wärmeproduction des Körpers für den Wal im Allgemeinen, in ganz besonderer Weise aber für das Auge hat, hat man wohl eine gewisse Berechtigung, anzunehmen, dass die Fähigkeit der Wärmeproduction im Muskel bei ihm höher ist als bei andern Thieren, und wenn wir uns zu dieser Voraussetzung entschliessen, hat die Existenz der mächtigen Augenmuskeln, die keine mechanische Leistung mehr haben, nichts Wunderbares für uns, die Production von Wärme ist ihre nunmehr alleinige Function, die auch vollständig ausreicht, um ihre Existenz verständlich zu machen. Wenn man vergleichend physiologisch überschaut, wie die verschiedenen Seiten des Stoffwechsels des Muskels in den Vordergrund treten können, wie z. B. in den elektrischen Organen der „elektrischen Fische“ die Production von Elektrizität, die bei uns keine biologische Bedeutung hat, zur alleinigen Function des auch baulich umgeänderten Muskels werden kann, so erscheint uns das starke Hervortreten der Production thermischer Energie in den Augenmuskeln der Wale als ein gar nicht so isolirt dastehendes Phänomen.

#### IV. Orbita.

Die Augenhöhle ist bei den Walen sehr unvollständig ausgebildet, am unvollständigsten bei den Denticeten, bei denen eigentlich nur das Dach knöchern ist. Am Boden der Orbita ist der Processus zygomaticus das einzige Knochengebilde, allerdings reicht auch

der obere Rand der Mandibula bis unmittelbar unter den Kegel der Augenmuskeln.

Die Orbita der Bartenwale ist weit vollständiger, der Orbitalring ist vollständig, ausser dem Dach sind auch der grösste Theil der Vorderwand, der nasale Theil des Bodens und der obere Theil der Hinterwand knöchern. Ein starker *Musculus orbitalis* und straffe Bänder schliessen die Lücken der knöchernen Wandung.

Die Pinnipediern haben eine bis auf die bekannten Orbitalfissuren geschlossene Augenhöhle.

Bei den Pinnipediern füllt der Bulbus den Kreis des Orbitalringes fast vollständig aus, er liegt nur mit dem Theil, der hinter dem Aequator liegt, innerhalb der Orbita.

Bei den Sirenen ist der Bulbus im Vergleich zum Durchmesser der Orbita sehr klein, auch hier liegt er zum grossen Theil vor der Orbita, in Muskel- und Fettgewebe eingesenkt.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Walen, stets fasst die Augenhöhle nur den hintersten Theil des Bulbus in sich.

Wir können in dieser Verlagerung des Bulbus aus der knöchernen Umgebung heraus in das weiche Muskel-, Fett- und Drüsen-gewebe hinein eine Einrichtung erblicken, die ihn davor bewahrt, bei Steigerung des Wasserdrucks gegen die Knochen gepresst zu werden.

Ausser dem Opticus mit seiner Scheide und den Augenmuskeln bildet den wichtigsten Inhalt der Orbita der mächtig entwickelte Gefässplexus. Bei Pinnipediern, Denticeten und Mysticeten sind es Venengeflechte, die in grosser Ausdehnung in der ganzen Umgebung des Augenmuskelkegels sowie subcutan im Bereich der Lider liegen, sie haben wohl nicht nur die Aufgabe den Inhalt der Orbita zu erwärmen, sondern dienen auch wohl als weiches Polster, das bei gesteigertem Aussendruck den Bulbus und den Opticus vor Traumen irgend welcher Art schützt. Bei den Sirenen liegt am Boden der Orbita ein starkes arterielles *Rete mirabile*, über dessen specielle Bedeutung ich nichts angeben kann.

Die Augen der Wale liegen an der Seite des Kopfes in einer Stellung, wie sie bei andern Säugethieren kaum vorkommt.

Bei den Bartenwalen ragt die Orbita als Erhebung des Daches der Mundhöhle in diese hinein; wie aus den Abbildungen zu ersehen (s. KÜKENTHAL, 110, fig. 2), ist diese Eigenthümlichkeit am stärksten entwickelt bei *Eubalaena*, dem Nordkaper.

Bei den Zahnwalen liegt das Auge hinter dem Mundwinkel.

In der Seitenlage aber stimmen beide Ordnungen überein und ferner in der ungemein tiefen Lage der Augen am Kopf. Die Bedeutung dieser Lage ist wohl zunächst darin zu suchen, dass durch sie das Auge dem Anprall des Wassers nicht derartig ausgesetzt ist, wie es der Fall sein würde, wenn sie vorn am Kopf lägen. Aber auch für das Gesichtsfeld ist diese Lage von Bedeutung. Da die unbeweglichen Bulbi nicht durch Drehung ihr Sehfeld vergrössern können, muss ihre Stellung so gewählt werden, dass sie beständig ein möglichst grosses Gesichtsfeld bestreichen. Das wird dadurch erreicht, dass der Bogen des binocularen Sehens ungemein verkleinert wird, vielleicht hört das binoculare Sehen überhaupt völlig auf, worüber wohl am besten eine Untersuchung der Decussatio nervorum optitorum Aufschluss geben könnte. Der Verkleinerung des Sehfelds der Augen nach vorn geht eine Erweiterung nach hinten parallel, so dass das gesammte Gesichtsfeld beider Augen doch sicher eine beträchtliche Grösse hat.

Die tiefe Lage der Augen am Kopf bewirkt ausserdem eine Verkleinerung des Gesichtsfeldes nach oben bei gleichzeitiger Vergrösserung nach unten.

Bei den Pinnipediern liegen die Augen nahe bei einander, vorn am Kopf, in der für die Säugethiere gewöhnlichen Lage.

Die Augenaxe ist bei den meisten Pinnipediern schräg nach oben gerichtet, beim Walross ist sie horizontal. Nach oben gerichtet ist sie auch bei den Sirenen.

Anders dagegen bei den Walen. Beim Braunfisch liegt sie fast horizontal, hat aber auch schon eine geringe Neigung nach unten und noch mehr beim Weisswal und Dögling, bei letzterm beträgt schon beim Embryo von 15,8 cm Länge die Neigung nach unten etwa 40°.

Der Embryo von *Balaenoptera* (Länge 20 cm) zeigt gleichfalls die starke Neigung der Augenaxe nach unten.

Es liegt nahe, diese Richtung der Augenaxe für eine Anpassung an das Wasserleben zu halten, und diese Anschauung gewinnt noch mehr an Wahrscheinlichkeit, wenn wir von JOHANNES MÜLLER (4) erfahren, dass ausser den Walen nur noch die Seeschildkröte eine nach unten geneigte Orbitalaxe hat (sie kommt auch wohl noch bei Fischen vor).

Die Neigung der Augenaxe nach unten hat natürlich eine Vergrösserung des Gesichtsfeldes nach unten zur Folge, aber in demselben Maasse wird es nach oben verkleinert, jeden Falls das theoretisch construierbare Gesichtsfeld; praktisch hat diese Verkleinerung wohl

gar keine Bedeutung. Es kann von keiner biologischen Bedeutung für den Wal sein, zu sehen, was ausserhalb des Wassers vor sich geht, denn dahin kann er doch nie kommen. Die Hauptausdehnung seines Gesichtsfeldes liegt eben nach unten, und von hier drohen ihm, z. B. in den Angriffen der Haie, auch wirklich Gefahren. Wenn es aber auch für ihn von Werth sein sollte, aus dem Wasser heraus zu sehen, er könnte es nur schwer, denn zahlreiche störende Lichteindrücke müssten in sein Auge gelangen, da ja die Oberfläche des Wassers als reflectirende Fläche wirkt. Da sie in steter Bewegung ist, stellt sie zwar keine spiegelnde Fläche dar, die Bilder erzeugen könnte, wohl aber wirft sie doch Strahlen ins Wasser zurück, die in den oberflächlichen Schichten sicher störend für ein Sehen in dieser Richtung sind. Dass ausser der Abwendung des Auges von diesen störenden Lichteindrücken, ausser der Neigung der Orbitalaxe nach unten auch das Operculum pupillare der Iris zur Ablendung derselben dient, wurde oben schon erwähnt.

#### D. Zur Phylogenie der Wassersäugethiere.

Die theoretisch fast mit Nothwendigkeit zu postulirende Annahme, dass die Wassersäugethiere von Landsäugethieren abstammen, ist durch eine Fülle von Thatsachen der vergleichenden Anatomie und Ontogenie gestützt, trotzdem scheint es nicht überflüssig, die Ergebnisse, die die Untersuchung der Augen geliefert hat, in Hinsicht auf diese Frage zu discutiren.

Und noch eine zweite phylogenetische Frage ist zu erörtern: die Frage nach dem polyphyletischen Ursprung der Wassersäugethiere. Auch diese ist wohl als gelöst anzusehen und zwar in dem Sinne, dass alle vier Ordnungen der Wassersäugethiere unabhängig von einander den Uebergang zum Wasserleben vollzogen haben und einander durch convergente Anpassung an die gleichen Lebensbedingungen in vielen Punkten so ähnlich geworden sind.

Um Wiederholungen zu vermeiden, will ich das Material für die Erörterung dieser beiden Fragen so ordnen, dass ich nur die besten Beispiele bei jeder Frage vorbringe, doch ist natürlich das Material für die zweite Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der Wassersäugethiere meist ohne weiteres auch für die erste, nach der ihrer Abstammung von Landsäugethieren überhaupt, zu verwerthen.

### Die Cornea.

Das Verhältniss der Grösse der Cornea zu der des Bulbus ist ein Werth, der in der Entwicklung des menschlichen Auges und damit also wahrscheinlich auch bei den übrigen Landsäugethieren ungemein constant, fast völlig gleich für alle Stadien ist, wie 1884 L. KÖNIGSTEIN fand. Bei den Walen aber sind in der Entwicklung durchweg die Hornhäute grösser als beim erwachsenen Thier. Beim Finwal beträgt das Verhältniss des verticalen Corneadurchmessers zum verticalen Bulbusdurchmesser 3,667, beim Embryo von 20 cm Länge 1,455. Und um nur ein Beispiel für die Zahnwale zu nennen, das Verhältniss beim erwachsenen Weisswal ist 3,14, beim jüngsten Embryo von 3,75 cm Länge dagegen 1,084, die Cornea also relativ fast dreimal so gross wie beim Erwachsenen. Die Verkleinerung der Cornea im Lauf der Entwicklung ist eine Erscheinung, die wir bei den Landsäugethieren nicht finden, ihr conconstantes Auftreten bei den Walen berechtigt uns, diese Eigenthümlichkeit als eine Anpassung an das Wasserleben, wie wir oben sahen, an die thermischen und hydrostatischen Verhältnisse desselben aufzufassen.

Was die Dicke der Cornea anlangt, so hat bekanntlich der Mensch eine geringe Randverdickung, bei allen andern daraufhin untersuchten Landthieren dagegen ist der Scheitel die dickste Stelle, der Rand ist verdünnt (KOSCHEL). Es ist eine gewiss interessante Thatsache, dass die enorme Randverdickung, die fast allen Wassersäugethieren eigen ist, erst im Lauf der Entwicklung ein Stadium ersetzt, das in seinem Verhalten ganz dem der Landsäugethiere entspricht. Bei allen jungen Embryonen findet man den Hornhautscheitel viel dicker als den Rand. Als auffallendstes Beispiel erwähne ich nur den Weisswal. Beim Erwachsenen ist der Rand siebenmal so dick wie der Scheitel, beim jüngsten Embryo (Länge 3,75 cm), dagegen der Scheitel mehr als doppelt so dick wie der Rand.

Die Auffassung, dass die Randverdickung der Cornea eine Anpassung an das Wasserleben und zwar an die hydrostatischen Verhältnisse desselben sei, wie wir oben annahmen, wird also durch die entwicklungsgeschichtlichen Befunde nachdrücklich bestätigt.

Die Ausführungen über die Bedeutung der Randdicke gelten auch für die Pinnipedier. Bei *Phoca* ist beim Embryo von 10 cm Länge der Hornhautscheitel ebenso dick wie der Rand, beim Erwachsenen dagegen der Rand mehr als 3mal so dick wie der Scheitel.

Und noch auffallender ist der Unterschied beim Walross, bei dem beim Embryo der Scheitel dicker ist als der Rand, beim erwachsenen Thier aber der Rand 3,5mal so dick wie der Scheitel. Die relative Verkleinerung aber, welche die Cornea bei den Pinnipediern in der Entwicklung erfährt, ist zu unbedeutend, als dass man sie zu phylogenetischen Schlüssen verwenden könnte.

Die relative Abnahme der Höhe der Cornea, d. h. also die Abflachung, ist eine bei allen untersuchten Wassersäugethieren in der Entwicklung sehr deutlich hervortretende Eigenthümlichkeit; die Embryonen haben noch sehr gut gewölbte Hornhäute. Die Deutung dieser Erscheinung als mechanische Anpassung wurde oben gegeben.

### Die Sclera.

Es sollen hier nur die Formverhältnisse Erwähnung finden.

Die Bedeutung, welche das überaus flache prääquatoriale Segment für die Wale hat, wurde oben auseinandergesetzt; auch diese Anpassung tritt erst im Lauf der Entwicklung auf. Beim jüngsten Embryo von *Balaenoptera* ist das prääquatoriale Segment noch erheblich höher als beim erwachsenen Thier. Noch auffälliger ist dies bei den Zahnwalen, das Auge der 20—30 cm langen *Delphinapterus*-Embryonen ist fast kuglig.

Bei den Pinnipediern ist der Gang der Entwicklung umgekehrt, hier wird die Axe länger. Auch diese Thatsache konnten wir zu den biologischen Einrichtungen des erwachsenen Pinnipedierauges in Beziehung setzen.

### Das Corpus ciliare.

Da bei den Walen die Ciliarfortsätze das Bild der Reduction gaben: so war anzunehmen, dass im Lauf der Entwicklung eine Verkleinerung derselben eintreten würde, indem bei den Embryonen als Hinweis auf früheres Leben am Lande die Fortsätze stärker entwickelt sein müssten. Diese Annahme wird durch die Thatsachen bestätigt: bei allen Walembryonen sind die Ciliarfortsätze länger als beim erwachsenen Thier, beim Finwal mehr als 4mal so lang (beim Embryo von 20 cm), bei den Zahnwalen etwa doppelt so lang.

Bei den Pinnipediern findet keine Reduction der Ciliarfortsätze in der Entwicklung statt, die mechanische Function, die sie in so bedeutendem Maasse zu leisten haben, bewahrt sie vor der Rückbildung. Sie zeigen sogar ein sehr beträchtliches Wachsthum.

### Die Linse.

Bei der Linse konnten wir als gemeinsame Charaktere der Wassersäugethiere die starke Wölbung und die relativ geringe Grösse im Verhältniss zum Corneadurchmesser feststellen. Beide Eigenschaften fehlen noch bei jüngern Embryonen. Diese zeigen viel flachere Linsen, besonders die Vorderfläche weist meist eine sehr geringe Wölbung auf, Vorder- und Hinterfläche sind noch verschieden stark gewölbt.

Als Mittelwerth des Verhältnisses Linsendurchmesser : Corneadurchmesser hatten wir für die erwachsenen Wassersäugethiere 1 : 1,738 gefunden, während die Landsäugethiere meist viel geringere Werthe aufweisen. Solche niedrigeren Werthe, d. h. relativ grössere Linsen, finden wir nun auch bei den Embryonen der Wassersäugethiere.

Die folgende Zusammenstellung giebt das Verhältniss Linsendurchmesser : Corneadurchmesser.

<i>Phoca groenlandica</i>	(10 cm lang)	1 : 1,38
<i>Odoboenus rosmarus</i>	(12 „ „ )	1 : 1,29
<i>Balaenoptera rostrata</i>	(20 „ „ )	1 : 1,47
<i>Delphinus sp.</i>	( 8,9 „ „ )	1 : 1,33
<i>Phocaena communis</i>	(12,7 „ „ )	1 : 1,11
<i>Delphinapterus leucas</i>	(25 „ „ )	1 : 1,24
<i>Hyperoodon rostratus</i>	(15,8 „ „ )	1 : 1,13

Man sieht, dass sich diese Verhältnisse weit von denen der Wassersäugethiere entfernen und durchaus denen gleichen, die wir für Landsäugethiere kennen.

### Die Retina.

Die Armuth der Netzhaut an Opticusfasern ist eine Eigenschaft, die gleichfalls im Lauf der Entwicklung stärker wird. Es nimmt zunächst die relative Zahl der Opticusfasern auf 1 qmm ab, beim erwachsenen Seehund fanden wir 74, beim jungen Thier (4 Tage alt) noch 177, bei *Phocaena* 29, beim grossen Embryo 71. Beim Seehund nimmt nicht nur die relative Zahl der Opticusfasern ab, sondern, wie die Rechnung ergiebt, hat das junge Thier absolut nicht unbeträchtlich mehr Opticusfasern als das erwachsene, diese gehen also in der Entwicklung zu Grunde. Diese Reduction der Nervenfasern ist ein Ausdruck der fortschreitenden Annäherung an die Anpassungen, die die erwachsenen Thiere zeigen.

Auch für die Frage nach dem polyphyletischen Ursprung der Wassersäugethiere will ich nur wenige Beweispunkte heranziehen; wer

den speciellen Theil in dieser Hinsicht durchsucht, wird leicht noch weitere Punkte finden.

Dass die Pinnipedier im ganzen Verlauf ihrer Entwicklung scharf von den Walen unterschieden sind, so dass gar keine Ursache vorliegt, sie in nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu denselben zu setzen, geht aus den Einzelbeschreibungen zur Genüge hervor und bedarf keiner eingehendern Besprechung mehr.

Discutirbar erschiene vielleicht eher noch

die Frage des diphyletischen Ursprungs der Wale.

### 1. Die Linse.

Die eigenartige Lage des Linsenepithels auf der Hinterfläche, die sonst nie bei Säugethieren vorkommt, findet sich nur bei der einen Gruppe der Wale, den Zahnwalen, die Bartenwale haben sie an der für Säugethiere normalen Stelle, im Linsenäquator. Dieser Unterschied ist um so auffallender, als die sicher nicht mit den Denticeten verwandten Pinnipedier dieselbe Lage der Epithelgrenze zeigen (wahrscheinlich auch die Sirenen). Wenn wir die Eigenthümlichkeit also in verschiedenen Gruppen unabhängig entstanden sehen, so müssten wir, wenn die Wale monophyletischen Ursprungs wären, um so mehr bei beiden Ordnungen sie zu finden erwarten, und da wir sie nicht finden, so schliessen wir wohl sicher richtig, wenn wir für die Wale einen doppelten Ursprung annehmen.

### 2. Die Retina.

Vielleicht können wir auch die Fähigkeit der Retina, ein neues Sinnesorgan aus sich hervorgehen zu lassen, eine Fähigkeit, die die Zahnwale besitzen, die den Bartenwalen aber fehlt, als eine gute Stütze der Annahme des doppelten Ursprungs ansehen.

### 3. Die Lider.

Die Form der Lider weist bei Zahn- und Bartenwalen entwicklungsgeschichtlich einen durchgreifenden Unterschied auf, der für phylogenetische Betrachtungen nicht unwichtig ist.

Bei Zahnwalen bestehen zwischen der Anlage des Ober- und Unterlids keine bedeutenden Unterschiede, das Oberlid ist etwas dünner als das untere, aber sonst ihm durchaus ähnlich.

Anders bei den Bartenwalen. Beim Embryo von *Balaenoptera rostrata* stellt das Unterlid eine starke, plumpe, im Querschnitt dreieckige Falte dar, das Oberlid dagegen hängt wie ein breiter dünner

Vorhang vor dem Auge herunter, es ist 3,6mal so breit wie das Unterlid.

Wie erklärt sich eine so mächtige Verbreiterung des obern Lids?

Wir sahen oben, dass die Augenaxe der Wale in Anpassung an die veränderte Lage der Hauptausdehnung des Gesichtsfelds schräg nach unten gerichtet ist.

An dieser Drehung nach abwärts hat nun offenbar bei den Bartenwalen der Fornix conjunctivae nicht oder doch nicht vollständig Theil genommen. Die Verlegung der Lidspalte ist vielmehr in der Weise vor sich gegangen, dass das Unterlid schmaler, das Oberlid dagegen breiter und breiter wurde.

Der Fornix conjunctivae hebt sich bei grössern Embryonen schon äusserlich deutlich als fast genau kreisförmige Linie ab, die Lidöffnung liegt nun nicht etwa in der Mitte dieses Kreises, sondern ganz im untern Theil desselben.

Bei den Zahnwalen tritt das eigenartige Verrutschen der Lidöffnung nicht ein, vielleicht lagen ihre Augen schon sehr tief am Kopf, als sie zum Wasserleben übergingen, oder, was wahrscheinlicher ist, der Fornix conjunctivae hat bei ihnen die Verschiebung mitgemacht. Einen Grund dafür, warum bei den Bartenwalen der Fornix sich nicht mit nach abwärts bewegt haben sollte, während er es bei den Zahnwalen gethan hätte, kann man in der Lage des knöchernen Daches der Orbita sehen. Bei den Bartenwalen reicht dasselbe bis dicht unter die Haut, und an ihr ist der Fornix superior fixirt. Bei den Zahnwalen aber ist der knöcherne Rand der Orbita tief unter die Oberfläche versenkt, der Fornix liegt in weichem Gewebe, und es liegt kein Grund vor, warum er sich nicht nach abwärts bewegen könnte. Jeden Falls haben wir hier einen sehr bedeutenden Unterschied zwischen Barten- und Zahnwalen, der uns wieder deutlich die diphyletische Abstammung der Wale zeigt.

### E. Zusammenfassung.

Die soeben gegebene Analyse der Eigenschaften der Augen, welche wir bei Pinnipediern, Mysticeten und Denticeten sowie Sirenen fanden, kann nicht den Anspruch erheben, als durchgängig richtig und unanfechtbar zu gelten. Eine tiefere Erkenntniss der Verhältnisse wird wahrscheinlich manchen der gegebenen Erklärungsversuche als völlig verfehlt erkennen lassen. Nur das glaube ich behaupten zu können, dass sie im Grossen und Ganzen ein dem gegenwärtigen Stande der Kenntnisse

vom Wassersäugethierauge entsprechendes Bild liefert, und mehr zu erreichen lag ebenso sehr ausserhalb meiner Kräfte wie meiner Absicht.

Es sei noch eine kurze Zusammenfassung der Hauptresultate gestattet.

- 1) Was die Herkunft der Wassersäugethiere anlangt, so führten die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Auges wieder zu einer der vielen Bestätigungen, die KÜKEN-THAL's Anschauungen über diesen Punkt schon erhalten haben, so dass wir mit grösster Sicherheit, die überhaupt in phylogenetischen Fragen zu erreichen sein dürfte, die beiden Sätze vertreten können:
  - a) Die Wassersäugethiere stammen von Landsäugethieren ab.
  - b) Die vier Ordnungen der Wassersäugethiere stehen in keinen nähern verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander.
- 2) Die Ausbildung der Augen der erwachsenen Wassersäugethiere zeigt in ausgedehntem Maasse Anpassungen an die Lebensbedingungen seines neuen Mediums.

Die Anpassungen sind:

a) Optische Anpassungen.

Als solche haben wir erkannt:

- 1) Die Form der Linse: fast kuglig, beide Flächen gleich stark gewölbt.
- 2) Den Brechungsexponenten der Linse: höher als bei irgend einem Landsäugethier, fast so hoch wie bei Fischen.
- 3) Die Querleitungsverhältnisse der Retina: viele Stäbchenzellen auf eine Ganglienzelle zusammengeleitet.
- 4) Die „überzähligen“ Ganglienzellen der äussern Körnerschicht (s. S. 361).
- 5) Das ausgedehnte Tapetum lucidum.
- 6) Die Vergrösserung des Augengrundes auf Kosten des prääquatorialen Segments. Die Peripherie des Augengrundes liegt auch noch in der Brennebene der Linse.

b) Thermische Anpassungen.

- 1) Verkleinerung der Cornea im Verhältniss zum Bulbus.
- 2) Form und Zahl der Lymphwege der Cornea propria: grosse Röhren in verhältnissmässig geringerer Zahl.

- 3) Ausbildung der Chorioidea und des perichorioiden Lymphraums.
- 4) Form der Lidspalte: so weit verkleinert, dass nur noch die Cornea hervorsieht.
- 5) Mächtige Entwicklung der Musculatur bei unbeweglichem Bulbus.

c) Hydrostatische Anpassungen.

- 1) Wölbung der Cornea: flach auf den von der Seite herantretenden Widerlagern.
- 2) Randverdickung der Cornea.
- 3) Epithelverhornung der Cornea: Hornsubstanz verbindet sich direct mit der *Elastica anterior*.
- 4) Verdickung der Sclera: mächtig im Aequator und Augengrund, gering im *Sulcus corneae*.
- 5) Starke Opticusscheide: trägt den Bulbus wie eine Säule.
- 6) Arteriell und venöses Wundernetz der Ciliargefäße.
- 7) Lage des Bulbus: aus der Nähe der knöchernen Theile entfernt, in Muskeln, Fett- und Drüsengewebe.
- 8) Erwerbung eines hydrostatischen Sinnesorgans bei Denticeten.

d) Chemische Anpassungen.

- 1) Ausbildung der Drüsen: sie geben alle fettiges, öliges Secret.
- 2) Vermehrung der Drüsen: Vergrößerung der *HARDER'schen* und Thränendrüse und Ausbildung eines *subconjunctivalen Drüsenstratum*s.

Ausser diesen Anpassungen findet man noch eine Reihe von Eigenschaften, die eine indirecte Folge des Uebergangs zum Wasserleben sind. Z. B.:

1) In Folge des veränderten *Accommodationsmodus* der *Pinnipedier* muss die *Transsudation* des Kammerwassers, die reichliche Gefässentwicklung verlangt, aus der hintern Kammer in die vordere verlegt werden: Wir erhalten das mächtig entwickelte und vascularisirte *Ligamentum pectinatum*.

2) Mit dem Verlust der *Accommodation*, die beim völligen Uebergang zum Wasserleben, besonders bei zunehmender Grösse der Thiere

erfolgt, verlieren bei den Walen die Ciliarfortsätze ihre mechanische Function als Träger der Linse und werden daher rudimentär.

Wir könnten diese Eigenschaften als indirecte Anpassungen bezeichnen. Noch andere Erscheinungen aber lassen sich überhaupt nicht als Anpassungserscheinungen auffassen, bei ihnen versagt die Anwendung des Zweckmässigkeitsprincips als „Erklärung“.

Es ist z. B. vom teleologischen Standpunkt aus nicht einzusehen, warum das Tapetum lucidum sich noch in Regionen findet, in denen das Aussenblatt der Retina schon tief dunkel pigmentirt ist.

Es ist auch keine Anpassung darin zu sehen, dass beim Weisswal auch das Tapetum lucidum fast ganz weiss, mit leicht gelblichem Ton gefärbt ist, es ist das vielmehr eine der Correlationen zwischen der Pigmentirung der Haut und der Aderhaut, die wir ja auch vom Menschen her kennen.

Es ist endlich zur Zeit keine Zweckmässigkeit darin zu erkennen, dass die Epithelgrenze der Linse bei Pinnipediern, Denticeten und wahrscheinlich auch bei Sirenen plötzlich wieder auf die Hinterfläche der Linse rückt, wo sie sich sonst nur bei den wasserlebenden Amphibien und den Fischen findet. Dass es auch ohne diese Einrichtung geht, zeigen die Bartenwale mit ihrer für Säugethiere typischen Lage der Epithelgrenze im Linsenäquator.

Auf Convergenzerscheinungen des Wassersäugethierauges und des Fischeauges konnte mehrfach hingewiesen werden.

Die Randverdickung der Cornea, die oben beschrieben wurde, hat BERGER schon 1883 bei Selachiern und Teleostern gefunden.

Das Tapetum lucidum, das wir bei Wassersäugethieren stets im obern Theil des Bulbus besser entwickelt fanden als im untern, zeigt sich auch, wie aus gelegentlichen Notizen in der Literatur hervorgeht, bei einzelnen Selachiern und Teleostern; diese Art der Ausdehnung ist sogar gelegentlich ganz auf den obern Bulbustheil beschränkt. In dieser „bessern“ Ausbildung des obern Bulbustheils gehen sogar die Fische noch einen Schritt weiter als die Wassersäugethiere, wie aus einer Notiz von SCHIEFFERDECKER (60) hervorgeht, der angiebt, dass bei Fischen die Retina im obern Bulbustheil „besser“ gebaut sei als im untern; leider giebt er nicht an, worin dieser bessere Bau besteht; jeden Falls konnten wir einen solchen Unterschied bei den Wassersäugethieren noch nicht finden.

Das Operculum pupillare ist zuerst bei Selachiern festgestellt worden, bei Walen fanden wir es weit verbreitet. Auch andere

Arten der Ablenkung der störenden Lichtstrahlen von oben, pigmentirte Hautgebilde, finden sich bei Fischen häufig. Die eigenthümliche bohnenförmige Gestalt der Pupille, wie die Zahnwale sie zeigen, sieht man auch bei Cephalopoden.

Endlich wurde auch schon auf die Analogie der „Chorioidealdrüse“ der Knochenfische und der Ciliargefäßgeflechte im Opticus der Wale hingewiesen.

Die Form der Linse und die Lage ihrer Epithelgrenze ist gleichfalls schon erwähnt.

Fig. PP. Umrisszeichnung des menschlichen Auges und des Bartenwalauges bei gleicher Axenlänge.

——— *Balaenoptera physalus* L. Die Dimensionen entsprechen einer Verkleinerung von 1 : 0,406.

..... *Homo sapiens* L. 1/1.

Fig. QQ. Umrisszeichnung des menschlichen Auges und der Augen von *Phoca vitulina* und *Hyperoodon rostratus*, alle bei gleicher Axenlänge.

——— *Homo sapiens* L. 1,35 : 1.

- - - - - *Phoca vitulina* L. 1/1.

——— *Hyperoodon rostratus* [PONTOPIDAN]. 1/1.

Fig. PP.

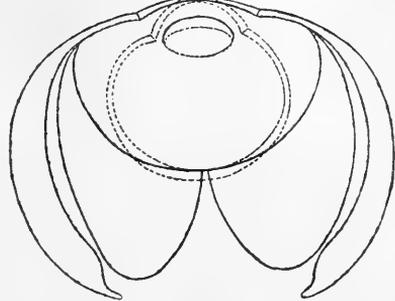
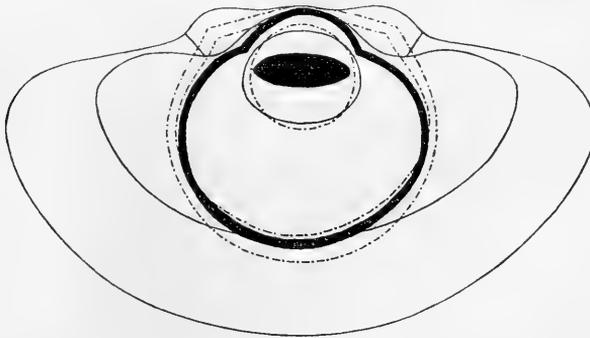


Fig. QQ.



Wie ungeheuer die Unterschiede der Walaugen von denen der Landsäugethiere, z. B. vom menschlichen Auge, sind, das zeigen besser als Zahlen und Beschreibungen die beiden Figg. PP und QQ, in denen die zu vergleichenden Augen bei gleicher Länge der innern Augenaxe dargestellt sind.

Und mit diesem Hinweis auf das menschliche Auge möchte ich diese Untersuchungen beschliessen: so hoch unser Auge mit seinem

feinen Accommodationsapparat, mit seinen in der Macula lutea bis zu idealer Vollkommenheit ausgebildeten Querleitungen der Retina, über dem accommodationslosen Walaug, das so unvollkommene Querleitungen besitzt, zu stehen scheint: in Beziehung zur Lebensweise des Organismus müssen wir das Walaug für gerade so vollkommen halten wie das Menschenauge, da es, wie wir sahen, in vollendeter Weise an die specifischen Leistungen angepasst ist, die es dem Thier zu leisten hat, und der Grad der Anpassung an die geforderte Function ist doch für uns Naturforscher, die wir nicht nach absoluter Vollkommenheit suchen, das Maass der relativen Vollkommenheit.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, allen den Herren zu danken, die mich in liebenswürdiger Weise bei meiner Arbeit unterstützt haben; es sind ihrer zu viele, als dass ich sie einzeln aufzählen möchte.

Ganz besonders zu Dank verpflichtet bin ich aber meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. KÜKENTHAL, dem ich die Anregung zu dieser Arbeit verdanke und der mich während ihrer ganzen Dauer vielfach unterstützt hat. Der beständige Gedankenaustausch mit ihm hat sehr viel zur Förderung der Arbeit beigetragen.

### Vergleichende Zusammenstellung der Hauptmerkmale der Augen der Pinnipedier, Mysticeten und Denticeten.

	Pinnipedia	Mysticeta	Denticeta
Cornea	gross flach Rand nicht oder nur mässig verdickt, nur beim Walross bedeutende Verdickung ausser den engen Lymphspalten zwei Typen von Lymphröhren vorhanden. Typus I: Lamellen enden an den Röhren, nur die tangentialen weichen aus Typus II: Lamellen weichen bogenförmig aus einander und werden durch Stütz- oder Sperrfasern in dieser Stellung erhalten.	klein sehr flach Rand deutlich verdickt nur enge Lymphspalten vorhanden	mittelgross flach sehr starke Randverdickung enge Lymphspalten in geringer Zahl, hauptsächlich Lymphröhren des Typus I; schwache Andeutungen von solchen des Typus II

	Pinnipedia	Mysticeta	Denticeta
Cornea	Elastica anterior fehlt Epithelverhornung theils auf die oberflächlichen Schichten beschränkt, theils maschenförmig alle Schichten des Hornhautepithels umfassend ( <i>Otaria</i> , <i>Hali-choerus</i> )	Elastica anterior schwach entwickelt Epithelverhornung greift in Form breiter Doppelkegel durch das ganze Epithel bis zur Elastica anterior durch	Elastica anterior stark entwickelt Epithelverhornung an allen Schichten des Epithels, die Zellen maschenförmig umspinnend
Sclera	prääquatoriales Segment verdickt Aequator dünn, Augengrund verdickt  Venae vorticosae, 4—6 an der Zahl, laufen dicht unter der Scleroberfläche	prääquatoriales Segment dünn Aequator und Augengrund mächtig verdickt  Venae vorticosae, stets 4, laufen in ausgesparten Röhren in der Sclera, die obere und untere in engen Röhren, die bald die Sclera verlassen, die horizontalen in den weiten Ausläufern der Plexus der Ciliargefäße.	prääquatoriales Segment dünn Aequator und Augengrund mächtig verdickt  Venae vorticosae, 4 oder 5, laufen dicht unter der Oberfläche der Sclera
Chorioidea	dünn	dünn	ganz ausserordentlich dick
Tapetum lucidum	meist schwach entwickelt, von matter Farbe; stark bei <i>Phoca</i> , glänzend gelb  Form der Zellen rechteckig ( <i>Phoca</i> u. s. w.) bis lang spindel-, fast faserförmig ( <i>Hali-choerus</i> )	gut entwickelt, doch ziemlich dünn, lebhaftere Farben  Gestalt der Zellen faserförmig	sehr stark entwickelt, dick, helle, leuchtende Farben  Zellen faserförmig
Corpus ciliare	Musculus ciliaris s. str. schwach, besser entwickelt der M. tensor chorioideae  Ciliarfortsätze fast so lang wie der Orbiculus ciliaris, breit. Form: dreieckige Blätter, ohne oder mit wenigen secundären Fältchen	ciliare Musculatur fehlt vollständig  Ciliarfortsätze sehr kurz, nur ein Bruchtheil der Breite des Orbiculus ciliaris. Form: cylindrisch, mit ungeheuer vielen secundären Fältchen	der Ciliarkörper enthält schwache Muskelbündel in geringer Zahl  Ciliarfortsätze sehr kurz, nur ein Bruchtheil der Breite des Orbiculus ciliaris. Form: cylindrisch, mit ungeheuer vielen secundären Fältchen

	Pinnipedia	Mysticeta	Denticeta
Iris	sehr beweglich, Musculatur stark entwickelt, Sphincter wie Dilatator	Musculatur stark entwickelt, Sphincter wie Dilatator	Musculatur stark entwickelt, Sphincter wie Dilatator
	Stroma bei manchen Formen noch sehr stark, bei manchen reducirt	Stroma mehr oder weniger stark ( <i>Balaenoptera</i> ) reducirt	Stroma fast vollständig geschwunden
	Gefässe ragen zum Theil frei in die vordere Kammer hinein	Gefässe sehr reichlich, ragen vielfach frei in die vordere Kammer hinein	Gefässe ragen zum Theil frei in die vordere Kammer hinein
Pupille	rund, längs oval, quer oval oder „birnförmig“	quer oval, bei <i>Balaena</i> Andeutung eines Operculum pupillare	bohnenförmig, in Folge des stark muskulösen Operculum pupillare
Linse	kugelrund oder doch nur wenig von dieser Form abweichend	ellipsoidisch oder der Kugelform nahe, Vorder- und Hinterfläche gleich stark gewölbt	der Kugelform nahe, Vorder- und Hinterfläche gleich stark gewölbt
	gross	sehr klein	mittelgross
	Epithelgrenze auf der Hinterfläche	Epithelgrenze im Aequator	Epithelgrenze auf der Hinterfläche
Retina	Sehstäbchen sehr lang	Sehstäbchen von mittlerer Länge	Sehstäbchen sehr kurz
	Zahl der äussern Körnerzellen sehr viel grösser als die der Sehstäbchen	Zahl der äussern Körnerzellen sehr viel grösser als die der Sehstäbchen	Zahl der äussern Körnerzellen sehr viel grösser als die der Sehstäbchen
	103—62 Nervenfasern auf 1 qmm Retina	13 Opticusfasern auf 1 qmm Retina	29—15 Nervenfasern auf 1 qmm Retina
	1000—2300 Stäbchenzellen auf eine Opticusfaser	5100 Stäbchenzellen auf eine Opticusfaser	4900—7200 Stäbchenzellen auf eine Opticusfaser
	starke MÜLLER'sche Stützfaser	starke MÜLLER'sche Stützfaser	starke MÜLLER'sche Stützfaser
Nervus opticus	Eintritt am hintern Augenpol oder unten, aussen von demselben	Eintritt am hintern Augenpol oder nach oben von demselben	Eintritt am hintern Augenpol oder nach oben von demselben
	Opticusscheide mässig stark entwickelt, mit Anfängen eines Plexus der Ciliargefässe	Opticusscheide mächtig entwickelt, von einem mantelförmigen Fortsatz der Sclera umgeben und arterielle und venöse Plexus der Ciliargefässe in starker Ausbildung enthaltend	Opticusscheide mächtig entwickelt, erhält ihre Festigkeit nur durch straffes Bindegewebe, nicht durch umgebendes Scleralgewebe. Plexus der Ciliargefässe mächtig entwickelt

	Pinnipedia	Mysticeta	Denticeta
Lider	Lidspalte kürzer als der Corneadurchmesser, Lider beweglich	Lidspalte etwas länger als der Corneadurchmesser, Lider unbeweglich	Länge der Lidspalte geringer als die des Corneadurchmessers, Lider unbeweglich
	Lider stark behaart	Lider unbehaart	Lider unbehaart
	Tarsus in schwacher Andeutung vorhanden	Tarsus fehlt	Tarsus fehlt
	MEIBOM'sche Drüsen fehlen	MEIBOM'sche Drüsen fehlen	MEIBOM'sche Drüsen fehlen
	Palpebra tertia gut entwickelt, durch eine gebogene Knorpelspanne gestützt	Palpebra tertia fehlt (oder als Rudiment vorhanden?)	Palpebra tertia fehlt
Orbita	Bulbus etwas beweglich, doch bei den meisten ziemlich fest fixirt	Bulbus unbeweglich, durch die Opticusseide am Schädel fixirt	Bulbus ruht unbeweglich auf der Opticusseide
	Richtung der Augenaxe schräg nach oben oder horizontal	Richtung der Augenaxe schräg nach unten	Richtung der Augenaxe horizontal oder (meist) nach unten
	Divergenz der Augenaxen gering	Divergenz der Augenaxen sehr gross, Augen ganz an der Seite des Kopfes	Divergenz der Augenaxen sehr gross, Augen an der Seite des Kopfes
	Orbita enthält starke Venengeflechte	Orbita enthält starke Venengeflechte	Orbita enthält starke Venengeflechte

### Tabellen der hauptsächlichsten Maasse und Verhältnisse der Augen der Wassersäugethiere.

In den Tabellen der Hauptdimensionen der Augen der Wassersäugethiere sind folgende Werthe aufgeführt:

#### I. Cornea: unter der Colonne

- 1) Horizontaldurchmesser } in Theilen der entsprechenden Bulbusdurchmesser ausgedrückt;
- 2) Verticaldurchmesser } busdurchmesser ausgedrückt;
- 3) Höhe in Theilen der Bulbusaxe;
- 4) Randdicke } in Theilen der Bulbusaxe;
- 5) Scheiteldicke } in Theilen der Bulbusaxe;
- 6) Verhältniss der Scheiteldicke zur Randdicke;

## II. Sclera:

- |  |  |
|--|--|
| 7) Grösste Dicke im prääquatorialen<br>Bulbussegment                       | } ausgedrückt in Theilen<br>der Bulbusaxe; |
| 8) Aequatordicke   |  |
| 9) Grösste Dicke im Augengrund   |  |
| 10) Verhältniss der Tiefe der Sclera zu ihrem Aequatorial-<br>durchmesser. |  |

## III. Chorioidea:

- |   |                                  |
|---|----------------------------------|
| 11) Dicke der Chorioidea (Gefässtheil!) | } in Theilen der Bul-<br>busaxe. |
| 12) Dicke des Tapetum lucidum           |                                  |

## IV. Corpus ciliare:

- 13) Breite des Orbiculus ciliaris in Theilen der Bulbusaxe;  
14) Höhe der Ciliarfortsätze in Theilen des Bulbusdurch-  
    messers.

## V. Iris:

- 15) Grösste Irisbreite in Theilen des Corneadurchmessers.

## VI. Retina.

- |  |                     |
|--|---------------------|
| 16) Anzahl der äussern Körnerzellen  | } auf 1 qmm Retina; |
| 17) Anzahl der innern Körnerzellen   |                     |
| 18) Anzahl der Opticusfasern   |                     |
| 19) Verhältniss der Anzahl der äussern und innern Körner;  |                     |
| 20) Verhältniss der Anzahl der Stäbchenzellen (Maximalzahl)<br>auf 1 qmm Retina zu der der äussern Körnerzellen<br>auf die gleiche Fläche. |                     |

## VII. Linse:

- 21) Linsenaxe in Theilen der Bulbusaxe;  
22) Linsendurchmesser in Theilen des Bulbusdurchmessers;  
23) Linsendurchmesser in Theilen des Corneadurchmessers.

Name	Cornea						Sclera				Chorioidea	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Pinnipedia</b>												
<i>Macrorhinus leoninus</i>	1:1,48	1:1,48	1: 6,19	1:163,8	1:163,8	1:1	1:12,4	1:139,3	1:16,4	1:1,402	1:619	1:1856
<i>Phoca barbata</i>	1:1,695	1:1,695	1:11,5	1: 67,6	1: 53,9	1:1,26	1:17,3	1: 43,1	1:17,3	1:1,238	1: 75	1: 101
<i>Phoca vitulina neonatus</i>	1:1,427	1:1,427	1: 8,4	1: 47,5	1: 95	1:2	1:15,8	1: 95	1:14,3	1:1,27	4: 81,2	1: 154
<i>Phoca vitulina adultus</i>	1:1,429	1:1,429	1:11,3	1: 17	1: 56,7	1:3,3	1:13,6	1: 68,0	1:11,3	1:1,129	1: 46	1: 212
<i>Halichoerus gryphus neonatus</i>	1:1,559	1:1,559	1: 7,4	1: 26	1: 37,1	1:1,43	1:17,3	1:104	1:16,3	1:1,269	1:371	1: 520
<i>Halichoerus gryphus adultus</i>	1:1,44	1:1,44	1: 9,4	1: 16,5	1: 32	1:2,0	1: 7,2	1: 22,0	1: 8,3	1:1,322	1: 61	1: 600
<i>Odobaeenus rosmarus</i>	1:1,586	1:1,586	1: 9,8	1: 8,17	1: 28,8	1:3,5	1:12,3	1: 24,5	1: 9,8	1:1,341	1: 48	1: 408
<i>Otaria jubata</i>	1:1,36	1:1,36	1: 6	1: 12,5	1: 21,4	1:1,7	1: 9,1	1: 50	1: 7,5	1:1,34	1:231	1:1500
<b>Mysticeta</b>												
<i>Balaenoptera physalus</i>	1:3,67	1:3,08	1:22,86	1: 32,0	1: 80	1:2,5	1:32,0	1: 3,1	1: 1,74	1:1,60	1: 80	1:1333
<i>Balaena mysticetus</i>	1:2,89	1:2,51	1:16,17	1: 28,2	1: 70,5	1:2,5	1:23,5	1: 4,55	1: 3,36	1:2,00	1: 88	1: 353
<b>Denticeta</b>												
<i>Phocaena communis</i> grosser Embryo	1:1,504	1:1,545	1: 4,6	1: 8,5	1: 17	1:2,0	1: 85	1: 43	1:14,2	1:1,47	1: 50,7	1:189
<i>Phocaena communis</i> adultus	1:1,667	1:2,593	1: 6	1: 10,5	1: 36,7	1:3,50	1: 55	1: 11	1: 7,8	1:1,59	1:122	1:157
<i>Delphinapterus leucas</i>	1:2,73	1:3,14	1: 9,2	1: 13,1	1: 92	1:7	1:35,4	1: 4,03	1: 3,06	1:1,81	1: 26,3	1: 65,7
<i>Hyperoodon rostratus</i>	1:2,387	1:2,694	1:11	1: 11	1: 44	1:4	1:29,3	1: 3,67	1: 3,05	1:1,60	1: 16,9	1: 86,3

Name	Corpus ciliare			Retina						Linse		
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
<i>Pinnipedia</i>												
<i>Macrorhinus lemnius</i>	1: 3,4	1: 15,3	1: 2,2	1250 000	110 000	103	1: 11,36	1: 14,7	1: 2,79	1: 2,86	1: 1,93	
<i>Phoca barbata</i>	1: 2,65	1: 19,5	1: 2,55	1 367 000	119 000	68	1: 11,5	1: 11,4	1: 2,46	1: 2,71	1: 1,6	
<i>Phoca vitulina neonatus</i>	1: 3,17	1: 16,3	1: 3,15	900 400	144 500	177	1: 6,23	1: 8,2	1: 2,71	1: 2,57	1: 1,79	
<i>Phoca vitulina adultus</i>	1: 3,1	1: 11,7	1: 2,45	1 512 500	78 100	74	1: 19,3	1: 13,8	1: 2,43	1: 2,5	1: 1,75	
<i>Halichoerus gryphus neonatus</i>	1: 4,33	1: 17,6	1: 4,6	1 000 000	154 000	100	1: 6,49	1: 6,67	1: 2,476	1: 2,208	1: 1,416	
<i>Halichoerus gryphus adultus</i>	1: 3,67	1: 13,0	1: 3,86	—	—	—	—	—	1: 2,1	1: 2,3	1: 1,61	
<i>Odobacenus rosmarus</i>	1: 4,9	1: 14,8	1: 2,15	722 000	82 000	62	1: 8,8	1: 6,56	1: 2,5	1: 3,1	1: 1,95	
<i>Otaria jubata</i>	1: 3,33	1: 16,8	1: 3,3	2 000 000	181 000	74	1: 11	1: 10	1: 2,3	1: 2,3	1: 1,7	
<i>Nysticeta</i>												
<i>Balaenoptera physalus</i>	1: 6,67	1: 23,0	1: 2,3	550 000	62 000	13	1: 8,87	1: 9	1: 5,71	1: 5,12	1: 1,68	
<i>Balaena mysticetus</i>	1: 12,8	1: 27,4	1: 1,96	—	—	—	—	—	1: 3,73	1: 4,49	1: 1,67	
<i>Denticeta</i>												
<i>Phocaena communis</i> großer Embryo	1: 18,89	1: 17,75	1: 2,91	1 009 000	137 000	71	1: 7,36	1: 5	1: 2,61	1: 2,55	1: 1,66	
<i>Phocaena communis</i> adultus	1: 11	1: 17,3	1: 2,7	1 350 000	184 000	29	1: 7,33	1: 6,75	1: 2,75	1: 3,09	1: 1,77	
<i>Delphinapterus leucas</i>	1: 11,5	1: 45,7	1: 2,02	794 000	98 000	28	1: 8,1	1: 5,29	1: 2,23	1: 3,125	1: 1,47	
<i>Hyperoodon rostratus</i>	1: 12,6	1: 23,3	1: 2,35	918 700	90 000	15	1: 10,2	1: 6,42	1: 2,15	1: 2,9	1: 1,75	

### Literaturverzeichnis.

---

1. 1810 OLBERS, Bemerkungen über den Bau des Auges zweier Thiere aus dem Geschlecht der Wallfische, in: *Abh. physic-med. Soc. Erlangen*, V. 1, p. 457.
2. 1822 MANDT, De observationibus in itinere Groenlandica factis, *Diss. Berolini*.
3. 1825 ROSENTHAL, F., Ueber die Sinnesorgane der Seehunde, in: *Nova Acta Acad. Leop.*, V. 4.
4. 1826 MÜLLER, JOHANNES, Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere, Leipzig.
5. 1827 ALDERSON, JAMES, An account of a whale of the spermaceti tribe cast on shore on the Yorkshire Coast, on the 28th of April 1825, in: *Trans. Cambridge phil. Soc.*, V. 2, 1827, p. 253—266.
6. 1837 RAPP, WILHELM, Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt, Stuttgart u. Tübingen.
7. 1838 ESCHRICHT, Beobachtungen an dem Seehundsauge, in: *Arch. Anat. Physiol.*, p. 575—599.
8. 1844 BRÜCKE, ERNST, Ueber die physiologische Bedeutung der stabförmigen Körper und der Zwillingszapfen in den Augen der Wirbelthiere, *ibid.* p. 444—451.
9. 1845 —, Anatomische Untersuchungen über die sog. leuchtenden Augen bei den Wirbelthieren, *ibid.* p. 387—406.
10. 1849 ESCHRICHT, Zoolog.-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Wallthiere, Leipzig.
11. 1852 MAYER, Ueber das Auge der Cetaceen, Bonn.
12. 1857 KUNDE, Notiz über den Einfluss der Kälte auf die Linse, in: *Arch. Ophthalmol.*, V. 3, Abth. 2, p. 275—277.
13. 1857 MÜLLER, HEINRICH, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina beim Menschen und Wirbelthieren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 8, p. 7—27.
14. 1858 —, Ueber einen glatten Muskel in der Augenhöhle des Menschen und der Säugethiere, *ibid.* V. 9, p. 541.
15. 1858 v. AMMON, Die Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges, in: *Arch. Ophthalmol.*, V. 4, Abth. 1, p. 1—226, tab. 1—12.

16. 1863 KLEINSCHMIDT, A., Ueber die Drüsen der Conjunctiva, *ibid.* V. 9, Abth. 3, p. 145—170, tab. 1 u. 2.
17. 1864 RITTER, Die Structur der Retina nach Untersuchungen über das Wallfischauge, Leipzig.
18. 1865 MEYER, G., Ueber die Structurverhältnisse des Annulus ciliaris bei Menschen und Säugethieren, in: *Arch. pathol. Anat.*, V. 34, p. 380—400, 2 Taff.
19. 1866 GRUENHAGEN, A., Ueber das Vorkommen eines Dilator pupillae in der Iris des Menschen und der Säugethiere, in: *Z. ration. Med.*, V. 28, p. 176.
20. 1867 HULKE, Notes on the anatomy of the common porpoise (*Phocaena communis*), in: *J. Anat. Physiol.*, p. 19.
21. 1868 MERKEL, FR., Zur Anatomie der Iris, in: *Z. ration. Med.*, V. 31, p. 136.
22. 1869 IWANOFF, A., u. ROLLETT, A., Bemerkungen zur Anatomie der Irisanheftung und des Annulus ciliaris, in: *Arch. Ophthalmol.*, V. 15, Abth. 1, p. 17—74, 5 Taff.
23. 1869 —, Beiträge zur Anatomie des Ciliarmuskels, *ibid.* V. 15, Abth. 3, p. 284—298, 2 Figg., 2 Taff.
24. 1872 SANTI SIRENA, Untersuchungen über den feinem Bau der Ganglienzellen und der Radialfasern an der Retina des Pferdes und des australischen Wallfisches, in: *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg*, (N. F.) V. 2, p. 31—48.
25. 1874 MURIE, JAMES, Researches upon the anatomy of the Pinnipedia (part III). Descriptive anatomy of the Sealion (*Otaria jubata*), in: *Trans. zool. Soc. London*, V. 8, p. 501—582.
26. 1874 —, On the form and structure of the Manatee (*Manatus americanus*), *ibid.* V. 8, p. 127—202.
27. 1874 —, On the organisation of the Caaing Whale, *Globiocephalus melas*, *ibid.* V. 8, p. 235—301, tab. 30—38.
28. 1874 FLOWER, W. H., On Risso's Dolphin, *Grampus griseus* (Cuv.), in: *Trans. zool. Soc. London*, V. 8, p. 1—21.
29. 1876 SATTLER, HUBERT, Ueber den feinem Bau der Chorioidea des Menschen nebst Beiträgen zur pathologischen und vergleichenden Anatomie der Aderhaut, in: *Arch. Ophthalmol.*, V. 22, Abth. 2, p. 1—100, 1 Taf.
30. 1877 GROSSMANN und MAYERHAUSEN, Beitrag zur Lehre vom Gesichtsfeld bei Säugethieren.
31. 1878 LEUCKART, R., Organologie des Auges, in: GRAEFE-SÄMISCH, *Handbuch der gesammten Augenheilkunde*, V. 2.
32. 1879 FICK, A., Zur Periskopie des Auges, in: *Arch. ges. Physiol.*, V. 19, p. 145.
33. 1879 RASMUS, W., u. WAUER, A., Mathematische Theorie der Periskopie des menschlichen Auges, *ibid.* V. 20, p. 264.
34. 1879 KUHN, Zur Kenntniss des Sehnerven und der Netzhaut, in: *Arch. Ophthalmol.*, V. 25, Abth. 3, p. 179.
35. 1879 AYRES, W. B., Beiträge zur Entwicklung der Hornhaut und der vordern Kammer, in: *Arch. Augenheilkde.*, V. 8.

36. 1880 ANGELUCCI und AUBERT, Beobachtungen über die Accommodation des Auges und die zur accommodativen Krümmungsveränderung der vordern Linsenfläche erforderlichen Zeiten, in: Arch. ges. Physiol., V. 22, p. 69—86.
37. 1880 MATTHIESSEN, L., Untersuchungen über den Aplanatismus und die Periskopie der Krystalllinse in den Augen der Fische, *ibid.* V. 21, p. 287.
38. 1881 v. REUSS, A., Untersuchungen über den Einfluss des Lebensalters auf die Krümmung der Hornhaut nebst einigen Bemerkungen über die Dimensionen der Lidspalte, in: Arch. Ophthalmol., V. 27, Abth. 1, p. 27—53.
39. 1881 DENNISSENKO, G., Ueber den Bau der äussern Körnerschicht der Netzhaut bei den Wirbelthieren, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 19, p. 395—441, tab. 21.
40. 1881 KÖNIGSTEIN, L., Histiologische Notizen. II. Ueber die Pupillarmembran, in: Arch. Ophthalmol., V. 27, Abth. 3, p. 60—65.
41. 1882 WOLFSKEHL, Ueber Astigmatismus in Thieraugen und die Bedeutung der spaltförmigen Pupille, in: Z. vergl. Augenheilk., V. 1, p. 7—16.
42. 1883 BERGER, E., Beiträge zur Anatomie des Sehorgans der Fische, in: Morph. Jahrb., V. 8, p. 97—168.
43. 1883 KOSCHEL, Ueber Form, Lage und Grössenverhältnisse der Orbita, des Bulbus und der Krystalllinse unserer Hausthiere, in: Z. vergl. Augenheilk., V. 2, p. 53—79.
44. 1883 HOFFMANN, F. W., Zur vergleichenden Anatomie der Lamina cribrosa nervi optici und einiger angrenzenden Verhältnisse, in: Arch. Ophthalmol., V. 29, Abth. 2, p. 45—72, tab. 1—2.
45. 1884 KÖNIGSTEIN, L., Histiologische Notizen. IV. Das Wachsthum des embryonalen Auges, in: Arch. Ophthalmol., V. 30, Abth. 1, p. 141—144.
46. 1885 KOGANEÏ, J., Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbelthiere, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 25, p. 1—48, tab. 1.
47. 1885 CZERMAK, WILHELM, Zur Zonulafrage, in: Arch. Ophthalmol., V. 31, Abth. 1, p. 79—138, tab. 6—11.
48. 1886 MATTHIESSEN, L., Ueber den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und Fische, in: Arch. ges. Physiol., V. 38, p. 521.
49. 1886 WEBER, MAX, Studien über Säugethiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, Jena.
50. 1886 VIRCHOW, H., Ueber die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugethieren, in: Morphol. Jahrb., V. 11, p. 451.
51. 1886 DOSTOIEWSKY, Ueber den Bau des Corpus ciliare und der Iris von Säugethieren, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 28, p. 91—121, tab. 10—11.
52. 1886 GOTTSCHAN, M., Zur Entwicklung der Säugethierlinse in: Anat. Anz., Jg. 1, p. 381—382.
53. 1886 KEIBEL, FRANZ, Zur Entwicklung des Glaskörpers, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth., p. 358—368, tab. 17.

54. 1886 WÜRDINGER, LUITPOLD, Ueber die vergleichende Anatomie des Ciliarmuskels, in: Z. vergl. Augenheilkde., V. 4, p. 121—138.
55. 1886 DOGIEL, JOH., Neue Untersuchungen über die pupillenerweiternden Muskeln der Säugethiere und Vögel, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 27, p. 403—410, tab. 18.
56. 1886 PRÖBSTING, A., Ein Beitrag zur feinern Anatomie des Lides und der Conjunctiva des Menschen und Affen, Inaug.-Diss., München-Erlangen, 32 pp.
57. 1886 AUBERT, HERMANN, Die Bewegungsempfindung, in: Arch. ges. Physiol., V. 39, p. 347—370.
58. 1886 EXNER, SIGM., Ein Versuch über die Netzhautperipherie als Organ zur Wahrnehmung von Bewegungen, *ibid.*, V. 38, p. 217—218.
59. 1886 EMMERT, Vergleichend-anatom. Untersuchungen über Grössen- und Gewichtsverhältnisse des Augapfels unserer Hausthiere und seine Bestandtheile, in: Z. vergl. Augenheilkde., V. 4, p. 40—71.
60. 1887 SCHIEFFERDECKER, P., Ueber das Fischauge, in: Anat. Anz., V. 2, p. 381—382.
61. 1887 BERLIN, R., Ueber ablenkenden Linsenastigmatismus und seinen Einfluss auf das Empfinden von Bewegung, in: Z. vergl. Augenheilkde., V. 5, p. 1—20, 1 Textfigur.
62. 1888 EISSEN, W., Hornhautkrümmung bei erhöhtem intraoculären Druck, in: Arch. Ophthalmol., V. 34, Abth. 2, p. 1—66.
63. 1888 FALCHI, FRANCESCO, Ueber die Histogenese der Retina und des Nervus opticus, *ibid.* V. 34, Abth. 2, p. 67—108, tab. 1—3.
64. 1889 SCHNELLER, Ueber Formveränderungen des Auges durch Muskel- druck, *ibid.* V. 35, p. 76—112, tab. 3, fig. 1—6.
65. 1889 CHIEVITZ, J. H., Untersuchungen über die Area centralis retinae, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth., p. 139—196.
66. 1890 —, Ueber die Entwicklung der Area und Fovea centralis retinae, *ibid.* p. 332—366, tab. 18—20.
67. 1890 STEINACH, EUGEN, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris, in: Arch. ges. Physiol., V. 47, p. 289—340.
68. 1890 DOGIEL, A. S., Die Nerven der Cornea des Menschen, in: Anat. Anz., V. 5, p. 483—494, 8 Figg.
69. 1890 MARTIN, P., Zur Entwicklung der Retina bei der Katze, *ibid.* V. 5, p. 551—556.
70. 1890 PETERS, ALBERT, Beitrag zur Kenntniss der HARDER'schen Drüse, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 36, p. 192—200, tab. 9.
71. 1891 ZIEM, Ueber das Schwellgewebe des Auges, in: Arch. pathol. Anat., V. 126, p. 467—484.
72. 1891 CHIEVITZ, J. H., Ueber das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höhern Wirbelthierclassen, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth., p. 311—334, tab. 18.
73. 1891 BERLIN, R., Ueber die Schätzung der Entfernung bei Thieren, in: Z. vergl. Augenheilkde., V. 7, Heft 1, p. 1—25.

74. 1891 **TOPOLANSKI, A.**, Ueber den Bau der Zonula und Umgebung nebst Bemerkungen über das albinotische Auge, in: Arch. Ophthalmol., V. 37, Abth. 1, p. 28—61, 8 Figg.
75. 1891 **FRORIEP, A.**, Ueber die Entwicklung des Sehnerven, in: Anat. Anz., V. 6, p. 155—161, 12 Figg.
76. 1891 **MATTHIESSEN, L.**, Die neuern Fortschritte in unserer Kenntniss von dem optischen Bau des Auges der Wirbelthiere, in: Festschr. HELMHOLTZ, Hamburg u. Leipzig, p. 51—111.
77. 1892 **GROENOUW, ARTHUR**, Ueber die Sehschärfe der Netzhautperipherie, Habilitationsschr. Breslau.
78. 1892 **STEINACH, EUGEN**, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris, 2. Mitth., in: Arch. ges. Physiol., V. 52, p. 495—525, tab. 2.
79. 1892 **KRUSE, ALFRED**, Ueber Entwicklung, Bau und pathologische Veränderung des Hornhautgewebes, in: Arch. pathol. Anat., V. 128, p. 251—289, tab. 8.
80. 1892 **LOEWENTHAL, N.**, Beitrag zur Kenntniss der HARDER'schen Drüse bei den Säugethieren, in: Anat. Anz., V. 7, p. 546—556, 2 Figg.
81. 1892 —, Notiz über die HARDER'sche Drüse des Igels, *ibid.* V. 7, p. 48—54, 2 Figg.
82. 1893 **BEER, THEODOR**, Studien über die Accommodation des Vogelauges, in: Arch. ges. Physiol., V. 53, p. 175—237.
83. 1893 **JOHNSON, G. L.**, Observations on the refraction and vision of the Seals eye, in: Proc. zool. Soc. London, p. 719—723, 5 Figg.
84. 1893 **NUSSBAUM, M.**, Vergleichend-anatomische Beiträge zur Kenntniss der Augenmuskeln, in: Anat. Anz., V. 8, p. 208—210.
85. 1893 **REIS, P.**, Lehrbuch der Physik.
86. 1893 **MATTHIESSEN, L.**, Ueber den physikalisch-optischen Bau der Augen vom Knölwal (*Megaptera boops* FABER) und Finwal (*Balaenoptera musculus*), in: Z. vergl. Augenheilkde., V. 7, p. 77—103.
87. 1893 **KÜKENTHAL, W.**, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, in: Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena, V. 3.
88. 1894 **BEER, THEODOR**, Die Accommodation des Fischauges, in: Arch. ges. Physiol., V. 58, p. 523—650.
89. 1894 **LEBER, TH.**, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntniss vom Flüssigkeitswechsel des Auges, in: MERKEL u. BONNET, *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 4, p. 144—197.
90. 1894 **BEAUREGARD et BOULART**, Note sur un plexus veineux de l'œil de *Balaenoptera musculus*, in: CR. Soc. Biol. Paris, (10) V. 1, p. 775—776.
91. 1895 **SCHOEN, WILH.**, Zonula und Ora serrata, in: Anat. Anz., V. 10, p. 360—364, 5 Figg.
92. 1897 **BEER, TH.**, Die Accommodation des Kephelopodenauges, in: Arch. ges. Physiol., V. 67, p. 541—586.

93. 1897 WEISS, L., Ueber das Wachsthum des menschlichen Auges und über die Veränderung der Muskelinsertionen am wachsenden Auge, Wiesbaden 1897, auch in: Anat. Hefte.
94. 1897 TIGERSTEDT, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, Leipzig.
95. 1897 SLONAKER, J. R., Comp. study of the area of acute vision in Vertebrates, in: J. Morphol., 1897.
96. 1897 KÜKENTHAL, W., Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen, in: SEMON, Zool. Forschungsreisen.
97. 1898 FICK, A. EUGEN, Ueber Stäbchensehschärfe und Zapfensehschärfe, in: Arch. Ophthalmol., V. 45, p. 336—356, 4 Textfigg.
98. 1898 HUMMELSHAIN, ED., Ueber den Einfluss der Pupillenweite auf die Sehschärfe bei verschiedener Intensität der Beleuchtung, ibid. V. 45, p. 357—373, 4 Textfigg.
99. 1898 RABL, CARL, Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, I, in: Z. wiss. Zool., V. 69, p. 496—572.
100. 1898 BEER, TH., Die Accommodation des Auges in der Thierreihe, in: Wien. klin. Wochenschr., p. 942—953.
101. 1898 HESS, C., u. HEINE, L., Arbeiten aus dem Gebiete der Accommodationslehre, IV, in: Arch. Ophthalmol., V. 46, p. 243—276.
102. 1898 BEER, TH., Die Accommodation des Auges bei den Reptilien, in: Arch. ges. Physiol., V. 69, p. 507—568.
103. 1898 —, Die Accommodation des Auges bei den Amphibien, ibid. V. 73, p. 501—534.
104. 1898 ABELSDORFF, G., Physiologische Beobachtungen am Auge der Krokodile, in: Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth., p. 155—167.
105. 1898 RABL, CARL, Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, II, in: Z. wiss. Zool., V. 65, p. 257—367.
106. 1898 ROLLET et JACQUEAU, Anatomie topographique de la macula, in: Ann. Oculistique, V. 119, p. 431—438.
107. 1898 VINCENZ FUKALA, Was ist die Aufgabe des BRÜCKE'schen Muskels?, in: Arch. Augenheilkde. (KNAPP u. SCHWEIGGER), V. 36, p. 65—69.
108. 1899 v. MICHEL, Ueber den Einfluss der Kälte auf die brechenden Medien des Auges, in: Beiträge zur Physiologie, Festschr. FICK. (Ref., in: Arch. Augenheilkde., V. 40.)
109. 1900 RABL, CARL, Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse III, in: Z. wiss. Zool., V. 67, p. 1—138.
110. 1900 KÜKENTHAL, W., Die Wale der Arctis, in: Fauna arct., Lief. 2, Jena.
111. 1900 HEINE, L., Die Anatomie des accommodirten Auges, in: Arch. Ophthalmol., V. 49, p. 1—7, tab. 1.
112. 1900 GREEFF, V., Mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut, in: GRAEFE-SÄMISCH, Handb. ges. Augenheilkde., Lief. 20—22.
113. 1900 NUSSBAUM, M., Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges, ibid. Lief. 14 u. 15.

114. 1900 SCHULTZE, O., Mikroskopische Anatomie der Linse und des Strahlenbändchens, *ibid.* Lief. 17.
  115. 1901 BRAUER, A., Ueber einige von der Valdivia-Expedition gesammelte Tiefseefische und ihre Augen, in: *SB. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg*, No. 8, Juli 1901, p. 115—130, 3 Figg.
  116. 1901 SCHULTZE, O., Ueber die Entwicklung und Bedeutung der Ora serrata des menschlichen Auges, in: *Verh. phys.-med. Ges. Würzburg*, p. 131—143, 1 Taf.
  117. 1901 MERKEL und KALLIUS, Makroskopische Anatomie des Auges, in: *GRAEFKE-SÄMISCH Handb. ges. Augenheilkde.*, Lief. 29—31.
  118. 1901 GERASSIMOW, J. J., Ueber den Einfluss des Kerns auf das Wachsthum der Zelle, *Moskau*, 35 pp., 47 Tabellen, 2 Taff.
  119. 1901 SZILI, A., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der hintern Irisschichten mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter iridis des Menschen, in: *Anat. Anz.*, V. 20, p. 161—175, 6 Figg.
  120. 1901 JOHNSON, GEORGE LINDSAY, Contributions to the comparative anatomy of the mammalian eye, chiefly based on ophthalmoscopic examination, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London.*
-

### Erklärung der in den Textfiguren durchgängig angewandten Buchstabenbezeichnungen.

---

<i>c</i> Cornea	<i>Rtr. i</i> Retractor inferior
<i>ch</i> Chorioidea	<i>Rtr. e</i> „ externus
<i>c. v</i> Corpus vitreum	<i>Rtr. int</i> „ internus
<i>g. p</i> Grundplatte des Corpus ciliare	<i>s</i> Selera
<i>i</i> Iris	<i>s. cr</i> Sulcus corneae
<i>l</i> Linse	<i>s. c</i> Sinus circularis chorioideae
<i>l. p</i> Ligamentum pectinatum	<i>t</i> Tapetum lucidum
<i>n. o</i> Nervus opticus	<i>V. o</i> Opticusscheide
<i>o. s</i> Obliquus superior	<i>V. v. s</i> Vena vorticosa superior
<i>o. i</i> Obliquus inferior	<i>V. v. i</i> „ „ inferior
<i>p. c</i> Processus ciliares	<i>V. v. e. s</i> Vena vorticosa externa superior
<i>P. v</i> Plexus venosus	<i>V. v. e. i</i> Vena vorticosa externa inferior
<i>r</i> Retina	<i>V. v. i. int</i> Vena vorticosa inferior interna
<i>R. s</i> Rectus superior	<i>V. v. s. int</i> Vena vorticosae superior interna.
<i>R. i</i> „ inferior	
<i>R. e</i> „ externus	
<i>R. int</i> Rectus internus	
<i>Rtr. s</i> Retractor superior	

---

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 2.

Fig. 1. *Phoca vitulina* L. Ein Stück der Cornea propria. 38:1. Man sieht die bogenförmig verlaufenden starken Lamellen der Cornea propria und die mehr oder weniger senkrecht auf ihnen stehenden dünnern Stütz- oder Sperrfasern.

Fig. 2. *Balaenoptera physalus* L. Hornhautepithel. 150:1. Die Figur zeigt die in die Tiefe greifende Epithelverhornung. Die verhornten Kegel setzen an die schwache Elastica anterior, die durch ein Versehen nicht so deutlich gerichtet ist, wie sie thatsächlich hervortritt, an. In der Cornea propria feine, enge Lymphspalten.

Fig. 3. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Ein Stück der Cornea propria aus der Randverdickung der Hornhaut. 38:1. Man sieht die Querschnitte der grossen, unregelmässig gestalteten und vertheilten Lymphröhren.

Fig. 4. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Ein Stück der Hornhaut aus dem Scheitel. 38:1. Die Querschnitte der Lymphröhren sind lang gestreckt und hauptsächlich auf die mittlern Schichten der Cornea propria beschränkt.

Fig. 5. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN). Hornhautepithel. 150:1. Die verhornte Substanz umgibt alle Zellen und verbindet sich mit der starken *Elastica anterior*. Die Cornea propria zeigt die weiten Lymphröhren und Andeutungen von Lymphröhren mit Stützfasern.

Fig. 6. *Phoca vitulina* L. Chorioidea mit Tapetum lucidum. 30:1. Zu unterm im Bilde sieht man die Lamellen der Lamina suprachorioidea, dann folgt die Lamina vasculosa und zu oberst (roth) das Tapetum lucidum.

Fig. 7. *Odobaeus rosmarus* L. Chorioidea und Tapetum lucidum. 30:1. Lage der Schichten wie in Fig. 6.

Fig. 8. *Balaenoptera physalus* L. Chorioidea und Tapetum lucidum. 30:1.

## Tafel 3.

Fig. 9. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN). Chorioidea und Tapetum lucidum. 30:1.

Fig. 10. *Phoca barbata*. Iris. Radialschnitt. 12:1. Links oben im Bilde liegt das Ligamentum pectinatum, dessen Stränge Gefässquerschnitte zeigen. Links unten ist der Anfang der Erhebung eines Ciliarfortsatzes zu sehen.

Fig. 11. *Balaenoptera physalus* L. Iris. Radialschnitt. 12:1. Links im Bilde ist der Anfangstheil eines Ciliarfortsatzes getroffen.

Fig. 12. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Iris und Processus ciliares. Radialschnitt. 12:1.

Fig. 13. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN). Iris und Processus ciliares aus dem untern Theil des Bulbus. Radialschnitt. 12:1.

Fig. 14. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN). Operculum pupillare. Radialschnitt. 12:1.

## Tafel 4.

Fig. 15. *Macrorhinus leoninus* (GRAY). Corpus ciliare. Aequatorialschnitt. 12:1.

Fig. 16. *Phoca vitulina* L. 4 Tage altes Thier. Corpus ciliare. Aequatorialschnitt. 12:1.

Fig. 17. *Odobaeus rosmarus* (L.). Corpus ciliare. Aequatorialschnitt. 12:1.

Fig. 18. *Delphinapterus leucas* (PALLAS). Corpus ciliare. Aequatorialschnitt. 12:1.

Fig. 19. *Macrorhinus leoninus* (GRAY). Retina. 38 : 1. Die Stäbchen waren in Reihen von Tröpfchen zerfallen und sind daher auch in diesem Zustande der Destruction dargestellt.

Fig. 20 *Balaenoptera physalus* L. Retina. 38 : 1. Stäbchen wie in Fig. 19.

Fig. 21. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN). Retina. 38 : 1. Stäbchen wie in Fig. 19.

Fig. 22. *Balaenoptera physalus* L. Lidrand. 6 : 1.

Fig. 23. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN). Lage des neuen Sinnesorgans (blau). Die Sclera ist grau, Iriswurzel und Corpus ciliare roth gehalten.

Fig. 24. *Hyperoodon rostratus* (PONTOPPIDAN). Ein Stück der Sinnesschicht des neuen Sinnesorgans. 281 : 1.

# The Origin and Histogenesis of the Thymus in *Raja batis*.

By

**John Beard, D. Sc.,**

University Lecturer in Comparative Embryology, Edinburgh.

With plates 5—10 and 8 text-figures.

---

## Table of Contents.

Introduction.

Table of Embryos, their Sizes preserved, and the Figures from them.

- I. The early History of the Thymus-Placodes.
- II. The Morphological Nature of Leucocytes.
- III. The Origin of the first Leucocytes.
- IV. The Thymus-Placodes in Embryos of 19—23 mm.
- V. The Mode of Formation of Leucocytes from epithelial Cells of the Placodes.
- VI. The Thymus-Placodes in Embryos of 24—27 mm.
- VII. The Thymus-Placodes in Embryos of 28—36 mm.
- VIII. The later History of the Thymus-Placodes (Embryos of 37—70 mm).
- IX. The History of the spiracular Thymus-Placode.
- X. Thymus-Placodes and sensory Placodes.
- XI. HASSALL's concentric Corpuscles of the Thymus of the Cavy.
- XII. Historical.
- XIII. The Thymus as the Source of Leucocytes.  
Literature cited.  
Description of Plates.

## Introduction.

The researches, detailed in the following pages, were begun in the spring of 1898, and brought to a preliminary close before the end of the same year. They were continued, at first upon the old material and afterwards upon a new set of specimens of *Raja batis*, during 1899, and, with the brief study of HASSALL's concentric corpuscles in a series of cavyes, they were finished, as here published, early in 1900.

Originally, it had been intended to have written an account of the work in greater detail. Thus, it was hoped, that time might have been found for the completion of a set of observations upon the degrees of development of skate-embryos at various periods. The pressure of other research, more especially upon the germ-cells, has indefinitely postponed the carrying-out of this. So that the division of the chapters, finally adopted, has to some extent been based upon the external features of embryos, and not in all cases has it been found possible to control this by the record of all their internal characters.

Although little or nothing has been added to the notes and drawings of the present work during the last two years, the writer would still have kept back its final publication, had it appeared at all likely, that the thread of research into the thymus would ever again be taken up by himself. So far as the writer is concerned, however, the work is complete, and there is now no point in the history of the thymus of the skate, concerning which he would desire further information from new research. At one time, some two years ago, it did appear, that a much more thorough investigation of HASSALL'S concentric corpuscles in the cavy would require to be made. But a recent study of the preparations and facts, revealed during the past two years' work upon the germ-cells, have rendered this, to my mind, a task of supererogation. Possibly from the examination of cavies rather younger than 31 days a little more information might be obtained, but would it be such as to repay the labour?

On the other hand, the facts, concerning the degeneration of certain germ-cells with the formation of concentric capsules, and the remarkable concentric corpuscles of the cavy itself — hitherto, so far as I am aware, not described in the literature — demonstrate as clearly as possible, that HASSALL'S corpuscles are only degenerative products. Whether of leucocytes or of epithelial cells may be discussed upon another page.

A few statistics concerning the embryos used for the following description of observations may be of interest. The results are based upon the study of upwards of 125 embryos, ranging from 6—70 mm. This is, of course, only a portion of the writer's sectioned material of *Raja batis*. The figures of the thymus-elements and placodes are from only 28 specimens, and those of the spiracular thymus from but 5. Even with the restrictions of 28 embryos the number of figures is rather large, and many of them may be described as duplicates.

Had it been attempted to avoid any and every duplication, and thus to reduce the total number of figures, it is possible, that the results might have obtained a doubtful reception. And, indeed, has it yet fallen to the lot of any writer upon the thymus, to write the truth and to be believed?!! From the actual embryos, represented by one or more figures in the plates, ten times as many drawings could easily have been brought together. Leaving out of account the spiracular thymus-elements, owing to the existence of five pairs of placodes in every embryo, the drawing of but a single section through each from every one of the 28 embryos would alone have yielded 280 figures. Considering, therefore, the extensive series of embryos employed, and the number of the thymus-elements or placodes, the figures given may, perhaps, not appear to be unduly numerous. And, I hope, each and every figure — for all are accurate representations of the actual sections — may not be without value.

The views, hitherto held as to the morphological nature of the thymus, have rested upon speculation, rather than upon actual research. The facts, established by investigation, such as those due to KÖLLIKER, PRENANT, OSCAR SCHULTZE, and the writer, have been systematically rejected in favour of the baseless conjectures of STIEDA, with the result, that the very opposites of real facts have been, and unfortunately still are, believed. But now, with the possible exception of STIEDA himself, there is probably no-one, who has studied the embryonic history of the thymus, and who is prepared to maintain STIEDA's hypotheses concerning it.

The thymus was apparently discovered, and certainly so named, by GALEN. Notwithstanding the fact, that after then and down to our own days it formed an object of research for many investigators, including HEWSON, HUNTER, VALENTIN, J. F. MECKEL, TIEDEMANN, GOODSIR, ARNOLD, BISCHOFF, SIMON, REMAK, and others, nothing of real value, concerning its functions and developmental history, was established. But in 1879 KÖLLIKER announced its mode of origin in mammals from the epithelium of a gill-pouch, and the conversion of its original epithelial cells into lymph-cells or leucocytes. This discovery was not, however, destined to be accepted without cavil. Against it were set the suppositions, unsupported by proof, of STIEDA and HIS, that the leucocytes, undoubtedly present in the thymus of any late embryo or foetus, as well as in that of older animals, had migrated thither from the exterior, possibly from the mesoblast. In this conclusion they have been supported by the researches of DOHRN,

GULLAND, and, until quite recently, of MAURER, as well as by the writers of almost every text-book of Embryology and Comparative Anatomy, published since 1879.

On the other hand, KÖLLIKER has stoutly maintained his original position, and in recent years his conclusions have been emphatically confirmed by every new investigator of the development of the thymus; thus, by PRENANT, OSCAR SCHULTZE, the writer, MAURER (finally), and JOSEF NUSBAUM and T. PRYMAK.

According to the views of STIEDA and HIS, the function of the thymus is still absolutely unknown, and HASSALL's concentric corpuscles are supposed to arise from the original epithelial cells. No serious attempt has ever yet been made to convert this latter supposition into fact by systematic investigation. It assumes these degenerative structures to be essential and integral parts of the thymus, and this is not the case. It ignores the fact, that even in mammals, such as the common rabbit, the epithelial cells of the thymus become converted into leucocytes, thus transforming the original epithelial organ into a lymphoid structure, long before HASSALL's corpuscles appear upon the scene!

Under this view by hypothesis the original epithelial cells, or their remains, become transformed into concentric corpuscles, by hypothesis again leucocytes wander in from the surrounding mesoblast, where in some not yet understood way they have arisen from mesoblastic cells. Therefore, of the leucocytes themselves of the thymus nothing of the history is known.

From first to last, from beginning to end, in this series of supposed events nothing is certain, all rests upon — hypothesis!

On this view nothing of the least practical use and value is at present known regarding the nature of the thymus. According to KÖLLIKER, the original epithelial cells give rise to lymph-cells or leucocytes. And, although he made no attempt to explain HASSALL's corpuscles, it must be evident, that, if his conclusion be correct, something of positive value is thereby established. As already stated, the most recent students of the thymus have with one accord accepted KÖLLIKER's result.

None the less, in the latest edition of WIEDERSHEIM's "Vergleichende Anatomie" (1898) the author felt obliged to write: "über

die Bedeutung des Organs ist nichts Sicheres bekannt" <sup>1)</sup>). And in the new edition of GEGENBAUR'S work <sup>2)</sup> the destruction of the epithelial foundation by invading leucocytes is stated as a significant fact.

The writer has long suspected the function of the organ to be a very important one, but, in spite of repeated attacks upon the problem, investigation of the development furnished nothing beyond a confirmation of KÖLLIKER'S discovery, until the summer of 1898. Even now, when success has completely crowned the failures of past years, at a time when the developmental history and function of the thymus in *Raja batis* can be demonstrated on numerous preparations with the utmost certainty and ease, the problem owes its solution in the first instance, not to direct attack upon the organ itself, but to a flank movement. In the course of a systematic investigation of the development of *Scyllium canicula*, in aid of which the authorities of the University of Edinburgh had made a grant from the Earl of Moray Research Fund, and, more particularly, whilst noting for subsequent publication the periods of origin and degrees of development of all the systems of organs in an extensive series of embryos, a little but significant fact forced itself into notice.

It was, that for a relatively long period of the development the blood contained only nucleated coloured corpuscles, xanthocytes, as they have recently aptly been named. The circumstance was recalled, that this had originally been noted by KÖLLIKER <sup>3)</sup> some years ago, and that it had been commented upon by H. ERNST ZIEGLER <sup>4)</sup>, who, moreover, had conjectured, that the condition persisted, until some lymphoid organ or other arose. The like fact has also been observed by GULLAND (1891, p. 161).

The question was asked: "at what period of the development and from what source or sources do the white corpuscles of the blood or

---

1) WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 4. Aufl., 1898, p. 291.

2) GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, V. 2, 1901, p. 249.

3) KÖLLIKER, A., Embryonen von Säugethieren und Vögeln, die zu einer gewissen Zeit nur rothe Blutkörperchen enthalten, in: Z. wiss. Zool., V. 40, p. 191.

4) ZIEGLER, H. ERNST, Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbelthieren, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1892, p. 20.

leucocytes arise?" It was obvious, that, if the existence of a critical period in the development [in the sense applied to this conception by the writer<sup>1)</sup>] had a groundwork of fact, the leucocytes<sup>2)</sup> of the blood, as forming integral parts of a vertebrate animal, ought then to be present; or, if not themselves evident as such, the foundation or foundations, from which they arose, ought to be in existence.

In my fishes, in both *Scyllium* and *Raja*, it was easily made out, that abundant leucocytes were present in the blood at, and even long before, the critical period, when the embryo first asserts its individuality. Working to earlier phases from this point, and also from such early stages, where no leucocytes existed anywhere in the embryo, the period was at length reached, when leucocytes first entered the scene.

For both *Scyllium* and *Raja* many notes had previously been made as to the degree of development of the thymus at various periods; with the intention of their being used one day in a new attempt to find the solution of the thymus-problem. When the point, at which leucocytes appeared, had approximately been fixed, a dilemma was the first result. For the moment the observer had not the slightest idea whence they came. The writer could accept neither GULLAND's condensation-theory of the origin of leucocytes from connective tissue cells, nor ZIEGLER's suggestion of their genetic connection with the remains of the "mesenchyme". KÖLLIKER's results on the thymus, proving that it produced leucocytes, were remembered, as was also my own confirmation of them. The comparatively early phase<sup>3)</sup>, at which leucocytes appeared, did not lend colour to the idea, that in the skate and dog-fish the thymus could have much to do with the matter. For it was recalled, that in such embryos the thymus-elements were then nothing more than small pieces of modified epithelium. Although the thymus was not a priori a very promising

---

1) BEARD, J., Certain problems of Vertebrate embryology, Jena, Gustav Fischer, 1896, p. 60. Vide also: BEARD, J., The birth-period of *Trichosurus vulpecula*, in: Zool. Jahrb., V. 11, Anat., 1897, p. 87.

2) With others and for reasons to be given at a later stage I adopt the view, that leucocytes, phagocytes, white blood-cells, and lymph-cells are identical structures, and I cannot admit the morphological existence of more than one kind of leucocyte.

3) Early only as regarded from the point of view of my own work, for this often extends to periods, not usually dealt with in embryological investigation.

subject for new research, there seemed to be none more likely. At such phases the spleen had no existence, there was no rectal gland or coecum, and, in fact, lymphoid structures of any and every sort were entirely wanting.

For reasons connected with the illustration by a skilled artist of the projected memoir upon *Scyllium* this form was then laid aside, although later on its embryos were more than once studied. The present writing will deal almost exclusively with *Raja batis*, not because the facts made out in *Scyllium* are at all opposed to those to be detailed concerning *Raja*, but for the reason, that the embryos of the latter furnish pictures of a more beautiful description, easier to understand, and much better suited for demonstration, than such of the former. In *Raja*, and, so far as I have studied the matter, this holds for the species *R. radiata* and *R. clavata* equally with *R. batis*, the preparations are so clear as to carry conviction.

Table of Embryos, their Sizes preserved, and the Figures from them.

mm	Embryo No.	Figures	Text-figure
6	135	1	A
8	143	2	B
13	198	20	C
14	7 ( <i>R. clavata</i> )	3	(D from No. 164 not figured)
-17	343	6	
18	345	4	
20-21	189	5, 19	E
21	617	26	
-22	192	8	
+20	190	9, 10	
23	619	43	
24.5	633	49	
25	201	7, 47	F
25	201 <sub>a</sub>	15, 22, 23, 24	
25	202	11, 12, 14, 37, 38	
25	203	16, 39, 42	
25-27	443	31-36, 35a, b	
26.5	616	45, 46	
27	629	44	
28	206	18, 25, 27-30	
29	210	54	
+30	208	40, 41	
33	214	52, 53, 56	
33	215	57	

mm	Embryo No.	Figures	Text-figure
34	209	13, 17, 67, 48, 51	G
36	541	69	
36	542	68	
54	245	55	
Also 27	242 ( <i>R. radiata</i> )	50	
?	195 " "	21	
Spiracular thymus:			
25—27	443	61	
27	629	62	
28.25	627	63	
54	245	65	
56	239	66	
71	255	64	

### I. The early History of the Thymus-Placodes.

As will be evident from the following account of the early development, each thymus-element is at first represented by a small well-defined flattened plate, restricted in area, and made up of one layer of epithelial (hypoblastic) cells. For the description of such a plate of cells, destined to give rise to a specific tissue or organ, a term has long been needed: by the introduction of the word "placode" this want has been supplied by v. KUPFFER<sup>1</sup>). Although he used this name to describe the sensory epithelium, forming the basis of a portion of a cranial ganglion and also of the connected sense organs, it does not appear from his account, that the Munich Professor desired to confine the use of the term to a plate of neuro-epithelium. The term is too convenient for any such restricted application.

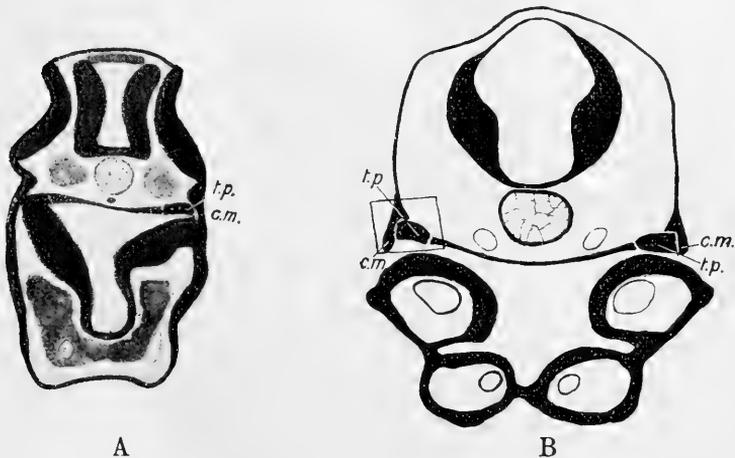
It should be stated, that the details concerning the origin of the thymus-placodes in *Raja* have only been worked out in full for one cleft, the first branchial. This was chosen owing to its proximity to the auditory organ, a circumstance which enables one to find it in any series with speed and accuracy. But, it may be added, for the remaining four clefts, and also for the spiracle, the development of the placode in each case is the same; sufficient attention was paid to all of them to render this certain. Indeed, it was the circumstance, that the early history of the spiracular thymus-placode so closely resembled that of a true thymus-placode, which finally brought to light the facts concerning the spiracular thymus.

1) v. KUPFFER, C., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten, 1894, Heft 2, p. 64—65.

The earliest embryo, to which the thymus-placode has yet been traced, is one of about 6 mm. It is possible, that in some one or more of the early embryos recently sectioned, i. e., within the last two years, it might be traced to still earlier phases. These newer embryos, of which a large number has been prepared for other purposes, have not been examined as to the thymus-placodes, and, like most of the results of the present writing, the description of the early history of the placodes is given as made out in embryos of older date than 1899 onwards.

In *Raja batis* No. 135 (6 mm) of the six gill-pouches four are formed, but not a single one of them has yet an opening to the exterior. 60 mesoblastic somites were counted posterior to the last formed gill-pouch<sup>1</sup>).

The figures from this embryo are text-figure A and Fig. 1, Pl. 5.

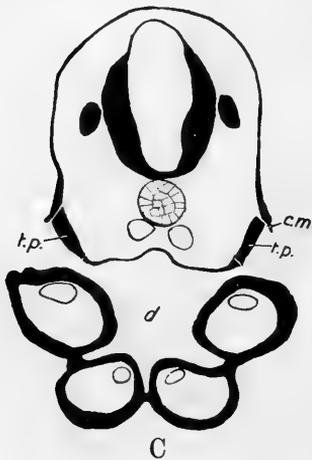


Looking at a transverse section (text-figure A), passing through the gill-pouch of the first branchial region, it is seen, that the dorsal wall of the pouch is mainly made up of a well-defined piece of high columnar epithelium or placode, *t.p.* The placode and adjacent structures of the left side of text-figure A are accurately represented

1) In all my embryos, where the approximate number of somites is given, this is usually based upon the results of several counts, and it is always the total posterior to the last well-defined gill-pouch or cleft. The final number of somites is very large in *R. batis*, as many as 140—150.

in Fig. 1, Pl. 5, under high magnification. At the outer side of the pouch the epithelium of the placode is sharply marked off from a number of cells of the pouch and of epiblast, *c.m.*, destined to be sacrificed, when an actual cleft is formed by rupture. On the inner side the placode of the dorsal wall is as well marked off from the much flatter epithelium of the pharyngeal hypoblast.

The size of the next embryo to be noted, *R. batis* No. 143, is given in my list as 10 mm, but with 86 somites and 5 gill-pouches it is classified among the embryos ranging from 8—10 mm. Text-figure B and Fig. 2 relate to this embryo. On the right side of text-figure B a quadrilateral has been inscribed around certain structures, and these are depicted under higher magnification in Fig. 2. On both sides of the body rupture of the pouch has now been effected, and in Fig. 2 the closing membrane, *c.m.*, is shown still attached to the outer end of the thymus-placode. By rupture of the former the placode has become turned slightly upwards and outwards. Its epithelium is as sharply marked off from neighbouring structures as before.



*Raja batis* Nos. 163 and 164 are similar in size and other characters. Of No. 163 certain characters will be given, and from No. 164 text-figure C is taken. There are in the plates no figures from either embryo, but the placode under consideration in each embryo is practically identical in minute structure with the one of Fig. 2.

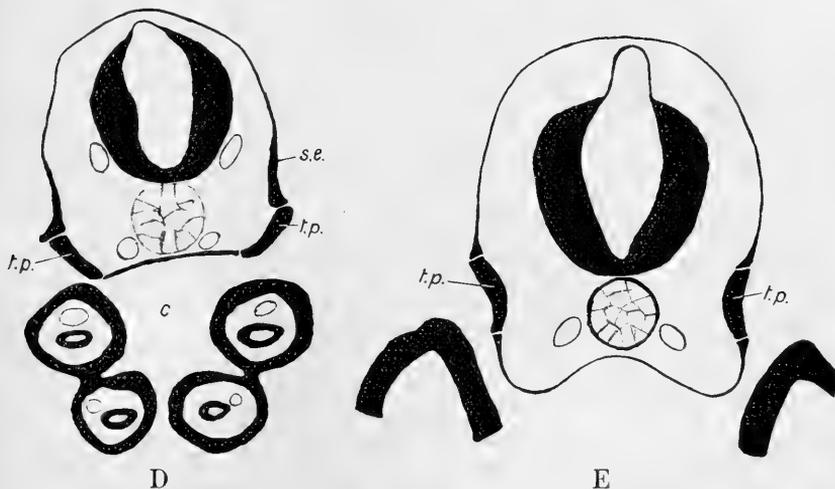
*R. batis* No. 163 is about 10 mm in length and 101 somites were counted. The spiracle and the first two branchial clefts are open, the remaining three being represented by pouches.

As shown in text-figure B, the same piece of modified epithelium or placode, *t.p.*, is still obvious, just above the opening of the first branchial cleft. It is now turned upwards and outwards, in such a way, that, as compared with its former position before the opening of the cleft, its upper and dorsal end has been raised through an angle of about  $45^{\circ}$ . It has thus acquired a position, which makes it appear to be a portion of the epiblast. And, be it added, disregarding its earlier and later histories, from now until the embryo is 18—20 mm in length it

might easily be mistaken for the sensory placode of a gill-arch. Its inner end is again sharply defined from the pharyngeal epithelium<sup>1</sup>), and its outer end abuts against the remains of the membrane of epiblast and hypoblast, *c. m.*, which formerly made up the outer boundary of the pouch.

A quite similar condition of affairs is met with in an embryo of 13 mm (No. 198). This is shown in text-figure D and in Fig. 20, Pl. 6. This phase only differs from the preceding one, in that the placode has become turned somewhat more upwards and outwards. The remains of the closing membrane are still in existence, and the placode itself has undergone no apparent change.

From this period onwards no remains of the closing membrane have been seen. The absence of this and the completion of the rotation of the placode through 90° lend it a different appearance than it possessed in earlier phases. In embryos of 17—22 mm or thereabouts there is little change in the shape or size of the placode, and the conditions are generally represented for this period in text-figure E and Figs. 5 and 19.

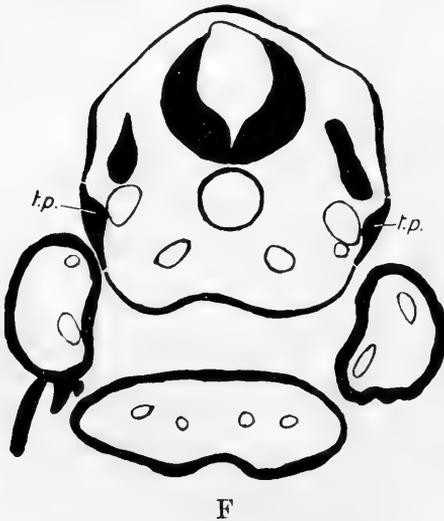


These are from embryo No. 189. This probably measured in alcohol about 21 mm, in the embedded condition its size was 20 mm. It resembles two other embryos, Nos. 190 and 191. From No. 190,

1) On p. 558 of the resumé of this work (BEARD, 1901, 2) in describing this the word "epiblast" has somehow slipped into the text instead of "epithelium".

Figs. 9 and 10 are taken. In all three embryos there are small external gills upon all the five branchial arches, the neurenteric canal is persistent, 45—46 muscle-buds are passing into the foundations of the paired fins, and no traces of unpaired fins are yet present.

As seen in text-figure E, the whole placode is as well-defined as ever, but it has wandered, or been pushed, upwards and outwards by growth of the hypoblast. It now lies on the level of the notochord, and the plane of its surface is almost at right angles to what was this plane during the gill-pouch-period. Any idea, that this placode is, or has any connection with, the sensory placode of a branchial or lateral sense organ, must be distinctly repudiated. As revealed in the figures above referred to, leucocytes have now begun to form within the placode, but, as will later on appear, their number is not great during this period.



In text-figure F the state of affairs in embryos of the important period of 25 mm is given. At this time the neurenteric canal has closed, forked muscle buds from some 46 somites for the paired fins can be counted, the first traces of unpaired fins are present, but they contain no mesoderm, and, finally, there are external gills on all the branchial arches, but those on the last two are very short.

From text-figure F it will be evident, that the placodes are now almost on the level of the notochord. They have increased somewhat in thickness, but not much if at all in length. In the plates there are several figures from this period of development of the placodes; at this stage only Fig. 7 need be referred to in illustration. Leucocytes are now fairly abundant in the placode, and, indeed, their wanderings out from it, to be described at a later stage, are now very obvious.

It would have been an easy matter to have much increased the number of text-figures of various periods, even to have carried them

up to young skate of 7 cm or more; but, as along with corresponding figures of the plates they are only intended to prove ad oculos the origin of the thymus-placodes, one more may suffice. This is text-figure G from an embryo of *R. batis*, No. 209, (34 mm), and the section employed is also shown, so far as the placode of the apparent left side is concerned, in Fig. 17 Pl. 5. The placode is now much thicker and it has begun to bulge inwards. Its actual extension along the lateral surface of the body is, perhaps, not greater than in embryos of 25 mm. As will appear in the later account, most of its constituent cells have now become converted into leucocytes. At a period like this it would be impossible for the merest tyro in embryology to mistake the thymus-placode for anything else.



G

In the skate, therefore, the thymus-elements, apart from the rudimentary spiracular thymus, arise as specialised portions of the dorsal epithelium of each and every true gill-pouch at a very early period, before the pouch is open to the exterior. As will appear later, the spiracular thymus has a quite similar origin, and, therefore, in the skate in connection with the six pairs of gill-pouches there are as many pairs of placodes of hypoblast of the dorsal walls of the pouches. Without any doubt the thymus of *Raja* is a product of the hypoblast.

As is well known, KÖLLIKER (1879) was the first to maintain, that in the rabbit the thymus arose from (the wall of) a modified gill-cleft, but its hypoblastic nature and its origin as a modified portion of the hypoblastic lining of a gill-pouch were not clearly determined. His held, that in mammals the thymus was of epiblastic origin — a view not supported by the researches of KÖLLIKER, GUSTAV BORN, and SCHULTZE, and since rejected by His himself. DOHRN's (1884) and

DE MEURON'S (1886) researches upon Elasmobranch fishes do not go back to a sufficiently early period of the development to afford any information of the first origin of the thymus here.

## II. The Morphological Nature of Leucocytes.

The object of the following description is to prove, not merely that the thymus produces leucocytes — that point was established long ago by KÖLLIKER (1879) — but that it must be regarded as the source of the first leucocytes, and, therefore, as the ultimate birthplace of all the leucocytes. It need hardly be stated, that these conclusions are directly contradictory to the teachings of pathologists, and even of histologists. The discussion as to the existence of several categories of leucocytes, at any rate in the higher animals, has been a great one, especially among pathologists. It cannot fall within the scope of the present writing to review the literature, or even the arguments, on which various kinds of leucocytes have been recognised.

Undoubtedly, much of the supposed evidence has been furnished by the reactions of leucocytes under various conditions (disease) towards diverse stains, and morphologically distinct sorts of leucocytes have been distinguished from phenomena noticed in disease. But there have not been wanting among histologists and pathologists some, who have rejected the idea of the necessary existence of more than one kind of leucocyte. This was done by GULLAND (1891, 1) in a very fine piece of research, and the like standpoint has quite recently been taken up by FRIEDRICH HESSE (1902). GULLAND'S memoir contains a long list of literature, and to this and the memoir itself the reader may be referred for fuller information. The object of his work is to prove, that the various forms of leucocytes, recognised by pathologists, and to some extent by histologists, are phases of a definite life-cycle of an organism, comparable to a Protozoon. He writes: "A leucocyte is a unicellular organism, which, in the midst of the vertebrate tissues, retains the character and habits of a Protozoon" (l. c. p. 113), and further on: "the different kinds of leucocytes are all, in reality, mere varieties of one ground form, or, to speak more exactly, are stages in the life-history of a unicellular organism."

Naturally, this conclusion cannot find acceptance on the part of a pathologist, who believes he has witnessed the actual birth of one

or more leucocytes from peritoneal cells of a mammal<sup>1</sup>). But it is not for a moment open to doubt, which of these two statements is the more improbable.

The main argument for the existence of more than one category of leucocytes is the supposed specific nature of the "granula" in the cytoplasm with various stains, the "granula" of different leucocytes staining differently and specifically with certain mixed stains. HESSE's inquiries into this question will be found in a recent number of the *Anat. Anz.*, and further reference may be made to this. The results of his investigation go to disprove the existence of this supposed specific character, and, thus, as it would seem, they tend to support the views of GULLAND.

From the embryological standpoint little time need be wasted in a useless discussion of the matter. In embryo-skate, even in such late phases that one can properly no longer speak of embryos, there is only one form of leucocyte. Moreover, the right must be denied to pathologists and histologists to set up what are morphological kinds of cells, whose history is not based upon the results of embryological investigation. To recognise in morphology and embryology various forms of leucocytes as distinct entities, like ganglion-cells and muscle-cells, from the results of the study of diseased animals would be to go back to the standpoint of more than a hundred years ago, when among other things Cyclopean monsters were supposed to represent former stages in the (ancestral) history of man. Even the histological recognition is not sufficient to establish the specific character of a certain kind of cell with certainty: this can only be done by developmental research, by a study of histogenesis. And, be it added, the vertebrate body is not big enough, and not sufficiently complicated in structure, to admit of the existence of a number of different organs, each of which should have as its function the formation of a different sort of leucocyte. The conversion of the tissue-cells of other organs, such as those of the peritoneum, into leucocytes is to the embryologist not worthy of serious consideration.

Following M. HEIDENHAIN, GULLAND, and others, therefore, in the following lines it will be taken as certain, that in a vertebrate

---

1) One or more observations of this kind were, I am told, stated in refutation of the writer's conclusion, that the thymus was the parent-source of all the leucocytes of the body, by a pathologist of high standing. I have not been able to find any published observations of this kind.

animal there is only one form of leucocyte, whether be called by this name, or be known as phagocyte, white blood-cell, lymph-cell, etc.

### III. The Origin of the first Leucocytes.

From the later portion of the text and from the figures of the present memoir it might be concluded, that it was a superfluous task to demonstrate in detail the formation of leucocytes by the thymus. From the figures alone it is clear, that the thymus is an organ, whose sole function in *Raja* is the production of leucocytes. And since in the embryology of the skate no other organ can be found possessing the like function, it might logically be concluded, that the thymus was the one and only source of the leucocytes of the body. And, indeed, even a second organ of this kind, beyond the six pairs following the branchiomery, would be a redundancy. No other source of their formation is known, for an origin from "mesenchyme", or from mesoderm cells of unknown parentage, or from structures other than the thymus-epithelium, has never been made out to be in the least degree probable.

Although the task of proving the thymus to be the source of the first leucocytes of the body is in this way one of supererogation, and albeit a most difficult one, the writer has rightly or wrongly not spared time or pains in testing the correctness of the conclusion. Numerous preparations from embryos of 12—18 mm have been worked over not fewer than seven times, and on each occasion with the like result.

To probe the matter to the bottom is not so easy as might appear. Difficulties arise from two circumstances. These are, that at first the embryo contains at the best very little blood at all, and it is difficult to retain even this within the vessels. Further, the first formed blood-corpuscles are very like leucocytes, being rounded (MINOR), and staining in much the same way as the latter. Soon after the first leucocytes appear, this possible source of error vanishes, in that the red corpuscles become bigger, but for a long time they are more rounded than oval. There is, however, one point, by which it is always fairly easy to distinguish the two sorts of cells. In the red corpuscles the nucleus is central, in leucocytes, as so well shown by M. HEIDENHAIN, it is excentric.

Parentetically, it may be added with reference to the latter point, that the figures show no centrosomes for the simple reason,

that the stain employed — usually picrocarmine — does not bring these out. There are also in my possession many other preparations of early thymus-placodes, stained with iron-alum-haematoxylin, in which the centrosomes are quite prominent features.

In my former publication ('00, p. 559) it was written, that the first formation of leucocytes "begins as a rule in embryos of about 17 mm". That statement was made on the result of three separate inquiries. Since then the preparations have been worked over other four times, and there is no reason for altering the previous conclusion. In one point only may a correction be made. It was added, that in one embryo (No. 164) of 10 mm what appeared to be an undoubted leucocyte was detected in a section of a thymus-placode. This appeared to be so under the  $\frac{1}{12}$ th oil-immersion, but when the fine 2 mm apochromatic lens of ZEISS was afterwards obtained, examination under it did not confirm the previous diagnosis, my note of this reading "more than doubtful".

In general terms it may be stated, that the two anterior placodes of each side remain entirely epithelial, until the embryo is about 17 mm in length. Regarding the other three placodes nothing need be added, for, on the one hand, but little attention has been paid to them in the early periods, and, on the other, they undoubtedly, as is natural, lag behind those of the first two clefts, and are still quite simple epithelial plates in embryos of more than 20 mm in length.

In embryos below 17 mm there is as a rule an entire absence of leucocytes anywhere else in the body, and other than the thymus no lymphoid structures whatsoever are present. In the course of the investigation as first carried out "the examination of about 20 embryos of 10—16 mm failed to reveal any leucocytes whatsoever in the heart, or blood-vessels, or mesoblast, or in the thymus-placodes".

In one embryo of about 20 mm repeated examination of the thymus-placode with the  $\frac{1}{12}$ th inch oil-immersion failed to reveal any fully formed leucocytes within it, although some of the epithelial cells of the structure were taking on what may be termed leucocytic characters. In this embryo there were few leucocytes in the blood and heart. The explanation of the absence of fully formed leucocytes in the thymus-placode here is, that the few leucocytes formed had already wandered out. In another embryo of about the same size there appear to be one or two leucocytes within the thymus-placode, and there are also one or two outside of it in the mesoderm, as well as a few in

the heart. In an embryo of 17 mm a single leucocyte was detected in the thymus-placode of the first branchial cleft. Nowhere else in this embryo were any other leucocytes encountered, and there were none outside the placode within the mesoderm, as is invariably the case in slightly older embryos. The remaining cells of the placode were columnar. In another embryo of 18 mm three well-marked leucocytes were detected within a single transverse section of the thymus-placode, and there were also two cells in the act of taking on leucocytic characters. Near this was a single leucocyte in the mesoderm.

Since the end of 1899 other embryos have been studied, and from these it may be gathered, that the youngest embryos, in which leucocytes may be present, are some of about 14 mm. In *R. batis* No. 193, which is rather small (15 mm) for its characters, 130 somites were counted, and all the gill-clefts were open. Here there were a few leucocytes in the blood, but also some leucocytes and cells becoming such in the anterior thymus-placodes. In another embryo, No. 638, of the like period, but rather larger (16 mm) no leucocytes were detected in either placodes or blood. In still another of the same size and characters as the last, there were a few leucocytes in the placodes and also in the blood. *R. batis* No. 632 was about 16 mm in length, in it there were no leucocytes in the blood, but some in formation within the placodes. Two embryos of about 14 mm and of like characters — among other things each possessing 104 somites — are of interest. They are numbered Nos. 158 and 159. While No. 159 had no fully formed leucocytes in the placodes or blood, in No. 158 there were leucocytes in the placodes, one or two in the mesoderm, and one was also noted in the blood near the placode. In embryo No. 198 there were a few almost fully developed leucocytes within the placode, but none were made out in the mesoderm or blood.

Summing up, wherever in the embryo leucocytes were absent in the mesoderm and blood, there also none were in the placodes or they were only in formation, and, conversely, in all the cases where leucocytes were encountered in the former, there also without exception they were met with in the latter. In some few instances the formation of leucocytes could be made out in the placodes, before there were any outside of these.

As elsewhere already indicated ('00, p. 559—562), the period of commencing histogenesis of the thymus-placodes and of the formation of the first leucocytes in *Raja batis* must be referred to embryos of

14—17 mm. The general impression of the whole course of the development, gathered by the writer, is, that of an orderly well-regulated series of events, as in similar words E. B. WILSON has already remarked. Nothing happens by chance: all is a pre-established or pre-determined harmony.

In nearly everyone of my publications issued since 1894 I believe this to have been recognised in some form or other. The whole history of the transient nervous system bears this character, and it is again presented in the descriptions of the critical period, of the span of gestation, the formation of the primary germ-cells, the determination of sex, and the numerical law of the germ-cells.

The sizes of embryos are misleading, quite apart from the possible existence in the skate of differently sized embryos corresponding to the future males and females.

The correlation of phenomena in the development is really remarkable. Did the present state of other problems, occupying all the writer's spare time and attention, admit of it, the demonstration of this for *Raja* and *Scyllium* would be interesting and instructive. My experiences of Elasmobranch development — and they are now neither new nor narrow — go emphatically to support KEIBEL's attitude in this matter, as against the assertions of MEHNERT. If the variations described by the latter obtain, then he is dealing with abnormalities, induced by the mode of cultivation employed. Under normal circumstances the individual variation is, to my mind, an insignificant factor.

When in the embryos of *Raja batis* the connection of commencing histogenesis in the thymus-placodes is sought for, it may perhaps be found in the formation of the last gill-cleft, and with this the practical completion of the laying-down of mesoblastic somites. Some of these latter may not as yet be segmented off, but practically the proliferation of "mesoderm" to form them is about finished. With embryos, therefore, of 125—140 somites and six gill-clefts the histogenesis of the thymus-placodes may be said to be initiated.

From embryos of 6 mm up to such of this period there are in the plates figures from six, these being Figs. 1, 2, 20, 3, 4, and 6. The first four of these relate to the formation and characters of the placodes in early embryos. In them the epithelium is simple and contains no leucocytes. In Figs. 4 and 6 the histogenesis of the thymus-placode has already started, in the latter there is one leucocyte, while in the former three fully formed leucocytes and two

other cells becoming such are seen. With reference to Fig. 6 it may be here noted, that the formation of leucocytes is at first more prominent in the dorsal than in the ventral portion of the placode. In this period the formation of leucocytes is scanty, and but few fully formed ones are ever seen in the placodes. In the mesoderm and blood-vessels the number of such cells is at the close of this period not a large one. Sometimes, and this is not shown in the figures, sections of the placode, containing more cells taking on the characters of leucocytes, may be met with.

#### IV. The Thymus-Placodes in Embryos of 19—23 mm.

Of the characters of embryos of this epoch the following may be mentioned. The muscle-buds for the paired fins are in course of differentiation. There are as yet no traces of unpaired fins. Until the embryo is about 21 mm in length the neurenteric canal is sometimes open, afterwards it is closed. Externally, the pectoral fins are slight, the pelvis very slight. The lateral line does not extend beyond the gill-region. The external gills are but small.

The condition of an anterior placode during this period is as shown in text-figure E. It increases somewhat in thickness, but not in length during this interval. Of embryos lying between 19 and 23 mm figures from five, Nos. 189, 190, 617, 192, and 619, will be found in the plates. The figures are: Figs. 5, 19, 9, 10, 26, 8, and 43.

The figures from *R. batis* No. 189 are Figs. 5 and 19. Fig. 5 represents a section through about the centre of the second right placode. In it there are some cells becoming leucocytes, as well as fully formed ones. Of the latter one has been caught in the act of emigration. There are a few leucocytes in the mesoderm of the neighbourhood of the placode, and one in the section of the blood-vessel to the inner side of the thymus. In this figure and in Fig. 19 the epithelium of the placode is still comparatively simple, consisting of not more than two layers of epithelial cells. Fig. 19 depicts the median section through the first left placode of the same embryo, drawn under the 2 mm apochromatic, and the same section is outlined in text-figure E. In the placode there are one or two leucocytes and many cells taking on the characters of such. Of about this period is Fig. 21, taken from a *R. radiata* embryo. It shows very clearly the limits of the placode, within which to its dorsal side there are two or three leucocytes and several cells taking on such characters. The

entire ventral portion of the placode consists of a simple epithelium of one layer of high columnar cells.

From *R. batis* No. 190 the figures are Figs. 9 and 10, representing respectively median sections through the first right and left placodes. The things revealed by them are very like those seen in Fig. 5. Under higher power a section through the first right placode of an embryo of 21 mm (No. 617) is given in Fig. 26. The greater portion of the placode is made up of about two layers of high columnar epithelial cells, among these being some taking on the characters of leucocytes, and one or two fully formed leucocytes. Of the latter one has been caught in the act of emigration. Quite similar conditions are seen in Fig. 8 from an embryo of barely 22 mm (No. 192). The final figure from embryos of this epoch is Fig. 43. This is from *R. batis* No. 619, whose size was noted as 23 mm. The figure represents the fourth section of eight through the second right placode. From the two mitoses the cells of the placode are evidently in activity. For its greater portion it cannot be said to consist of more than one layer of epithelial cells, and this is especially true of the ventral part. Leucocytes and cells becoming such are confined to the dorsal half. At one point there is a leucocyte in the act of emigration, and at another a space in the placode, out of which a leucocyte has evidently recently wandered.

Summing up, in embryos of 19—23 mm while the production of leucocytes in the placodes is not very great, it is evidently rapidly increasing. The epithelium is still comparatively simple, especially at the ventral end, where it hardly consists of more than two layers. Leucocytes, when fully formed, wander out singly, and many times a single one has been caught in the act of emigration.

## V. The Mode of Formation of Leucocytes from epithelial Cells of the Placodes.

The mode, in which the epithelial cells of the placodes become converted into the first leucocytes, can be best observed — under high magnifications — in the thymus-placodes of *Raja batis* embryos of 17—23 mm, as well as in somewhat older ones. As elsewhere already recorded, the process is exactly comparable to that, by which the original epithelial cells of the brain or spinal cord become changed into ganglion-cells. Or again, it resembles the origin of ganglionic elements of cranial ganglia from the sensory placodes of the head-region.

As in these instances, the original or parent-cells of leucocytes are epithelial cells. To study the conversion of these into leucocytes the parent-epithelium of the placode must be examined under such a lens as a 2 mm apochromatic. The changes may be followed more or less clearly in Figs. 22, 26, 27, and 34, etc. It had been intended, to have drawn a set of figures under 1500 diameters or more to illustrate this question, but the pressure of research in other directions has hitherto prevented the carrying-out of this. The first change in such a cell appears to be one in the cytoplasm. This becomes somewhat more refractive, and in favourable sections takes on a brownish tinge. At first no alteration is noticeable in the nucleus, which is oval, as in the other epithelial cells of the placode. Then the nucleus becomes rounded, and, gradually, the whole cell acquires this shape. With this and the more refractile nature of the cytoplasm the cell has taken on the characters of a leucocyte. Another peculiarity, already recorded by M. HEIDENHAIN regarding leucocytes, is that the nucleus comes to occupy an excentric position.

Many of the earliest formed leucocytes apparently remain — at any rate for a time — within the placode, whilst others of them proceed to wander out into the mesoderm and elsewhere. Those, which remain, would seem to divide often, for only in this way can the numerous cell-nests of them, to be described at a later stage, and the little groups of twos and fours be explained. These are to be interpreted as the original “germ-centres” under the views of FLEMMING and his pupils.

The emigrants are such, and not really immigrants. The figures ought to carry conviction of the truth of this. Until some of them are formed within the placode, there is no source in the body, whence they could be derived. Neither do they enter it as epithelial cells, nor as connective tissue-cells, nor as “mesenchyme”, for there are no evidences whatever of this. In fine, in early stages all the evidences go to prove the gradual conversion of the epithelial cells of the thymus-placode into leucocytes.

In his work on the thymus ('81, p. 24) STIEDA asks “how can adenoid tissue arise from an epithelium?” This is a matter for observation, and it may not simply be denied out of existence by a mark of interrogation! The difficulty may have been a real one in 1881, when there were no observations whatever — even after the publication of STIEDA's own researches — beyond KÖLLIKER's discredited but correct ones, concerning the origin of lymphoid cells. As will

appear later on, STIEDA'S memoir contains no contribution at all towards the solution of the problem. And now there is no longer any difficulty about the matter, when dozens of drawings and thousands of preparations can be produced to show it.

Where Nature places no obstacle in the way of carrying-out a process, it is not for Man to invent one! The fact is, that in nature as KÖLLIKER first stated in 1879, adenoid tissue does arise from epithelial cells.

### VI. The Thymus-Placodes in Embryos of 24—27 mm.

In embryos of 23 mm and smaller the production of leucocytes is not great, and their emigration from the placode can rarely be observed. And, as we have seen, there are comparatively few leucocytes within the latter. Immediately after this period, in embryos of 24 mm or more, progress is being made. Leucocytes are far more numerous within the epithelium, from 20 to 30 being met with in a single transverse section (Figs. 7 and 15). Their emigration is now a more conspicuous phenomenon. One may still meet with single leucocytes, caught in the act of emigration; but this has begun to give place to a slightly different process.

For *Raja batis* the period of 24—27 mm is an important one, not only as relates to the thymus-placodes, but also with regard to other structures. In series of sections it is represented in the collection by more than a dozen embryos. Of these eight have been drawn upon for one or more figures. The embryos and figures are: No. 633 (Fig. 49), No. 201a (Figs. 15, 22, 23, and 24), No. 201 (Figs. 7 and 47), No. 202 (Figs. 11, 12, 14, 37, and 38), No. 202a (Figs. 11 and 12), No. 203 (Figs. 16, 39, and 42), No. 443 (Figs. 31 to 34, 35a and b, 36), No. 616 (Figs. 45 and 46), No. 629 (Fig. 44).

The topographical relationships of the placodes during this period may be gathered from text-figure F.

Skate-embryos of circa 25 mm exhibit the following among other characters. External gills are present on all five branchial arches, on the last two they are but short. Forked muscle-buds from about 46 somites are passing into the paired fins. Unpaired fins are evident, first appearing in embryos of about 24 mm (preserved), but they contain no mesoblast. The neurenteric canal is closed. The lateral line extends some little distance beyond the last gill-cleft, but only a short way along the pectoral fin. The spiracle is elongated. There is no upper jaw. The olfactory organ is a simple pit.

As *Raja batis* No. 201a is perhaps slightly the youngest of the series, the conditions here may be described first of all. In the plates are four figures, one through each of the four anterior placodes of the right side, the fifth placode is still entirely epithelial.

The order of these is as follows: Fig. 23, placode 1; Fig. 15 2; Fig. 22 3; Fig. 24 4. The comparison of the four figures is interesting; for, while in those of placodes 1 and 2 the original single epithelium has become much thicker, and many of its cells are now leucocytes, in placodes 3 and 4 there are few leucocytes, more especially in the latter, and the epithelium of the placode has departed little from its original simple form. In placodes 1 and 2 cells in the act of becoming leucocytes are outnumbered by fully formed leucocytes: in 3 and 4, on the other hand, there are many epithelial cells, engaged in conversion into leucocytes. And, whereas in the latter two placodes leucocytes, if in emigration, are met with only singly, as in Fig. 24, in the two former, while one may still meet with single leucocytes caught in the act of emigration, the more usual process is the passage of leucocytes en masse from the placode, thus causing "breaks" of greater or less extent in its contour.

As shown in the figures under discussion, and in those of other embryos to be afterwards referred to, the placodes are still largely epithelial, more especially in their ventral portions.

Conditions similar to those described in the foregoing embryo are seen in *R. batis* No. 633 (24.5 mm). Fig. 49 represents a section through the first right placode of this embryo. At one point in the placode there is a nest of leucocytes, in other portions of the structure there are single leucocytes, and also cells becoming such, and one has been caught in the act of emigration.

The figures from another embryo of 25 mm (No. 202a) are Figs. 11 and 12. These respectively depict the median section through the first left and the first right placode. The degree of development here is about that already seen in embryo No. 201a. The placodes are still largely epithelial, fully formed leucocytes are not numerous, and there are many epithelial cells taking on the characters of leucocytes.

A contrast to the figures from the preceding embryos is afforded by several through the placodes of two similar embryos, cut in frontal (horizontal) sections. These are Nos. 202 and 203. The figures from the former are Figs. 14, 37, and 38, and from the latter Figs. 16, 39, and 42.

Figs. 14, 37, and 38 pass through the first, second, and fourth placodes respectively. The sections figured lie near the dorsal ends of the placodes, and, whilst in the two former leucocytes are fairly abundant, and in addition there are cells taking on leucocytic characters, in the figure through the fourth placode the latter is seen to be merely epithelial and to contain as yet very few leucocytes.

Of the figures from embryo No. 203 Fig. 16 is from the first placode, Figs. 39 and 42 from the third. The first two figures, Figs. 16 and 39, closely resemble figures from the previous embryo, and, therefore, they call for no detailed consideration. Fig. 42 shows other things besides the thymus-placode, and these must now be described. The limits of the thymus-placode are fairly easily determined, and at one point it is seen to be sharply marked off from a similar piece of modified epithelium, abutting on it. This is a portion of a sensory placode in connection with the vagus, and the figure serves to illustrate how, as elsewhere already stated (BEARD, '00, II, p. 558), at certain periods the sensory placodes come into rather close relationships with the thymus ones. As this figure demonstrates, and as appears in the actual preparations, the resemblances between the two pieces of epithelium are very striking. Their epithelial cells are very like and similarly arranged, and in both instances the conversion of epithelial cells into other elements can be witnessed: in the one case into leucocytes, in the other into nerve-cells or ganglion-cells, to use APÁTHY'S terms.

Before leaving this set of embryos it may be pointed out, that from the comparison of the figures of transverse and frontal sections it is clear, that at this period a thymus-placode is a somewhat oval plate of cells, depressed towards the centre, and with its longitudinal axis about at right angles to that of the body.

The next embryo to be considered is a very remarkable one in the pictures it yields of the placodes. It is *R. batis* No. 443. Unfortunately the embryo was not measured, or at any rate I can find no record of its dimensions in any of my note-books or catalogues. It is estimated to be about 25—27 mm. Sometimes I have been inclined to believe this to be an embryo of *Raja radiata* from the conditions revealed in its thymus-placodes, but this idea has not found confirmation in other points in its anatomy, and I hold it to be impossible, that in some way or other under this number a *R. radiata* embryo can have been sectioned instead of a *R. batis* one.

Were there a loophole for doubt as to the conversion of the epithelium of the placodes into leucocytes, this embryo alone would suffice to close such completely. The sections of its placodes are of such a convincing character, that no apology need be offered for the inclusion of figures of several of these in the plates. Had the number of these figures been smaller, it might have been deemed advisable to reinforce the story they tell by the inclusion of drawings through the placodes of several *R. radiata* embryos. However, it has been thought better to give several views from this one embryo, rather than many single drawings from several embryos.

The conditions seen in embryo No. 443 are not so characteristic of *R. batis* as of *R. radiata*. I have several embryos of the latter — and of these with the exception of Fig. 50 there are no figures in the plates — which reveal in their thymus-placodes conditions exactly comparable to those about to be described in embryo No. 443.

The figures from *R. batis* No. 443 are Figs. 31—34, 35a and b, and 36. The positions of the various sections figured will be found in the description of plates. Here it may suffice to say, that Figs. 31 and 32 are from the first, Figs. 33 and 36 from the second, Fig. 34 from the fourth, and Figs. 35a and b from the fifth placode. Of course, Figs. 31, 32, and 33 are drawn under somewhat lower magnification than the other four. All the undrawn sections of the various placodes of this embryo exhibit conditions comparable to those seen in the sections illustrated. The chief feature of these figures, and it is one which especially appeals to the histologist, is the sudden conversion of masses of the epithelial cells en bloc into leucocytes, in such a way as to mark them off sharply from the remains of the original epithelium. The result has been, on the one hand, to restrict the epithelium to the dorsal and ventral portions of the placode, and on the other, it is in evidence in the form of small cell-bridges (Fig. 34), cutting up the nests of leucocytes. These things, and the nests of leucocytes themselves, are especially well seen in Figs. 33, 34, and 36. Fig. 33 also reveals a break in the placode, out of which leucocytes are emigrating. The figures through the fifth placode (Figs. 35a and b) show this to be still in the form of a simple high columnar epithelium. The number of contained leucocytes is here not large, but there are a few epithelial cells taking on the characters of such. In the like degree the conversion of epithelial cells into leucocytes has been seen in no other embryo of *R. batis* of this epoch, but, as already stated, this mode would appear to be very characteristic of the

placodes of certain periods in *R. radiata*. Thus, in *R. radiata* No. 230 (25 mm) the leucocytes in any one of the anterior placodes form a big nest near its centre, and epithelial cells are restricted to the ends. *R. radiata* No. 212 (26.75 mm) is quite similar, and very much the same conditions obtain in *R. radiata* No. 204 (22 mm). Finally, a section through a placode of a *R. radiata* embryo (No. 242) of 27 mm is shown in Fig. 50. Here the entire interior of the placode — if one may still speak of it as such — has been converted into leucocytes, and of the original epithelial cells there is left merely a surface-layer, forming a sort of shell around the whole.

The final embryos of this epoch to be described are two of the newer series of 1899. *R. batis* No. 616 (26.5 mm) and No. 629 (27 mm): from the former the figures are Figs. 45 and 46, from the latter Fig. 44. The comparison of these figures with those from embryo No. 443 may be of interest to the reader. Figs. 45 and 46 represent under different magnifications a section through the second left placode, and Fig. 45 also shows adjacent structures. In this in addition to the thymus-placode a piece of a sensory placode of the vagus, with the connected nerve-twig, is seen in close connection with the thymus-placode. This figure will be referred to again in another section, and it may be compared with Fig. 42 already mentioned. It is intended to illustrate how at a certain period of the development the sensory placode becomes topographically closely associated with the thymus one, and how the former in its growth pushes its way along the latter. Fig. 46 reveals things similar to those already described in previous embryos, and, therefore, its detailed description may not be called for.

Summing up the characteristics of the anterior thymus-placodes during this period, they are: epithelial cells are still largely represented, especially at the two ends of the placode, but also elsewhere; many of the epithelial cells are taking on the characters of leucocytes; many others have already done this; leucocytes are more numerous in the placodes than in earlier embryos; their emigration singly may still be readily observed, but there is an undeniable tendency exhibited for the single passage to give place to a migration from the placodes in numbers. As will be seen, the process here in initiation is especially typical of the following epoch in the history of the anterior placodes.

## VII. The Thymus-Placodes in Embryos of 28—36 mm.

In the description of this epoch of the development eight embryos will be made use of. This number, once more, is but a selection out of those between 28 and 36 mm in the collection. The topographical conditions are as shown in text-figure G. In the plates there are figures from all eight embryos, but in certain cases only of one or two sections from a particular embryo. Owing to the now much larger sizes of the placodes the number of sections through each one is pretty numerous, indeed, on the average this will not be less than ten through each of the anterior placodes.

Twenty of the figures belong to this period; and, as they are really only samples of about 800 similar sections, their number may not appear too great. But in order to restrict somewhat the total of the figures, one plate of drawings, chiefly of consecutive sections, has been rejected. Only of two of the eight embryos, Nos. 206 (28 mm) and 209 (34 mm) will the appearances seen be described at all in detailed fashion.

An embryo of 28 mm does not present much advance on one of 25 mm in the sum-total of its characters. The external gills are still very short, the lateral line reaches perhaps half way along the pectoral fin, and the unpaired fins contain mesoderm.

The figures from *R. batis* No. 206 are Figs. 18, 25, 27, 28, 29, and 30. Except Fig. 25 all are from the left side of the body. To the various thymus-placodes belong: to 1 Fig. 28, to 2 Fig. 29, to 3 Figs. 18 and 30, to 4 (right) Fig. 25, and to placode 5 Fig. 27. The positions of the sections figured may be gathered from the description of plates. Some at any rate of these figures will recall to the reader things already witnessed in embryo No. 443. Of these may be specially named Figs. 28 and 30. These two figures, of sections of the first and third placodes respectively, both show nests of leucocytes. The nests lie well towards the central portions of the placodes, and their dorsal and ventral ends, if not free from leucocytes or cells becoming such, are still largely made up of epithelium. Single leucocytes in emigration are still seen, thus in Fig. 28, but now this process is rapidly making place for the emergence of leucocytes in crowds. This is well seen in Fig. 30, where there are two such breaks in the inner contour of the placode, and by these the leucocytes of two or more nests are being passed out into the surrounding mesoderm. Here and there, as in Fig. 30, cells taking on leucocytic characters

are seen, and quite apart from other facts and factors, the existence of these is sufficient to negative any suggestion, that the leucocytes are immigrants, and not emigrants.

Figs. 18 and 29 reveal very similar conditions. The remaining two figures, Figs. 25 and 27, passing through the fourth and fifth placodes respectively, are of interest as demonstrating the lesser degree of development of these. The latter are still almost entirely epithelial, and, indeed, their degree of development is not greater than it is in the first and second placodes of an embryo of 18—20 mm. Both placodes contain leucocytes and cells becoming such, especially in the dorsal portion of the placode, and in both single leucocytes in the act of emigration are to be found. As will appear, this period marks a turning-point in the history of the placode.

*Raja batis* No. 209 measured 34 mm. The olfactory pit is still widely open. In the eye there are no signs of eye-muscles, no pigment-formation, no optic nerve. The auditory organ is still a simple sac. Procartilage is forming on each side of the notochord in the head-region. The lateral line reaches some little distance into the genital region. The spiral valve is small, and there is a much-budded rectal gland.

The figures from this embryo are: from placode 1 Fig. 17, from 2 Fig. 51, from 3 Fig. 67, from 4 Fig. 48, while in Fig. 13 a small portion of the 2. right placode is given under high magnification. As revealed by the figures of the three anterior placodes, most of their component cells are now leucocytes, and epithelial cells are largely restricted to the basal portion of the knob-like structure. In the 4. (Fig. 48) and 5. placodes epithelial cells are more in evidence. In all large nests of leucocytes are the predominant feature of the placode, and leucocytes are now seen, in practically every section through these structures, emigrating in numbers by breaks upon the contour of the placode. One such break has been depicted under high magnification in Fig. 13. To this period belongs also Fig. 56 from embryo No. 214. This reveals under very high magnification ( $2/3$  of 2500) the emigration of one leucocyte from the placode.

The other figures from embryos of this epoch are Figs. 52, 53, 57, 68 and 69, and these again show phenomena in other embryos like those already described. Figs. 68 and 69 are from haematoxylin preparations, and interesting though they be, the reader may also gather from them, that for the study of leucocytes this reagent is not a particularly good one.

The process above described, of the emigration of leucocytes by breaks in the placode, goes on for a long time without abatement. Further details of it may be given in two further embryos, but it may be added, that it is seen in all embryos of 29 to 42 mm. In the following only those sections, which lie well within the placode, and near its central portions, will be noticed. Tangential sections near its anterior and posterior ends also exhibit the same phenomena, but for obvious reasons it is better not to rely upon such. The first section to be noted is the fifth out of ten (transverse to the long axis of the embryo), passing through the first placode of the left side. The inner boundary of the placode, destitute as yet of any enclosing membrane, is intact and even except at two points. At one of these to the dorsal side there is a small break, and one or two leucocytes are wandering out. At the other, which occupies a good portion of the lower inner surface, there is an extensive break, and leucocytes are wandering out en masse. In the mesoblastic region just beyond the placode there are comparatively few mesoblastic cells, but this space is occupied by great numbers of leucocytes, as in Figs. 40 and 41.

In a single section upwards of a hundred of them can be counted. Numbers of them lie closely along the wall of the anterior cardinal vein, which runs a little internal to the placode. This tendency on the part of leucocytes to attach themselves to the walls of vessels and capillaries is as characteristic of them in embryonic life as later on. Many of them are already in the blood itself, not only here in the section, but in other parts of the body also. A rapid infiltration of the blood and of the mesoblast of all parts of the body is taking place. This process, of course, began much earlier. A section, the fifth of eleven, through the 2. placode of the same side shows practically the same things, but in the portion of the blood-vessel sectioned the leucocytes are rather more numerous.

These breaks for the emigration of leucocytes are very characteristic of all the ten placodes of all *Raja*-embryos of 28—42 mm in length. As an instance, the evidence afforded by the drawings of seven consecutive sections through the 2. right placode of an embryo of 33 mm (*R. batis* No. 214), may be cited. In the first section there is one break, in the second there are two, in the third, fourth, fifth, sixth, and seventh there is one large break in each section, and in some of them single leucocytes are emigrating here and there.

It would unduly increase the size of this memoir to give an account of the emigration of leucocytes from the placodes of all the specimens, for the results are based upon the study of more than twenty embryos of sizes from 28 to 42 mm. In almost every section through every placode of all the embryos there are breaks, and it is quite out of question to suppose for a moment, that they are artefacts. All the breaks were in existence before the sections of any given embryo were made, for all the leucocytes, like other structures in the embryo, are firmly fixed to the glass by the albumen employed. And, indeed, I have yet to see a skate-embryo of 28—41 mm, in which such breaks in the anterior placodes are wanting. Considering the number of sections passing through each of the placodes, the mere recital of all the breaks of, say, but a dozen embryos would itself occupy much space.

But the evidences of the emigration of leucocytes from the thymus-placodes of *Raja*, as afforded by my sections, are quite overwhelming. And, since opposed to the facts here recorded there are but the hypotheses of more than twenty years ago, which, moreover, have never obtained any basis of fact in their support in the interval, for these reasons the facts and figures here given may suffice.

### VIII. The later History of the Thymus-Placodes.

#### Embryos of 37—70 mm.

Of this period of the development, culminating in young skate of 7 cm, with one exception (Fig. 55) there are no figures in the plates. The placodes of earlier embryos no longer deserve to retain this name, for they gradually become thicker and thicker, and, finally, in embryos of 42 mm onwards they project inwards as long pear-shaped structures. As DOHRN (1884) has already noted, of the 5 thymus-elements of each side in *Raja* the 4 anterior ones attain respectable dimensions, the 5. remains small. This is best observed in longitudinal vertical sections, thus, in *R. batis* No. 252 (58 mm) of the 5 elements the 1. and 2. are large, the 3. and 4. smaller, while the 5. is very small. Although this is the case with the last element, it is also in fact a miniature edition of any of the other 4, and one can follow in it all the changes, through which the others pass.

For this reason, and because of its minuteness, it had been intended to have illustrated the later history of the thymus-elements

by figures from the fifth, but the pressure of other, and to me now far more interesting, work has prevented the carrying-out of this plan.

Since in the earlier embryos, last described, considerable progress has been made in the histogenesis of the thymus-elements, their later history calls only for brief description.

The general characters of a *Raja batis* embryo of 34 mm have already been given, and the following account may be prefaced by a few words as to the characters of embryos of 45 and 54 mm, and of a young skate of 70 mm.

*Raja batis* No. 237 measured 45 mm in the preserved condition in 90 % alcohol. The dermal sense organs of the head-region are deploying from the neuro-epithelium, but they do not yet reach the snout. Fibres of the eye-muscles are in formation, lens-fibres almost fill the cavity of the lens, the retina is in part slightly pigmented, the fibres of the optic nerve reach the brain, and there is a slight chiasma. In the olfactory organ there is a double row of olfactory folds, about 12 in each row. The naso-buccal groove is partly formed. The semicircular canals are arising. There is a slight deposit of cartilage on each side of the notochord in the head-region. Cartilage is also in formation in the trunk around the notochord. There is a distinct well-developed cartilaginous shoulder-girdle, and cartilaginous basalia enter the fin. The stomach is formed. The spleen is indicated as a slight projection of the mesentery. The pancreas is formed. The germinal nidus projects inwards on each side. The Müllerian ducts are partly formed. The cloaca is closed.

*Raja batis* No. 245 measured 54 mm. The sense organs do not yet reach the snout. Ampullary tubes are beginning to arise. The retina is rather more pigmented, perhaps for a fifth of its extent. The naso-buccal fold is established. The semicircular canals are almost complete. The upper and lower jaws are beginning to be cartilaginous. In the trunk there are slight deposits of cartilage on each side of the notochord, but these are not at four points as in *Scyllium*. There are slight procartilaginous neural arches. In this, a potential female, the Müllerian ducts reach far back. The spleen is still a mere fold of the mesentery. The Wolffian ducts do not open into the cloacal chamber, and the cloaca is closed.

*Raja batis* No. 255 measured 70 mm. Ampullae are developing. The eye-muscles are formed. The lens-cavity is almost obliterated, there is an optic chiasma, and the optic stalk is almost solid. A cartilaginous olfactory capsule is in course of origin. There are many

olfactory folds. In the hypophysis there is obvious budding. The semicircular canals are complete, and a cartilaginous auditory capsule is arising. Cartilaginous centra and cartilaginous neural arches are in formation. The upper and lower jaws and the branchial arches and their rays are cartilaginous. The degeneration of the transient nervous apparatus is commencing. Trabeculae are forming in the spleen. The first scales are in course of origin, and in the jaw there is a dental ridge. The sex is announced by differentiation of the testis. The cloaca is open for a few sections.

In the cases last described it has been seen, that in embryos of 33—36 mm epithelial cells are restricted to the bases of the "placodes" next to the gill-clefts. In an embryo of 37.5 mm (No. 219) still fewer epithelial cells are present. The migration of leucocytes is not very actively going on. There is as yet no capsule for each element and no vessels enter it.

In an embryo of 42 mm (No. 227) very much the like conditions prevail, and in this instance the leucocytes in the thymus-elements are evidently in active division.

In *Raja batis* No. 229 (43 mm) the epithelium at the outer side of each placode, i. e., that of the gill-cavity, is growing over the point of attachment of the element as over a wound. No blood-vessels yet penetrate the structure, but a connective tissue-capsule is beginning to form.

In *Raja batis* No. 237 (45 mm) the growth of the epithelial membrane, above referred to, is complete, and, thus, for the first time each element is shut off from the gill-cleft, but it is still attached. There are practically no epithelial cells left at the base of each element, which now presents marked indications of lobulation. Connective tissue is commencing to penetrate it; and, while it as yet contains no blood, one or two capillaries have formed around it.

In *Raja batis* No. 245 (54 mm) each element is still attached by a narrow stalk (Fig. 55). As shown in this figure, here and there in the pharyngeal epithelium there are scattered leucocytes some little distance from the thymus-element, but there is no evidence of their origin here. Each element is washed by a network of blood-capillaries. There is a well marked capsule, which here and there sends in a septum. There are still no capillaries within the thymus. Emigration has become more difficult, but there are plenty of leucocytes in the meshwork of the capsule, and these wandering cells now seem to make their way through this to reach the blood-capillaries. The septa

within the thymus are not very numerous, but they penetrate it completely, cutting it up into little blocks. The external lobulation is not so pronounced as in the next case, where it is very marked. An embryo of 60 mm (No. 100) is in all respects like that of 54 mm.

*Raja batis* No. 255 measured 71 mm. The elements are now freed from the epithelium of each cleft. The capsule is better developed than in the younger specimens, but it would still seem to permit leucocytes to wander out singly. Indeed, it may be suspected, that this emigration of leucocytes is never entirely prevented by the capsule, even in adult specimens. The lobulation is marked, and the connective tissue septa are well developed. Here and there obvious blood-capillaries pass along the septa into the thymus. These, of course, afford much more efficient opportunities for the transport of leucocytes to all parts of the body.

Beyond this point it is not proposed to carry the account of observations, although in the collection there are young fish up to those of 19 cm, which have only quite recently left the egg-capsule. A selection of these has been studied, but the thymus of No. 255 is quite like that of a newly hatched skate.

In these older specimens and in adult skate I have never come across epithelial elements in the form of HASSALL'S concentric corpuscles. As elsewhere (1900, II, p. 570) already stated, it is neither affirmed nor denied, that such bodies may obtain in old skate; but in default of any means of identifying such an animal and determining its age, the quest would be a hopeless one, and it may fitly be left to those, who believe the degenerate structures known as HASSALL'S concentric corpuscles to be of morphological, if not of physiological, importance.

In the foregoing account of observations the writer has, to the best of his ability, endeavoured to confine himself to statements capable of proof, and he believes, that none have been made without at the same time the production of the evidences. This has been the attitude towards the thymus and its problems uniformly adopted by those, who with the writer maintain, that it produces leucocytes from its original epithelial cells. The other view, to wit, that the leucocytes of the thymus have wandered in from the exterior, and that its original epithelial cells give rise to concentric corpuscles, has from start to finish, as will be shown in another chapter, been based solely on reiterated assertion without any real attempt at proof.

Since MAURER (1899, 1, p. 156) deserted the standpoint maintained by him for so many years, and adopted that originally due to KÖLLIKER, one must go back nearly 11 years in the history of research upon the thymus to find an investigation, in which the ideas of STIEDA (1881) and HIS (1885) are advocated. All recent observers agree in emphasizing the correctness of KÖLLIKER's original conclusion, and, as SCHULTZE (1897, p. 381) earnestly urges: "Es ist, nachdem KÖLLIKER schon vor langer Zeit die Art der Umwandlung des epithelialen Organs in ein bindegewebiges so zu sagen klar ausgesprochen hat, nunmehr Zeit, dass man sich, frei von Vorurtheilen und Schematismus bezüglich der Leistungsfähigkeit und Bedeutung der Keimblätter, nicht verhehlt, dass hier epitheliale Zellen von noch hochgradiger Differenzierungsfähigkeit die von uns als Bindegewebszellen betrachteten Elemente bilden, und dass epitheliale Drüsenschläuche direct zu 'Lymph-follikeln' werden."

The writer, indeed, goes further than SCHULTZE and any other observer in stating, not only that the production of leucocytes is a function of the thymus, but also that it must be regarded as the sole original source of all the leucocytes of the body. This latter conclusion he believes to be a legitimate inference from observations upon a peculiarly favourable material and from certain other considerations, already advanced elsewhere, and to be once more mentioned in the following pages.

Undoubtedly, the thymus of *Raja* is the first source of its leucocytes, and from the nature of the case a proof of the existence of one or more others is impossible.

### IX. The History of the spiracular Thymus-Placode.

A new feature of interest to the embryologist, revealed by the present research, is the existence in *Raja* of a spiracular thymus. Such a structure has been searched for before, not only by the writer, but also by others. One observer, VAN BEMMELEN, has actually described it, but its rudimentary and somewhat variable characters were probably the things, which led him to reject its thymus-nature. This will not appear at all astonishing; for, as the following description of its history will reveal, it is only by a complete knowledge of its development that its true nature can be elucidated.

To the structure, identified by me as the spiracular thymus, VAN BEMMELEN (1885, p. 174 etc.) gave the name of "the ventral follicle of the spiracle". It will be so described here, although it does not lie

at the ventral side of the spiracular pouch, but, on the contrary, at its dorsal anterior portion. The reason it was termed ventral by VAN BEMMELEN was to distinguish it from a more dorsally-lying body in certain Elasmobranchs. On p. 174 he gives an account of its structure and position. It has, according to him, the form of an oval vesicle, made up of high columnar cells, and which is connected with the wall of the spiracle by a narrow stalk, either solid or with a narrow lumen. Its position in several Elasmobranchs is recorded. The period of its appearance is stated to be that, at which cartilage first begins to be formed in the embryo. Its development as an outgrowth of the dorsal wall of the spiracular cleft is described. As will be seen, I have nothing to add to this portion of VAN BEMMELEN'S account, which so far as it goes is quite correct. He noted, that it appeared to undergo little change at later periods, and that in some forms it probably disappeared, certainly this was so in *Acanthias*.

As to its nature, on p. 177 he writes: "Dass das Bläschen ein rudimentäres Organ ist, scheint mir unzweifelhaft. . . . Seine Entstehungsweise hat erstens gewiss einige Aehnlichkeit mit den ersten Entwicklungsstadien der Thymuswucherungen an den übrigen Kiemen-spalten." This comparison he then proceeds to justify by pointing out resemblances in mode of development between the structures in question. But, finding important differences, he finally decides, that the thymus-nature of the spiracular follicle is improbable, and further on he inclines to regard it as a rudimentary gill-cleft.

Although in my first paper upon the thymus the actual existence of a spiracular thymus could not be established, it was recognised, that probably VAN BEMMELEN'S follicle represented such a body. It was written there: "I incline, certainly, to the view, which would consider both the vesicular follicle of the spiracle and that of the angle of the mouth as possibly the rudimentary equivalents of thymus-elements of these parts. At any rate, the whole history of these structures harmonises with this supposition" (1894, p. 478).

With the writer the quest after the spiracular thymus in the course of the present research lasted long before resulting in anything very definite. While investigating the early development of the gill-clefts and associated structures, the spiracle itself often came under review. And it appeared remarkable, that, while its origin and much of its later history were those of a typical gill-cleft and arch, while what appeared to be the equivalent of a thymus-placode was easily defined in embryos of 6 mm and upwards, in later periods no evidences

of a real thymus-element could be encountered. And this remained the position of affairs, until some time after all the chief points of the present work had been established. Thus it came about, that only by the aid of the facts of the development of an ordinary thymus-placode into a thymus-element was the true history of the spiracular thymus to be cleared up.

In the last of the plates there are six figures (Figs. 61—66) of the spiracular thymus from as many different embryos of various periods. It would have been easy to have greatly increased this number, or to have worked out a monograph upon the spiracular thymus alone. The six figures are typical of the chief points encountered in its history, and they may be said to establish beyond doubt the morphological nature of the structure in question.

In the original note (1900, I) upon the spiracular thymus it was stated, that the earliest embryo, in which in the placode of the hyoid cleft leucocytes had been seen, was 28 mm in length. Since then they have been found in others of similar dimensions. The early history of the spiracular placode is exactly like that of any other of the placodes. The differences between it and them being that it for a long period only increases in extent or area, and that leucocytes are formed within it only at a late period, or, if they arise earlier, their number is so small as to enable them to elude observation. In the latter respect there is some resemblance between this placode and that of the last cleft.

As to the precise epoch, at which leucocytes appear in the spiracular placode, no definite statement can be made. All that can be said is, that to all appearance no leucocytes are formed within its epithelium in embryos earlier than those of 25 mm. Owing to its rudimentary character it is, perhaps, not unlikely that sometimes they may only appear much later.

As is well known, the spiracular cleft attains much larger dimensions than the true branchial clefts during a period of the early development. And later on it undergoes a considerable reduction. Whatever else be concerned in this increase in size, the placode certainly shares in it. It attains a very considerable area, even in embryos of 25 mm. For this reason in Fig. 61 from embryo No. 443 only a portion of it has been drawn. As this figure shows, it is made up of one layer of columnar epithelial cells, and among these one or two leucocytes are seen. Abutting upon the dorsal edge of the placode is the sensory placode of the hyomandibular nerve. This latter is

even more prominent in the next figure, Fig. 62. This is from an embryo of 27 mm. The simple epithelium of Fig. 61 is now becoming more complex, in that increase in thickness is taking place, and greater numbers of leucocytes are in formation. There are more leucocytes within the epithelium, and in each section of the placode there are from four to six in the mesoderm to its inner side. Very similar conditions are met with in Fig. 63 from an embryo of 28.25 mm. From this epoch up to embryos of 54 mm there are no figures in the plates, because the placode for another prolonged period undergoes little change, beyond increase in area.

In embryos of 42 to 45 mm the leucocytes within the epithelium are more numerous than in embryos of 27 to 28 mm, but they are still not abundant. The epithelium itself is hardly more complex, but its area is greater, a change furnishing a key-note to a point in its later history. In an embryo of 54 mm (No. 245), as depicted in Fig. 65, the spiracular thymus is not more complex as a whole than the thymus-placode of the first branchial cleft of an embryo of half the size. As the figure reveals, it has fourfold the thickness of the simple epithelial spiracular thymus of a 27 mm embryo, but there are not four definite layers of epithelial cells. Its inner and outer sides are bounded by well-marked epithelial layers, while its interior is filled by epithelial cells, lying in all sorts of directions, and here and there a single leucocyte, or a small group of such, is seen. In addition, as in the other thymus-elements of this period and size, there are blood-capillaries (Fig. 65 *v*).

To this period, and from another embryo only 2 mm larger, belongs Fig. 66. Whereas the former figure was from a series of transverse sections, the present drawing is taken from a series of frontal (horizontal) sections. The placode is thicker — nearly as thick again — but at the same time more circumscribed. Here the increase in area was evidently lacking. It is bounded everywhere by epithelial cells, but in its interior such epithelial elements are entirely wanting. This is made up of leucocytes, and here and there connective tissue trabeculae and blood-capillaries are met with, as in the other thymus-elements of this period.

A complete contrast is afforded by the conditions in a young skate of 7 cm (No. 255), and this vividly recalls VAN BEMMELEN'S description<sup>1)</sup> of the spiracular follicle. In this case on both sides of

1) In several *Scyllium canicula* of 33—39 mm I have found a spiracular follicle, exactly like that described by VAN BEMMELEN. It

the body the spiracular thymus is represented by a conical structure, possessing a central lumen, as stated by VAN BEMMELEN, and projecting into the mesoderm. As in the follicles examined by this author, the structure is largely epithelial. No trabeculae are developed within it — in marked contrast to the follicle in embryo No. 239 — but it contains one or two blood-capillaries, and here and there a few leucocytes. The abrupt apex of the cone is made up of a single layer of much elongated epithelial cells, among which leucocytes are found; the broader base exhibits two and then several layers of such epithelial cells. The lumen has become broken up into two portions by the proliferation of epithelial cells into the cavity. Ordinary covering epithelium has grown over the base of the structure, as in the cases of the other thymus-elements; indeed, it was noted that the process began at the like period — a phase younger than this — in the thymus-elements of all the clefts and also in that of the spiracle.

If the nature of the spiracular follicle fell to be determined by the study of but such cases as the present one, its thymus-character might well be open to grave doubt. The pictures before VAN BEMMELEN probably resembled that given in Fig. 64, and he was not so fortunate as to obtain one like Fig. 66. The latter, along with a number of others not drawn, is, however, decisive.

From the comparison of several embryos, including those figured, the conclusion is warranted, that in the later stages of its history the spiracular thymus may develop after one or other of two modes. In some embryos it forms a compact mass, comparable to any of the other thymus-elements of *Raja*. In others the original placode grows and spreads out as a rather large flattened plate of a single layer of cells. Later on in the latter this plate becomes invaginated, forming a conical structure with a central lumen, as in embryo No. 255. In the former cases in the later period of the development there is no cone, because the invagination is lacking, but instead thereof there arises a thick knob-like structure, resembling an ordinary thymus-element of *Raja*. As elsewhere pointed out at length (BEARD, 1900, I, p. 362), this difference is of interest, because it corresponds to a like divergence, witnessed in the development of the ordinary thymus-elements of *Raja* and of *Scyllium*. The details of the comparison will

---

had the form of an oval elongated vesicle, attached by a delicate stalk, and composed of a single layer of epithelial cells. In one or two cases there were a few leucocytes in the epithelium.

not be repeated here, and the reader may be referred for them to my original communication upon the spiracular thymus of *Raja*, cited above.

From the observations here recorded upon the structure, identified as the thymus-element of the spiracle in *Raja*, it is seen to agree in its history with an ordinary thymus-element in the following points:

- 1) It arises as a placode of the gill-pouch, and with the rupture of this latter it comes to be "epiblastic" in position.
- 2) In later phases, corresponding to those in which the like happens to an ordinary thymus-element, its base acquires a covering of ordinary epiblast.
- 3) In some cases, if not in all, connective tissue septa grow into it.
- 4) Blood-capillaries penetrate it.
- 5) Its epithelial cells give origin to leucocytes.
- 6) At a later period it becomes more or less constricted off from the branchial epithelium, but, apparently, unlike an ordinary thymus-element, not completely. In this latter respect it resembles the thymus-elements of *Gasterosteus* (MAURER), and of *Petromyzon*, which, according to the researches of SCHAFFER (1894) never become separated from the branchial epithelium.

That is to say, except in the trifling final point, it passes through all the evolutions of a true thymus-element.

In the final phases of the body here dealt with, it corresponds in structure and position with VAN BEMMELEN'S ventral follicle of the spiracle. From his account already cited it appears clear, that VAN BEMMELEN'S researches upon it begin at about the period where mine cease, or that the latter reach to the point of its highest degree of development. It is strange, though not inexplicable, that he found no leucocytes within it. This failure may be due to their possible absence in it in later phases, or it may have arisen from the poverty of the material of *Raja* at his disposal. And, as already stated, though he does consider in detail the evidences pointing to its thymus-nature, he finally rejects these in favour of the supposition, that it may represent the rudiment of a gill-cleft.

Undoubtedly, the spiracular thymus of *Raja* is a rudimentary structure, of more morphological than physiological import.

It is of interest in many ways. Its presence realises the theoretical number of thymus-elements in the existing gill-region of *Raja*. And at present it places *Raja* in the position of being the vertebrate

animal, in which the greatest number of thymus-elements has been recorded<sup>1</sup>). Moreover, it throws, I think, new light upon various researches as to the number of thymus-elements in certain animals, beginning with those of DE MEURON (1886) and ending with the recent ones of F. LIVINI (1902). There is no wish on my part to depreciate these investigations in the least, but in one important point they lack completeness. In none of them is it proved, that in connection with the remaining gill-clefts or pouches at some period or other of the early development rudimentary thymus-elements do not exist. Therefore, these researches afford no information as to the maximum number of thymus-elements, laid down in the particular forms, of which they treat. What they reveal is in connection with which cleft or clefts persisting well-developed thymus-elements are found. Apart from these there may be thymus-placodes, which either never become anything more than mere epithelial plates, or from which a few leucocytes may be formed at some early period of the development, and then the structure may disappear. It is quite conceivable, that, for example, the spiracular placode might never get beyond the condition, shown in embryos of 28 mm of *Raja*, in some other fish.

In this way, and thus only, the sudden appearance of an accessory thymus-element in some individual of one of the higher animals becomes explicable.

### X. Thymus-Placodes and sensory Placodes.

As pointed out in preceding pages, and as shown in several of the figures, thus, in Figs. 42, 45, 61 and 62, the sensory placode in its growth ventralwards enters at certain periods into close topographical relationships with the thymus-placode of the same arch. As will presently appear, this fact was first noted, but wrongly interpreted, by FRORIEP (1891). His mistake has reflected rather seriously upon previous correct results of mine, and for this and certain other reasons, to be subsequently developed, the present opportunity of discussing matters concerning the branchial or lateral sense organs is welcome.

Many years ago (1885) from its typical position, on the level of the notochord and immediately above the branchial cleft, the original foundation of a portion of the system of lateral sense organs, what

---

1) With the exception of the lamprey, where according to SCHAFFER'S researches there would be seven pairs of thymus-elements.

VON KUPFFER has happily termed the sensory placode, was by me named the "branchial sense organ". Looking now at text-figure H (page 447), I must still hold, that just as the thymus-placode is one component of the complex termed a gill-arch and cleft, so the sensory placode is another. And, exactly as the thymus-placode was perhaps originally a structure, whose primary function was the production of leucocytes for the protection of the two half-gills from bacteria etc., so the sensory placode had originally some function of a sensory kind in connection with the said gill-arch and gills.

For a time after 1885 the system of the branchial sense organs encountered little opposition. But in 1891 FRORIEP (1891, p. 60—65) from investigations upon *Torpedo*-embryos came to different and erroneous conclusions. His embryos, at least those treated of in the paper, were mainly of late periods, and possibly they did not form a continuous series. As a preliminary to the description of his own observations, he writes: "BEARD, welcher nach ihm [i. e. VAN WIJHE] die Selachier wieder untersuchte, hat die Kiemenspaltenorgane nicht bestimmt von den Seitenorganen unterschieden, sondern beide zusammengeworfen."

He then proceeds to furnish proof of this by the account of his finds in *Torpedo*, beginning with an embryo of —12 mm! In his text-figure 5 it is shown for one of the branchial nerves, that it is connected with epidermal thickenings at two points, one above the level of the notochord and labelled by FRORIEP "Seitenorgan" (lateral sense organ), the other immediately dorsad of the cleft and termed by him "Kiemenspaltenorgan" (gill-cleft organ).

In FRORIEP's sense the observation is incorrect, as ANTIPA afterwards pointed out, but there is a fusion of nerve and epithelium in this region, as ANTIPA also recognised. At certain periods the branchial ganglion or nerve — speaking in a wide sense — is united to the epiblast, i. e., to placodes within this, at two points. This holds for certain of the arches at least, thus, in particular for the hyoid and first branchial. In passing, it may be noted, and detailed reference thereto reserved for a later page, that the same "Verhandlungen" contains observations of VON KUPFFER's of twofold connections of cranial nerve or ganglion with the skin in *Ammocoetes*.

FRORIEP's dorsal "contact" is in fact concerned in the formation of lateral sense organs, as was recognised by him. The ventral one he brings into connection with the thymus, and writes: "der Umstand, dass bei Selächierembryonen die Thymusbildung von dem Kiemen-

spaltenorgan ihren Anfang nimmt, ist für die Beurtheilung des letztern immerhin von Wichtigkeit" (! ?).

The immediate effect of FRORIEP's observations and conclusions was to banish the branchial sense organs to the limbo of things non-existent. Soon after then AYERS (1892), although he had accepted my work as correct in the earlier part of his memoir, in the latter portion on p. 314 wrote as follows: "As FRORIEP has shown the ectodermal thickenings which BEARD described as giving rise to the lateral line organs have in fact another fate. The genuine lateral line organs escaped BEARD's observation<sup>1</sup>) (!), and in consequence BEARD's conclusions as to the homology of the vertebrate auditory organ are incorrect"<sup>2</sup>).

Other writers, for so far as I am aware beyond ANTIPA, and, of course, DOHRN, no-one else has troubled to look into the actual facts for himself, have simply taken FRORIEP's errors as established facts, and have used them to good purpose! Thus GORONOWITSCH. This writer in an attack upon Miss PLATT's ectodermal origin of cranial cartilages, when referring to the ectodermal thickening behind the eye, and identifying it as one of the "FRORIEP'schen Anlagen" (cui bono?), dogmatically writes: "Die FRORIEP'schen Anlagen, welche wir von den nicht existirenden 'branchial sense organs' von BEARD scharf unterscheiden müssen, sind räthselhafte Gebilde, welche aber, wie es scheint, eine grosse Rolle bei der Entwicklung wahrer Ganglien spielen müssen" (1893, p. 255). The logic and the earnestness of this passage are quite instructive. It contains the following statements of supposed fact: BEARD's branchial sense organs are non-existent, the FRORIEP'schen Anlagen are problematical structures, and they must play an important part in the development of true ganglia.

It would be interesting to learn whence GORONOWITSCH got his exact knowledge as to the non-existence of the branchial sense organs.

---

1) This is, perhaps, intended by AYERS to be an English version of what he supposes FRORIEP to have said. It is anything but a fact. The structures, dealt with in my work of 1885 upon the sense organs, do become the lateral sense organs of the adult, and no-one with any practical knowledge of Elasmobranch development can doubt it.

2) A remarkably illogical statement for one to make, who had accepted my account in the earlier pages of his work, and who had actually confirmed and extended the conclusion. If my conclusions as to the homologies of auditory organ and lateral sense organs were incorrect, the error would be fully shared in by the like ones of AYERS.

Certainly, he himself has even now published no observations establishing this impossible proof. On the 5. page of my paper on the branchial sense organs (1885) he will find these words, which would appear to have escaped his notice: "The branchial sense organs, are those sense organs, which have usually been called organs of the lateral line, and were formerly called 'segmental sense organs' by me." And so on, the rest of the passage is concerned with the reasons why the old terminology was given up, and a new one suggested.

As the above passage shows the term "branchial sense organs" to be merely another name for "lateral sense organs", GORONOWITSCH's statement is absurd, unless I had mistaken some other organs for lateral sense organs, which neither FRORIEP nor any other observer has yet attempted to prove. GORONOWITSCH's second and third statements are difficult to reconcile: if the "FRORIEP'sche Anlagen" are problematical, it is difficult to see how it should be known, that they play so important a part in the development of what GORONOWITSCH terms true ganglia. Objectively regarded, it is patent, that GORONOWITSCH's prolonged and minute investigations into Teleostean development have failed to furnish him with that elementary insight into the morphological problems of the cranial ganglia and sense organs, which the careful examination of even a bare half dozen Elasmobranch embryos of the right ages would have yielded.

So far as AYERS and GORONOWITSCH are concerned, my observations stand just as they did, when first published, quite apart from the repeated confirmation and extension they have undergone at the hands of Prof. DOHRN. Against their accuracy these zoologists and others have merely reiterated assertions to offer without the vestige of an attempt at proof.

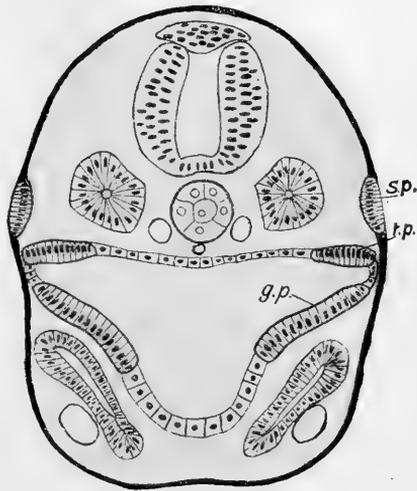
FRORIEP's apparently contradictory results did not wait long for refutation. ANTIPA (1892, p. 690—692) showed, that in fact the connection of the cranial nerve or ganglion with the thymus-thickening, identified wrongly by FRORIEP as equivalent to his "Kiemenspaltenorgan" of mammals, had no existence. ANTIPA's observation, which if need be can be confirmed by the writer on numerous preparations of *Raja* and *Scyllium*, disposed of the supposed connection between cranial ganglion or nerve and thymus, but it did not in reality attempt to deal with the true ventral connection of sensory placode and cranial nerve.

What led FRORIEP astray was failure to note, that connection of nerve and sensory placode was a different thing from union of nerve and

thymus-placode. He blamed the writer for confusing together branchial and lateral sense organs, but he himself failed to distinguish between sensory placode and thymus-placode.

Why FRORIEF should have commenced his description with an embryo of 12 mm, for *Torpedo* an advanced period, is not easy to understand. Had he from this point traced the developmental history backwards to earlier phases, his conclusions would have been different. In text-figures A—F of the present writing the sensory placode is not shown, either because in the particular section outlined it is not a prominent structure, or because the section contains little or nothing of it. When the text-figures were originally drawn, the sole object in view was the thymus-placode, and there existed no intention of writing anything about the sensory ones.

In text-figure H a schematic section through a gill-pouch is given. The hypoblast of the gut, that of the thymus-placode of each side, and that of the closing membrane will be clearly made out. Below the latter is another modified hypoblastic placode, not hitherto referred to anywhere in the text. Some time back the history of this placode was partly followed, and only the cropping-up of new problems in other directions prevented the completion of this quest. It may be termed the gill-placode (*g.p.*). For whether it be also concerned in the formation of the internal gills — a point not yet determined, as these develop very late — it is certainly the structure, from which the external gills are derived. In the other text-figures its limits are not shown; but, like the thymus-placode, the gill-placode on rupture of the pouch in part wanders outwards and downwards (by extension), and thus comes to take up somewhat of an "epiblastic" position on the gill-arch. At a later period the long external gills of *Raja* are processes of it. As already remarked its full history has not been traced.



H

In the text-figure H another placode is shown above the pouch: this is the sensory placode *s.p.*, or original branchial sense organ. It is

from the growth and extension of this, as described by DOHRN and myself, that a portion of the system of branchial or lateral sense organs is derived. As the researches of the last seventeen years have shown, this placode, which is at first quite small, grows and increases in one or more directions, and the neuro-epithelium of the placode gives rise to nerve-fibres, ganglion-cells, and sense organs.

For many years — 15 at least — the writer has felt convinced, that, in addition to growth to form the ordinary sense organs of the so-called suprabranchial series with their associated sensory nerves, the placode also grows downwards along the gill-arch, to which it belongs, and, therefore, posterior to its cleft.

It is this downward growth and extension, which cause it to abut upon the thymus-placode, as shown in Figs. 42, 45, 61, and 62. No evidences have been found, that it ever pushes its way through the latter; rather they tend to demonstrate, that the sensory placode works past the thymus one along its posterior margin, in order to get on to the arch.

In *Raja* these facts are most easily made out in connection with the placodes of the hyoid and glossopharyngeal arches. Except in the case of the former arch, this downward extension is in ordinary fishes not concerned in the formation of a series of sense organs, but with the production of a sensory portion of the postbranchial nerve.

At some early period or other — when has not been determined, but its establishment would be a matter of ease — the elongated placode breaks up into two portions, in FRORIEP's terminology a dorsal and a ventral one, in VON KUPFFER's a lateral and a epi-branchial. Each of these, of course, retains its original connection with the ganglion, and each may proliferate cells into this ganglion. The result is to furnish pictures like FRORIEP's text-figure 5, or like some of VON KUPFFER's figures in the same "Verhandlungen", or in his later work (1895).

To sum up briefly, after the original union of the neural or chief portions of certain of the cranial ganglia of Elasmobranchs with the sensory placode on the level of the notochord<sup>1</sup>), by extension of the

1) Somewhere VON KUPFFER disputes this as happening at this level; but probably the reason he failed to find it in the lamprey was, that his researches did not go back to an early enough period of the development. In Elasmobranchs the sensory placode is at first strictly on the level of the notochord.

placode and its rupture into two portions, instead of the original "contact" there are two in connection with certain cranial ganglia, one above the cleft and more or less on the level of the notochord, the other at the posterior margin of the cleft, and later more ventrally still. For a time from both ganglionic elements may be proliferated.

While, therefore, as ANTIPA showed, FRORIEP's ventral "contact" with the thymus-placode is merely a topographical relationship during a portion of the development, and never a union of the two, there are two unions with the sensory epithelium. Further consequences may be drawn. FRORIEP, probably rightly, identifies the ventral union — and the real ventral union he failed to see — with that originally described by him in mammalian embryos, and (p. 63) he states the dorsal one to be absent in mammals.

This absence in mammals is explained by the history of the dorsal "contact" or placode in fishes. As is now well known, it furnishes a portion of the lateral sense organs and one or more dorsal or supra-branchial nerves. These sense organs and their nerves are not represented in mammals (EWART), and thus, apparently, not laid down in the embryo. The ventral contact or placode must be present in mammals, because of the persistence of that sensory portion of the postbranchial nerve derived from it. Even in *Torpedo* or *Raja*, except in one arch, the hyoid, this sensory part of the postbranchial nerve does not now innervate sense organs. Perhaps originally it did, hence the mode of development. In one arch it still does so, in the hyoid arch, and in the skate there arises in this way the thickest of all its nerves, the hyomandibular, which innervates what is really a ventral series of sense organs, the hyoid group of ampullae<sup>1</sup>).

From the existence of this double fusion with sensory placodes and from that of a ventral series of sense organs on one arch a further conclusion may be drawn. In a valuable piece of research Miss R. ALCOCK (1898) has furnished details as to the arrangement and innervation of the sense organs of the head of *Ammocoetes*. In this she has shown, that here they are very simply arranged in a dorsal and ventral series, innervated by dorsal (suprabranchial) and ventral branches of the cranial nerves, VII, IX, X<sup>1</sup>—X<sup>6</sup>. From the standpoint of the comparative anatomist her conclusions have been criticised by

---

1) For purposes of argument the mandibular offshoot of this may be ignored.

my friend, F. J. COLE (1898). While in some and very minor points agreeing with COLE, I believe him in the main ones to be simply begging the question<sup>1</sup>). The dorsal series of sense organs in the ammocoete broadly corresponds — and COLE does not appear willing to admit this, to do so would destroy his whole case — to the “lateral” sense organs of the head of ordinary fishes, minus the hyoid group. To them and to the ventral sense organs COLE would deny the right to classification as lateral sense organs, holding, that possibly they correspond to the terminal buds of other fishes.

So far as I am aware, there is no cogent reason why the lamprey, a very aberrant and low vertebrate, should be compelled to conform to the conditions seen in other fishes, such as skate and cod. In other respects in its organisation it egregiously fails to do this. But the crux of the matter is doubtless contained in the answers to the following questions, which may now be put.

1) If some of the dorsal series be lateral sense organs, in what points of minute anatomy do the ventral sense organs differ from them?

2) If the ventral series be not true lateral sense organs, where in the lamprey do the hyomandibular nerve and its sense organs, as they exist in other fishes, come in?

3) In what way are the facts of the development, described by VON KUPFFER, to be explained?

In minute structure dorsal and ventral series apparently agree, and the mode of development in the hyoid segment of both series is the same in the lamprey as it is in the skate<sup>2</sup>). It follows, I think, with a fair degree of certainty, that the system of the lateral sense organs in

---

1) E. P. ALLIS, an observer with a very extensive and minute practical acquaintance with the lateral sense organs and cranial nerves of fishes, describes Miss ALCOCK'S work as “a valuable contribution to our knowledge of the lateral sensory system, differing radically in this with COLE” (in: *Anat. Anz.*, V. 15, 1898—99, p. 376).

2) In his “Reflections on the cranial nerves and sense organs of fishes” (in: *Trans. Liverpool biol. Soc.*, V. 12, 1898) COLE writes: “Further, there is more than a suspicion that embryologists have hitherto been following a Will-'o-the-Wisp, and that the sense organs they have been tracing do not become the lateral sense organs of the adult” (p. 239—240). Is this another variety of the AYERS-GORONOWITSCH myth? From an embryological acquaintance with these structures and with Elasmobranch embryos of all periods of development extending over nearly 20 years, I can assure COLE, that there is not a particle of fact in his suggestion. I quote his words here, because they clearly

the lamprey is in a far lower degree of development, and, possibly, in a more primitive condition, than in any of the other fishes.

Moreover, from the facts laid down above new light is thrown upon VON KUPFFER's masterly researches (1891 and 1895) into the development of the cranial nerves etc. of the lamprey. Hitherto it has not been possible to bring these into agreement with the known facts of other cases. What has for years kept the writer back from a comparative investigation of these matters in the lamprey and skate, (for of the former his collected material goes up to young ammocoetes of 14 mm), has been the difficulty of understanding VON KUPFFER's spinal nerves of the head and his mesoblastic somites. No light would come, and not until the recent great set of DOHRN's "Studien" (1901) appeared, was it clear, that in this respect also the lamprey represented a more primitive condition than some Elasmobranchs<sup>1</sup>).

The lamprey is a difficult material, and it is perhaps too much to expect the learned Munich anatomist to furnish a clear account of all that happens in embryos earlier than those of 4 mm. Had he been able to elucidate the facts here, I believe it would have been seen, that the later double fusion of the chief portion of a cranial ganglion with two placodes of epiblast, epibranchial and lateral respectively, was preceded by a single one on the level of the notochord. For, in fact, from VON KUPFFER's and Miss ALCOCK's researches, the lamprey would appear to have retained, not only the set of sense organs, derived from the dorsal portion of the placode, but also for all the arches the series, formed from the ventral part of the placode. In the skate and some other Elasmobranchs this ventral series is only represented in the development by a ventral neuro-epithelial placode, except in one arch, the hyoid, where the ventral series is retained as the hyoid complex of sense organs.

---

show, that in his view the Elasmobranch sense organs are no better off than those of the lamprey, and that both are embryologically — unknown! Comment is quite superfluous.

1) Without wishing to anticipate the ending of the forthcoming controversy between DOHRN and FROEYER, it may be permitted me to express the view, that the results and conclusions of the former represent an immense advance over those, enunciated by the latter in three recent publications (1901 and 1902). The works of VON KUPFFER and DOHRN bid fair to revolutionize our conceptions of the nature of the vertebrate head.

## XI. HASSALL's Concentric Corpuscles of the Thymus of the Cavy.

The concentric corpuscles, so characteristic of the mammalian thymus of certain periods, do not occur — apparently at any time — in the skate. Or, to put the same thing in another way, neither in embryos, nor in young, nor in adult skate has a single concentric corpuscle ever been seen by me in the thymus. MAURER (1885, p. 170) is the only author<sup>1)</sup>, who has recorded them as existing in fishes (Teleosts). As already elsewhere stated, the single figure given — of three concentrically arranged cells, which may be leucocytes — does not convince one, that the author really had a concentric corpuscle before him. Certainly, if the structure were actually such a corpuscle, in this instance they bear little resemblance to the bodies so-called in the mammalian thymus.

For the sake of completeness, and not because they are essential constituents of the thymus, their absence in the skate, indeed, negating this, it was resolved to work out their origin somewhere or other in the mammals. Several forms were tried. Of these in the rabbit there are no traces of concentric corpuscles as late as the birth-period, when apparently the whole thymus is made up of leucocytes! They are also absent in pig-embryos later than the oldest figured by KEIBEL. Kittens and well-preserved human embryos were not at my disposal. But an excellent object was found in the cavy.

In new-born cavies, and even, as will be seen, at earlier periods, the concentric corpuscles are so large, that in sections stained with eosin they can be seen with the unaided eye. Not only are they here very large, far larger than in any mammal, in which they have yet been described, but in appearance they are very remarkable, and quite unlike any of those things, to which the term concentric corpuscle has yet been applied. If they recall anything, it is the cell-nests of epithelioma. In most courses of histology it is, I believe, the custom to demonstrate the concentric corpuscles on preparations from young children or kittens. As a remarkable contrast to such preparations, sections of the thymus of a young cavy, say of a week or ten days previous to the birth-period, or failing such of new born cavies themselves, may be recommended as worthy of attention.

On finding such an excellent object in the cavy for the study of the development of the concentric corpuscles, it was for the writer a

1) Compare note page 457.

fortunate circumstance, that he was able to investigate them at once in a series of foetuses in the possession of his friend and former pupil, Dr. J. A. MURRAY. These extend from about 22 days to the end of the gestation, 66 days, and they had been obtained by MURRAY for other purposes. For his kindness in placing them at my service my best thanks are due, and may be here expressed.

In late foetuses and new-born cavyies the thymus does not occupy the position taken up by it in front of the pericardium in man and rabbit, etc. Neither are the portions of the two sides fused together, as described, for instance, by KEIBEL in the pig. In certain marsupials SYMINGTON (1898) has recorded the fact, that there the thymus lies partly in the neck and partly in the thorax.

On dissecting new-born cavyies for the thymus Dr. MURRAY and the writer were at first at a loss as to its whereabouts. We saw what for a moment we took to be salivary glands of large size on each side of the neck<sup>1)</sup>. On examining these it was found, that in spite of their large size and unusual position, on each side of the neck some distance behind the angle of the jaw, we had in them the two "thymus-glands" of the cavy.

The forms studied have been specimens of 22, 31, 42, 55, and 66 (new-born) days cavyies. In the 22 days embryo of the critical period there were no traces of concentric corpuscles. In the 31 days foetus, and, of course, in all the later ones, concentric corpuscles were well represented. The period of their first appearance in the cavy, therefore, is somewhere between the 22. and 31. days. It had been intended to have obtained foetuses of this period, in order to establish the exact epoch, but two considerations put an end to this idea. As the cavy-preparations studied amply proved, the concentric corpuscles are degenerate structures, of no morphological importance, and they only appear in the cavy long after most of the original epithelial cells have been converted into leucocytes. Soon after this had been established, the facts, concerning the degeneration of certain germ-cells, as elsewhere recorded, were made out, and in the light of these there seemed no great unlikelihood of the degeneration of leucocytes, owing to pluripolar mitoses, by the formation of cell-nests or concentric corpuscles.

---

1) It was only afterwards noted, that WATNEY in his memoir, cited on a later page, had recorded this position of the thymus in the cavy. He neither figured nor described the concentric corpuscles in this animal.

And, finally in the 31 days foetus, while it showed concentric corpuscles in one lobe of the thymus (Figs. 58 and 59), the rest of the organ contained none.

It was, therefore, resolved to carry no further a useless quest, which, notwithstanding the assertions of STIEDA ('81) as to the concentric corpuscles, could lead to no useful results, and would be but waste of time. After all the labour on the thymus of the skate, on the concentric corpuscles of the cavy, after all the results of the researches of KÖLLIKER, PRENANT, SCHULTZE, MAURER, the writer, and others, further attempts to refute a statement, which, as will be shown anon, never had a better basis than an hypothetical one, seem uncalled for. What may be demanded, however, is the production by STIEDA of some evidence beyond mere assertion of the accuracy of his conclusion of 1881. If there be anything in his hypotheses — and nothing is more certain than their baseless character — with the information as to the cavy contained in the present writing, it ought not to be difficult for STIEDA, or for one who maintains his thesis, to produce a tardy, but necessary, proof of the same.

As the 22 days embryo throws no light whatever upon the concentric corpuscles, it need no further concern us. Sections of the thymus of each of the remaining foetuses were stained in two ways, with picrocarmine, and with haematoxylin and eosin. The latter was the more useful, for eosin stains the concentric corpuscles of either a brilliant red, or partly red, partly purple. In the 31 days foetus, as already stated, there were not concentric corpuscles in all the lobes. In some of them no traces whatever of epithelial cells could be made out. In others there are epithelial cells near the centre of the lobe, forming a branching network. In what appears to be the main lobe there are concentric corpuscles of small diameter, i. e., one only in section, and of about 0.06 mm. Here, and in later cases also, though it may become branched, and thus lose its primitive simplicity, the concentric corpuscle has the form of a column of cells, arranged in concentric fashion. In certain of them there is an obvious concentric arrangement of epithelial cells, many or all of which are in degeneration, and exhibit chromatolysis. This latter is very clear in the picrocarmine preparations. In this foetus of 31 days they do not stain of so deep a red as in the later ones, and there is no marked epithelial branching from the corpuscles. As to the rest of the thymus, it is made up of leucocytes, and blood-vessels penetrate it everywhere. Here and there, as in Fig. 58, there is a leucocyte in the concentric corpuscle.

Cavy No. 1 (42 days). The picrocarmine preparations are only of interest as throwing more light upon the chromatolytic phenomena. In the haematoxylin-preparations in section the concentric corpuscles are seen to measure 0.04—0.06 in diameter. There is no great change from the conditions witnessed in the preceding specimen, but the cells of the concentric corpuscles are more chromatolytic. The epithelial strands are not obvious in all the lobes, but they appear to be extending.

Cavy No. 3 (55 days). Again, the picrocarmine preparations only bring into prominence the chromatolytic phenomena. The concentric corpuscles now stain a bright red with eosin, and they are quite visible to the naked eye. Their distribution is more extensive, and they are met with, apparently, in every lobe. Attached to them in network-fashion are long epithelial branches. The columns of concentric corpuscles are no longer simple, but multiple, three or four of the branches being often together in one section. They now present a very obvious concentric arrangement of cornified and degenerate epithelial cells. Often there are heaps of leucocytes in degeneration included in the concentric capsule. In other sections there are none of these. The component cells of the corpuscle are absolutely degenerated, and exhibit very marked chromatolysis. In many sections the interior of the corpuscle is stained a bright red, the rest is purple, and the cortical portion especially shows a laminated arrangement of the remains of epithelial cells. Often there is vacuolation present. In these also degenerated leucocytes and debris of such are in evidence. Chromatolysis is now seen in the epithelial strands above referred to. In section the corpuscles measure 0.12—0.14 mm.

New-born cavy. There is no great increase in size in the earlier formed corpuscles, but numerous smaller ones are noted. The cornification and vacuolation are marked. The large ones contain degenerate leucocytes and the debris of such. Chromatolysis is less marked, because this is practically over. Epithelial strands are still present in various places.

Examination of the concentric corpuscles of covies of similar ages to the last two dealt with will reveal the great differences between these bodies here and in such an animal as the cat, for instance. Of them, as seen in the older specimens, I have given no figures, for they are so complex and so brilliantly coloured, that only an artist could do justice to them.

The foregoing observations upon the concentric corpuscles of the

cavy do not, unfortunately, clear up the mode of origin of these structures. They fulfil the following purposes, to wit, they establish for the cavy a period of the development, during which such concentric corpuscles are in formation; and, if such a demonstration were needed, they prove these corpuscles to be products of degeneration.

The question, whether they arise from remains of the original epithelium, or from leucocytes, or from epithelial cells in process of conversion into leucocytes, cannot be finally solved without new research. At the moment the writer has neither the desire, nor the time, to undertake this. The long columnar form of the concentric corpuscles in the cavy is suggestive of their origin from the remains of the original epithelial tube. On the other hand, the difficulty of establishing the existence of remains of this tube in late periods, prior to the appearance of concentric corpuscles, does not point in this direction. In the rabbit near birth, and in the sheep of 35 mm, according to STIEDA's observations subsequently cited, and in some of the lobes of the 31 days cavy, the whole thymus is lymphoid, and little or no remains of epithelial cells can be made out.

Two important features of the concentric corpuscles should be especially noted: they are degenerative structures without doubt — the chromatolysis in many of the component cells sufficiently evidencing this — and from their structure they are obviously products of pluripolar mitosis.

In the first part of my work on the "Germ-Cells", now in the press<sup>1)</sup>, it has been shown, that germ-cells often degenerate with pluripolar mitosis and the formation of cell-nests, comparable to concentric capsules. If degeneration of germ-cells be accompanied by phenomena of this kind, there would, apparently, be no reason why such should not possibly hold for leucocytes also. As in the germ-cells, it is probable, that with the start of the formation of a concentric corpuscle pluripolar mitosis is connected. Whether the happening of this in an epithelial cell, or in one in process of conversion into a leucocyte, or in a leucocyte itself, be the beginning of the process seems to me immaterial. So much is now certain: from the majority or all of the original epithelial cells leucocytes arise, and the concentric corpuscles of HASSALL, where found, are mere products of degeneration. They can have no morphological import, and it is open to grave doubt whether they even possess any physiological value.

1) in: Zool. Jahrb., V. 16, Anat., p. 615—702, 1902.

In his extensive researches upon the thymus, which unfortunately are far more concerned with its minute structure than with its development, WATNEY<sup>1)</sup> writes: "In considering the function of the concentric corpuscles and their behaviour during involution, one point must be apparent to all, i. e., that many of them disappear". He adds, that there are few of them in the thymus of old animals, and that as a rule these are small.

Their disappearance is not remarkable, when their extreme degeneration in even a new-born cavy is considered.

As from the start they exhibit degenerative phenomena, and as in such animals as the skate the thymus manages to get along and function without them, their embryological importance is not, or at any rate ought not to be, great. In the past too much value has been attached to the existence of HASSALL'S corpuscles, with the result that far weightier things have been neglected or misunderstood.

Indeed, it may be doubted whether mankind would be much the wiser, were a full and true history of the developmental origin of HASSALL'S corpuscles extant.

From the apparent absence of concentric corpuscles in fishes, and from the description and figures of the epithelial bodies (Epithelkörperchen of MAURER and KOHN) of *Lacerta*, as given by MAURER, the origin of the concentric corpuscles from these as products of degeneration does not appear unlikely. It had been hoped, that the observations upon the cavy would have either confirmed or disproved this. As the research into the cavy has not been completed, the suggestion may be commended to the attention of future observers<sup>2)</sup>.

## XII. Historical.

For a general survey of the results recorded in preceding pages the reader may be referred to two recent publications<sup>3)</sup>. To sum-

1) HERBERT WATNEY, The minute anatomy of the Thymus, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 173, p. 1063—1123, tab. 83—95, 1882; l. c. p. 1090.

2) While the present writing was passing through the press, NUSBAUM & MACHOWSKI and PRYMAK published further researches upon the thymus and concentric corpuscles of Teleostei and Amphibians (vide list of literature). I regret to have no space for an account of their observations. Nor would it be desirable to consider their statements as to the concentric corpuscles of *Salamandra* until the appearance of the complete work. PRYMAK confirms MAURER'S finds of concentric corpuscles in Teleostei.

3) BEARD, J., A thymus-element of the spiracle in *Raja*, in: Anat.

marise the observations here would merely be to repeat once more the substance of these two papers.

In a certain sense there is little previous history to be dealt with here. For the present writing is more an embryological account of the first leucocytes of the vertebrate body than a memoir upon the development of the thymus. That it has also turned out to be the latter is due to the circumstance, that the thymus happens to be that source. In this way it has come about, that by a flank attack the solution of the problem of the function of the thymus was also found. Previous attempts at this obtained at the best only partial success, because of their frontal nature<sup>1</sup>). The mistake hitherto, made by embryological observers with reference to the thymus, has been, that the organ and its origin have been exclusively studied, instead of the history of its products, the leucocytes.

In the literature of embryology there is nothing concerning the origin of the first leucocytes of the body. On the other hand, there exists a not inconsiderable amount of literature treating of the development and histogenesis of the thymus. The true history of the histogenesis of the thymus — and there is no sadder one in the archives of modern embryology — goes back to KÖLLIKER's observations, published in 1879. The history of research into the thymus, or rather speculation as to its nature, does not then commence, for long ago HEWSON thought it to be a source of red blood-corpuscles, and GOODSIR suggested, that with certain other organs it formed the remains of the "blastema", from which the embryo arose. And so on. There would be no profit in reciting these ideas and speculations. KÖLLIKER (1879) stated, that the thymus of the rabbit arose from (the wall of) a gill-cleft, and that its original epithelial cells became converted into leucocytes.

While confirming the origin, ascribed to it by KÖLLIKER, and this was soon afterwards still more firmly established by GUSTAV BORN (1883), STIEDA (1881) in other points made statements directly contradictory to the latter of KÖLLIKER's finds. With the long interval between 1881 and 1902 it might not have been necessary to have regarded STIEDA's work as other than a chapter of the ancient history of the thymus, had STIEDA not quite recently used what he now

---

Anz., V. 18, p. 359—363, 1900, and The source of leucocytes and the true function of the Thymus, *ibid.* V. 18, p. 550—573, 1900.

1) This comparison of frontal and flank attacks in research, with their consequences, is originally due to RANVIER.

would appear to believe he established in fact in 1881 against the divergent views of another writer.

In this latter writing STIEDA (1898) makes such remarkable statements as to the actual results established in his former memoir, that it may be of advantage to inquire as to what he wrote in 1881.

Like some of the classic memoirs of embryology STIEDA's work of 1881 is often cited, but, apparently, seldom read. The writers of text-books, who quote his "results", can never have read them, for had they done so, it would have been seen, that the text-book accounts were not in agreement with the original one.

On the first page of the work the chief results are given in four paragraphs, numbered 1-4.

"1) Die Gl. thymus entwickelt sich, wie KÖLLIKER richtig vermuthet hat<sup>1)</sup>, aus dem Epithel einer Kiemen- oder Schlundspalte; sie ist demnach ein paarig angelegtes epitheliales Organ."

2) Relates to the thyroid.

3) Relates to the Gl. carotica.

"4) Weiter behaupte ich dann, dass die Reste der ursprünglichen epithelialen Anlage der Gl. thymus in jenen bekannten geschichteten HASSALL'schen Körperchen der Thymus zu suchen sind; ich bestreite somit die Angabe AFANASJEW's, wonach die HASSALL'schen Körperchen nichts als obliterirte Blutgefäße sind."

These are all the results as given by STIEDA, and while it is asserted (behauptet), that the concentric corpuscles are products of the remains of the original epithelial cells, nothing is stated as to the fate of those epithelial cells, which do not go to form concentric corpuscles. Moreover, in these results there is nothing as to the origin of the lymphoid elements of the thymus.

Following an account of the literature, his observations are given, beginning with those on pig-embryos. The smallest such embryo dealt with was 8 mm, the next 18 mm, and from this point the observations are carried in the pig up to young pigs of 36 mm. What is established in the pig is, that at first there is an epithelial thymus connected with a gill-cleft. In the more abundant material of the sheep

---

1) In KÖLLIKER's original account the only "Vermuthung" mentioned is, that prior to commencing his observations certain considerations led him to suspect the thymus to be an epithelial organ. As the result of his investigations the origin from an "umgewandelte Kiemenspalte" is given as a proved fact.

the like fact is also noted. In an embryo of 22 mm the canal of the tube is hardly any longer to be seen, and the whole organ is surrounded by a connective tissue capsule. In older embryos of 35 mm there is a considerable development of connective tissue around the thymus, and blood-vessels appear. On p. 24 he describes between the sheath [Hülle] and the epithelial thymus aggregations of adenoid cells. "Aber ein anderes Element ist hinzugekommen um die Thymus weiter zu bilden, adenoides Gewebe [?] whence] mit Blutgefässen." "Ueber dieses Stadium hinaus", he goes on to say, "habe ich — auffallender Weise — die epithelialen Elemente der embryonalen Thymus mit Sicherheit nicht verfolgen können" [!!!]. Finally, it is added, that in embryos of 50—60 mm the section of the thymus presents a structure similar to that in new-born sheep.

On p. 24 two questions are asked: "Wo sind die Epithelzellen hingekommen? Woher stammen die kleinzelligen Massen im Innern der Thymus"? To the second question, after rejecting the origin of the small-celled masses from the epithelium, STIEDA replies with another query "wie soll das adenoide Gewebe aus der epithelialen Anlage hervorgehen? Wenn die Zellenmassen der Thymus eines Embryos von 50 mm nicht epithelialen Ursprungs sind, [and the proof of this?] warum sieht man nichts mehr von den früher so überaus scharf und distinct hervorgetretenen Epithelzellen"? Why, indeed! The second question — and it is to be hoped to the satisfaction of the reader — is answered by putting two additional queries. After this the second question is deserted in favour of the consideration of the first.

In explanation of the disappearance of the epithelial cells the observation, that in embryos of 100 mm "grosse, rundliche, kernhaltige Zellen" are found, is cited, and these are figured in tab. 1, fig. 17. Probably, large cells, markedly different from the ordinary leucocytes of the thymus, have been seen by every investigator of the thymus since 1881, but nobody has as yet observed the transformation of such into concentric corpuscles. The fact, recorded by STIEDA, is the occurrence of large cells, described as above, in the thymus of a foetus of 10 cm. Regarding this observation, he writes (p. 25): "Meine sich auf die hier an Schafembryonen mitgetheilten speciellen Untersuchungen gründende Vermuthung (!) ist nun die, dass jene Zellen modificirte Abkömmlinge der epithelialen Embryonalanlage der Thymus sind. Der Beweis des genetischen Zusammenhangs zwischen den Epithelialzellen der embryonalen Thymus (Embryo von 35 mm) und den grossen vereinzelt Zellen eines Embryos von 50—60 mm fehlt mir noch."

On p. 30 in discussing KÖLLIKER's finds and conclusions, STIEDA writes: "Doch will ich desshalb noch nicht auf eine directe Abstammung der kleinen Zellen der ausgebildeten Thymus von den Epithelzellen der embryonalen Anlage schliessen, sondern spreche hier eine Vermuthung aus, deren Prüfung ich andern Forschern anempfehle<sup>1)</sup>. Ich behaupte nämlich: Die sogenannten HASSALL'schen oder die concentrischen Körperchen der Thymus sind die letzten Reste der ursprünglichen Epithelanlage der embryonalen Thymus." This, then, is all the evidence — save the mark! — upon which the view, held for the last 20 years as to the developmental origin of the concentric corpuscles, was based. From this hypothesis another conclusion is then drawn. "Demnach würden dann die lymphoiden Zellen der Thymus, wie andere lymphoide Zellen in andern Organen, der umgebenden Binds substanz entstammen. — Beweisen kann ich diese Behauptung nicht, sie bleibt daher vorläufig noch eine Hypothese, zu deren Unterstützung ich noch einige Worte hinzufügen will."

And neither hypothesis has altered its character in the least in the intervening 20 years! STIEDA would seem to have imagined, that, because by hypothesis he was enabled to bring HASSALL's bodies into connection with the "Epithelanlage", this had been disposed of as a source of lymphoid cells, and that he was justified in deriving — by hypothesis — these latter from the cells of the surrounding mesoderm. Even though the origin of HASSALL's corpuscles from the remainder of the epithelial foundation had been established by observation, and this was not the case, it would not follow, that the leucocytes had come in from the mesoderm, or that the epithelial foundation had no share in their formation.

In a postscript on p. 35 HIS' "confirmation" of STIEDA's hypothesis is referred to, and for this reason the actual passages must be cited.

In 1885 in the "Anatomie menschlicher Embryonen" (p. 103) HIS writes: "Die Thymusdrüse enthält nun aber, neben dem adenoiden Gewebe, in den concentrischen Körpern Bestandtheile von entschiedenem epithelialen Charakter. Dieser Umstand, in Verbindung mit dem acinösen Aufbau der Thymusdrüse, hatte mich schon seit längerer Zeit zur Vermuthung gebracht, dass wohl die Thymus als epitheliales Organ sich anlegen möge, und dass späterhin die Anlage von adenoidem Ge-

1) The spacing is mine.

webe umwachsen und verdrängt werde, wobei ihre Reste als concentrische Körper persistiren. Seitdem KÖLLIKER bei 2wöchentlichen Kaninchenembryonen die Thymusanlage als ein in der That epitheliales Hohlgebilde nachgewiesen hat, hat meine Annahme von der Bedeutung der concentrischen Körper, wie mir scheint, sehr an Gewicht gewonnen, auch hat sich, seitdem ich dieselbe im ersten Heft ausgesprochen habe, STIEDA dafür erklärt."

He then compares the later thymus to what the mineralogists term a pseudomorph, that is, that it is a substitution-product of the one first laid down. It is suggested, that the thymus must be, like the epidermis, a product of the epiblast — a view since rejected by HIS himself. The rest of the description relates to the question as to which gill-pouches in man give rise to thymus-elements, viz., the fourth, third, and, partly, the second.

The reference to a previous portion of his work is to Heft 1, p. 56, 1880, where in a foot-note we read: "KÖLLIKER's Angaben über eine epitheliale Anlage der Thymus stimmen überein mit einer Vermuthung, die ich seit längerer Zeit gehegt habe. . . . Ich halte für selbstverständlich, dass das adenoide Gewebe nicht aus der Epithelanlage, sondern aus deren Umgebung entsteht; als Reste von jener sind die concentrischen Körper anzusehen."

In neither of the forgoing works is the origin of the lymphoid elements, or of the concentric corpuscles, established by observation. Neither STIEDA nor HIS attempts to prove, that the former have arisen from the mesoderm, the latter from the original epithelial cells, which according to STIEDA's own account have disappeared long before any HASSALL's corpuscles appear on the scene. This observation of STIEDA's is, indeed, absolutely correct. In other mammals besides the sheep, thus in the rabbit, the entire thymus is apparently lymphoid, long before any HASSALL's bodies are seen in it. In a new-born rabbit, for instance, the thymus in section very like that of a skate of 7 cm. It is filled with leucocytes, epithelial cells seem to be absent, and there are no concentric corpuscles.

STIEDA's hypothetical views as to the history of the histogenesis of the thymus have been received by the majority of embryologists as though a basis of fact underlay them. Even to-day in most of the leading text-books these views will be found gravely stated as the results of exact research, and in the latest edition of GEGENBAUR's "Vergleichende Anatomie" the "fact", that the original epithelial cells

are destroyed by an invasion of leucocytes is emphasized<sup>1</sup>). Even MAURER's desertion of his former standpoint, and his adhesion to KÖLLIKER's views in 1899, did not suffice to convince GEGENBAUR of the correctness of the latter.

Before leaving STIEDA's work, a reference must be made to his review<sup>2</sup>) of a lecture of KASCHTSCHENKO's. His criticism is as follows: "Was die Umwandlung des Epithelgewebes der Thymus in das reticuläre Gerüst des eigentlichen Thymusgewebes betrifft, die von vielen Autoren — auch vom Referenten — mit aller Bestimmtheit geleugnet wird, so ist das keineswegs auf Grund von theoretischen Erwägungen geschehen, wie Herr KASCHTSCHENKO meint, sondern eben auf Grund eingehender Beobachtungen und Untersuchungen."

In how far this description of his own earlier work and results tallies with the account of them given above may be left to the reader's decision.

BORN's work (1883) hardly interests us here, for it is concerned mainly with the question as to which pouch or pouches in mammals are the seat of formation of thymus-elements. DOHRN (1884) was the first to show, that the thymus of fishes arose from the epithelium of several pouches, and in *Raja* from all five branchial pouches. He accepted STIEDA's views of the mesoblastic origin of leucocytes without, so far as can be gathered from his description, which is more morphological than histogenetic, contributing any facts on this point. DOHRN's observations, as elsewhere already insisted, reveal nothing concerning the histogenesis of the thymus, for they begin at too late a period, in embryos corresponding to those of *R. batis* of about 28 mm. Moreover, as the writer is aware from observations upon those animals, *Scyllium* and *Pristiurus* form nothing like so favourable a material as *Raja*.

To the years 1885 to 1888 belong MAURER's earlier works upon the development and histogenesis of the thymus of fishes and amphibians. These appeared to him to confirm STIEDA's views. It is not proposed to cite them here, for the author has seen fit to relinquish his earlier standpoint in favour of that adopted by KÖLLIKER. In fact, MAURER's more recent researches upon the thymus of *Lacerta* and *Echidna* lead him to conclusions identical with those of the latter.

1) GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie, V. 2, p. 249.

2) STIEDA, L., Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Literatur Russlands (1896—97), in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 6, p. 530—693, 1898, l. c. p. 659.

In 1891 appeared two publications by GULLAND. In some respects his work marks a considerable advance, and in two directions. As previously indicated, GULLAND advanced and defended the thesis of the unity of the leucocytes, and in so doing he raised them to the rank of a distinct morphological category of cells. In this way he paved the way for the recognition and later discovery, that there is one organ, and one only, whose function is the production of leucocytes. In his researches upon the development of the thymus, chiefly of the rabbit, he, like KÖLLIKER, found, that there is a period of the development, during which the blood contained only coloured corpuscles, and he stated, that the first leucocytes appeared in the connective tissue around the thymus (p. 173). From this point his researches must be described as erroneous, for like certain earlier observers he believed, that these first leucocytes, derived by what GULLAND terms a condensation of connective tissue, then invaded the thymus. His fig. 10, showing what he holds to be this invasion, resembles somewhat certain of the figures of the present work, where nests of leucocytes are depicted within the epithelium. He derives the concentric corpuscles from the original epithelial cells, but no attempt is made to prove this. Nor would GULLAND appear to have noted, that in the latest periods of uterine gestation the thymus of the rabbit is to all appearance made up almost entirely of leucocytes, and that even then no concentric corpuscles are present.

From the point of view of the present writing the great fact due to GULLAND'S work is the recognition, that the first leucocytes appear in the immediate neighbourhood of the thymus.

GULLAND'S researches form the termination of the series, in which the conversion of the thymus into a lymphoid organ was believed to be brought to pass by an invasion of leucocytes into it. Without a single exception the investigations since 1892 have led to the result, that the original epithelial cells become converted into leucocytes.

PRENANT'S memoir, which appeared in 1894, is a very important one in this respect, and it is the first of a series, in which the stages of the histogenesis are followed out. His work treats of the development and histogenesis of the thymus of the sheep. Its origin as an epithelial tube is described, and this condition is found to persist, until the foetus is 28 mm in length. PRENANT assigns the transformation of the epithelial thymus into the lymphoid one to the period of 25 to 85 mm "embryos". As the embryonic development is finished prior to attainment of the size of 25 mm in the sheep,

one ought to speak of the young forms as foetuses. The conversion of the epithelial cells into leucocytes is described and figured exactly in KÖLLIKER's sense. The origin of the concentric corpuscles did not fall within the scope of PRENANT's researches, but he is inclined to regard them as derived from the remains of the original epithelium.

To the same year belongs my own first paper<sup>1)</sup> upon the thymus, in which for the skate the development and histogenesis are stated to confirm KÖLLIKER's conclusions.

In my communication among other things the apparent absence of a thymus in the lamprey was commented upon as an inexplicable circumstance. In 1894 SCHAFFER was able to fill in this gap in our knowledge by the description of an extensive thymus in *Ammocoetes*. According to his account, which from subsequent observation I can confirm, there are seven thymus-elements on each side in this animal, and in two respects these differ from those of other vertebrates yet described. As in *Gasterosteus*, according to MAURER, the thymus-elements of the lamprey do not become disconnected from their places of origin, and as in no other known vertebrate they are represented, not at the dorsal aspects of the gill-pouches only, but also at the ventral ones.

Recently an attempt has been made by MAURER (1899, p. 167) to place a different interpretation upon SCHAFFER's finds, in that he would homologise the ventral portions of the thymus-elements of the lamprey with the so-called "epithelial bodies", which are found in connection with the thymus from the Anura to the mammalia<sup>2)</sup>, while the dorsal elements of the lamprey would be the complete homologues of those of higher vertebrates. Regarding the latter point there is no doubt at all, but the former conclusion may be challenged upon the following grounds. MAURER has failed to study these structures in the lamprey for himself, and, therefore, his opinion is a mere hypothesis, the ventral thymus-elements of the lamprey are in struc-

1) In that paper, of which I never saw a proof, on p. 486 the last part of the first paragraph should read: "As the guardian of the respiratory organs the thymus is functionally relieved by the tonsils (palatine, etc.) in the Sauropsida and Mammalia, the change in the protecting organ following that in the organs of respiration."

2) For an excellent account of our knowledge of these structures see: ALFRED KOHN, Die Epithelkörperchen, in: MERKEL u. BONNET, *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 9, 1900, p. 194—252.

ture as much true thymus as the dorsal ones, and they have nothing in common with epithelial bodies. If they represent such, where are the epithelial bodies in other fishes? Finally, it may be remarked, that unsupported by investigation no value can be attached to MAURER's opinion as against that, based upon actual research, of a histologist like SCHAFFER.

In his book on embryology OSCAR SCHULTZE (1897, p. 378—381), from independent researches upon the development and histogenesis of the thymus in *Vespertilio murinus*, has also adopted KÖLLIKER's conclusions, and, again, the history of the concentric corpuscles was not traced. Regarding the thymus, in brief words SCHULTZE's conclusion is, that "das epitheliale Organ wandelt sich direct in ein sogenanntes lymphoides Organ um".

MAURER is of all observers the one, who has devoted longest time to the study of the thymus, as well as to other organs in its neighbourhood. His researches extend over many years, and include Teleostei, Amphibia, *Lacerta* and *Echidna*. I have refrained from citation of his earlier work upon the histogenesis of the Teleostean and Amphibian thymus, for, while he in these gave correct accounts of its origin, his statements as to its histogenesis, as he himself now recognises, have not found confirmation in his later researches in *Lacerta* and *Echidna*. In these researches, which date from 1899, MAURER's conclusions as to the histogenesis of the thymus may be gathered from the following: "Die epithelogenen Elemente der Thymusanlage bilden das adenoide Gewebe der Thymus". In this way, and 20 years later, KÖLLIKER's statements receive a new confirmation from MAURER's researches in *Lacerta* and *Echidna*.

On this follows my work of 1900, in which a further step is taken. This, which is also the main theme of the present writing, is to the effect, that the thymus is not only a source of leucocytes, but, moreover, that it is the first place of their origin in the development, and as such probably the only original source.

Immediately after the publication of this there appeared the latest paper upon the histogenesis of the thymus. This is by JOSEF NUSBAUM & THEODOR PRYMAK (1901). The material used was Teleostei, chiefly trout. The results of this research also go to prove the conversion of the original epithelial cells into leucocytes.

And now, to sum up the results of researches into the histogenesis of the thymus. As we have seen, in 1880 HIS suggested, that the leucocytes of the thymus had wandered into this organ, in this way

replacing the original epithelial cells, some of which he supposed furnished the concentric corpuscles. From 1880 to 1891 these views influenced all research upon the thymus. In this sense the researches of STIEDA, DOHRN, MAURER, and GULLAND, and to some extent those of TOURNEUX and HERMANN, were written. But by no single one of these investigators was the immigration of leucocytes into the thymus established. All the researches, written since 1891, have gone to confirm and extend KÖLLIKER's conclusions of 1879. According to these the original epithelial cells of the thymus became converted into leucocytes. This was independently confirmed by PRENANT in the sheep and by the writer in the skate in 1894. The confirmation was extended to include the bat by OSCAR SCHULTZE in 1897, *Echidna* and the lizard by MAURER in 1899, and the trout by NUSBAUM & PRYMAK in 1901.

The idea, that the leucocytes were immigrants, never had any real basis of observed fact in its favour: KÖLLIKER's view, on the other hand, has been confirmed again and again, up to the hilt, in diverse vertebrate animals.

In the foregoing account of research into the thymus the reader may have noticed the absence of reference to those researches, which treat of its developmental origin from gill-pouches and from which of these, without entering into the question of its histogenesis. In this way the list of the thymus-literature has been considerably reduced. For this course the following reasons may be given. The comparative embryology of the thymus, that is to say, from which of the pouches it takes its origin in this, that, or the other animal, may be found in certain of the text-books of embryology. And, since in 1886 DE MEURON initiated this procedure by his researches, comparative tables after his system have been given by several authors. Thus, recently MAURER (1899, 2, p. 98) has given tables of the conditions in certain of the lower vertebrates and in *Echidna*, and in the latest memoir upon the thymus, that of LIVINI<sup>1)</sup>, the author devotes 2 plates to this matter.

But there is another consideration, which has led me to refrain from the setting-up of such additional tables. In none of the existing ones is a thymus-element shown in connection with the spiracle.

---

1) FERDINAND LIVINI, Organi dei sistema timo-tiroideo nella Salamandrina perspicillata, in: Arch. Ital. Anat. Embriol., V. 1, p. 3—96, 7 tabb., 1902. Compare tab. 6 and 7.

Its absence in the earlier ones is, of course, explicable, for not until 1900 was the existence of such a structure certain. From the facts recorded here concerning the spiracular thymus it appears clear, that, unless the whole history of the dorsal epithelium of any particular pouch have been followed, the possible presence of a thymus-placode in connection with it at some period of the early development cannot be excluded. Where such a placode exists, even for a time, it may give rise to more or fewer leucocytes, and then disappear.

The facts, then, that the thymus-placodes must originally have existed in connection with all the pouches, including the spiracle, this condition still persisting in the skate, and that in some cases an accessory thymus-element has been described, place these comparative tables in a different light.

For, if the existence of a thymus-placode obtain in connection with the dorsal wall of every gill-pouch, even though as a rule certain of these placodes disappear, they may function in a feeble fashion before doing so, and occasionally one such may possibly persist.

The foregoing account, therefore, has been limited to those researches, which treat of the histogenesis of the thymus. The like procedure has been adopted in the appended list of literature, although from the lists given by STIEDA, WATNEY, PRENANT, KOHN, LIVINI, GULLAND, MAURER, and by WIEDERSHEIM in his "Vergleichende Anatomie" it would be an easy matter to bring together a very complete account of the literature of the embryology of the thymus.

No reference is made to the literature of the epithelial bodies of MAURER and KOHN, for these do not exist in the skate, indeed, they are probably absent in all fishes. MAURER's suggestion, that FRORIEP's "Kiemenspaltorgane" of Selachians may be the representatives of such epithelial bodies, is not worthy of serious consideration, and is but another example of the disastrous effects of FRORIEP's erroneous conclusions, which have been fully dealt with in a preceding section.

Lastly, it has not been thought necessary to enter into any account of the controversy between RETTERER and STOEHR as to the supposed various sources of leucocytes, advanced by the former. A review of these questions from J. DISSE's pen will be found in the "Ergebnisse der Anatomie, etc.," V. 7.

### XIII. The Thymus as the Source of Leucocytes.

The circumstance, that our supposed knowledge of the function and histogenesis of the thymus has largely been based in error,

notwithstanding the correct researches of KÖLLIKER, PRENANT, SCHULTZE, and others, is possibly due to the fact, that most of the work done upon it has been carried out in the highest class of animals, the Mammalia. Here at certain, but not early, periods HASSALL's concentric corpuscles are prominent features, and their presence led observers astray. Had the early researches dealt with fishes, such as the skate, in which concentric corpuscles are conspicuous by absence, the history of our knowledge of the thymus would have been a different story.

Here it is as clear as the light of day, that the original epithelial cells become converted into leucocytes. From the researches of KÖLLIKER, PRENANT, O. SCHULTZE, and MAURER the like would appear to hold good for mammals also; and, therefore, no valid excuse can be offered for the neglect to recognise the plain and palpable facts. The supposed fact of the immigration of leucocytes from outside does not help the cause of those, who assumed its existence, for nobody has yet observed this process.

Moreover, how can leucocytes wander into the thymus from the mesoblast, or for any other part of the embryonic body, at a period, when there are none in existence elsewhere? How can this happen, when the very first source of leucocytes in the body is the epithelium of the thymus itself?

The formation of leucocytes is, therefore, as KÖLLIKER first showed, and as since confirmed by PRENANT, OSCAR SCHULTZE, MAURER, the writer, and others, a function of the thymus. But, as my researches now prove, one may go further, and state with confidence, that it is the function of the thymus, not merely to form leucocytes, but to be the parent-source of all the leucocytes of the body.

It is KÖLLIKER's great service to have shown, that leucocytes arise in the thymus from its original epithelial cells; to GULLAND's researches we owe the result, that the first leucocytes are found in the mesoblast in the immediate neighbourhood of the thymus; and, finally, it has fallen to the writer to demonstrate, that the first leucocytes form in the thymus from its epithelial cells; and that thus, as may presently be made evident, it must be regarded as the parent-source of all the leucocytes of the body.

The last link of the chain, binding the whole together, has at length been forged, and that this is so may be proved in another way.

Is there any other probable source of leucocytes in the vertebrate body? The answer to this query must now be a decided negative, and for the following reasons.

1) When, as shown in preceding pages, the first leucocytes arise in the thymus-epithelium or placode, there are no leucocytes and no lymphoid structures of any sort in any other part of the body. The first or parent-leucocytes by their wanderings quickly infiltrate the blood and most other parts of the body. From this it would follow, that, if a lymphoid organ arise later elsewhere, it will always be impossible to prove, that it did not take its origin from some of the leucocytes, or their progeny, which originally came from the thymus. If a new outbreak of an infectious disease occur in a street at a time, when in another part of the same thoroughfare the like illness has already manifested itself, the latter, or its original source, is considered sufficient to account for the fresh cases. The white races of America are descended from ancestors, who emigrated from Europe, and no-one would dream of enunciating the idea, that the white inhabitants of, say, a western prairie village had arisen *de novo in loco*.

2) No other lymphoid organ is known, which in its developmental history resembles the thymus. From my own researches extending over the period of the unfolding of the parts of the embryo, in *Scyllium canicula* up to embryos of 33 mm, in *Raja batis* up to young skate of 7 cm, there is no other organ laid down, which can possibly be regarded as a source of leucocytes. Attempts have been made by RETTERER and others to prove such a mode of origin of lymphoid structures in the cases of the tonsils, parts of the alimentary canal, and the Bursa Fabricii of birds, but these have all one after the other been disproved by an able embryologist and histologist, PHILIPP STOEHR<sup>1</sup>). All other supposed modes of development of leucocytes, except as emigrants from the thymus, or the direct descendents of such, have, therefore, no basis of fact in their favour.

3) The thymus alone is sufficient to account for all the leucocytes of the body: and, since SCHAFFER (1894) demonstrated its existence in the lamprey, we know it to be an organ characteristic of all true vertebrate animals. Any other source of leucocytes is superfluous.

4) Except in the cases of organs, which are paired, or form parts of a metameric segmentation, we do not seek for two organs

---

1) For an account of this controversy see: J. DISSE, Das reticuläre Bindegewebe, in: *Ergebn. Anat. Ent.*, V, p. 7—28, 1897.

with the same function in any vertebrate animal<sup>1</sup>). The thymus is a paired metamericly repeated organ, if the gill-region be metameric; but its development is confined to this region in all known cases.

It must, therefore, be held — and the contrary is impossible of proof — that the thymus is the parent-source of all the lymphoid structures of the body. This conclusion throws light upon one of the teachings of embryologists, histologists, and pathologists, that the thymus is an example of an organ, which, after assuming function in early life, atrophies at a later period. This is only certainly known to happen in mammals, and from it the inference is drawn, that in later life the organ ceases to exist.

It no more ceases to exist than would the Anglo-Saxon race disappear, were the British Isles to sink beneath the waves.

The simile is a real one, for just as the Anglo-Saxon stock has made its way from its original home into all parts of the world, and has there set up colonies for itself and for its increase, so the original leucocytes, starting from their birthplace and home in the thymus, have penetrated into almost every part of the body, and have there created new centres for growth, for increase, and for useful work for themselves and for the body.

---

### Literature cited.

---

The following list of literature only contains that relating to the Histogenesis of the Thymus. For the literature of its development in various vertebrates, apart from its histogenesis, the reader may be referred to the works of PRENANT, GULLAND, DE MEURON, KOHN, MAURER, LIVINI, and to WIEDERSHEIM'S "Vergleichende Anatomie".

a) Works upon the Histogenesis of the Thymus.

1894. BEARD, J., The development and probable function of the Thymus, in: *Anat. Anz.*, V. 9, 1894, p. 476—486.  
1900, 1. —, A Thymus-element of the spiracle in *Raja*, *ibid.*, V. 18, p. 359—363.

---

1) Apart from the hopeless quest, previously referred to, the only other "organ" of this kind searched for has been the "mesoderm". In embryology the mesoderm has only too frequently given rise, or appeared to do so, to illegitimate progeny.

- 1900, 2. BEARD, J., The source of leucocytes and the true function of the Thymus, *ibid.*, V. 18, p. 550—573.
1884. DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, IV, 5, Bedeutung der Thymus der Selachier, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, V. 5, p. 41—51, tabb. 7 u. 8.
1891. GULLAND, G. LOVELL, The development of adenoid tissue, with special reference to the tonsil and Thymus, in: *Rep. Lab. Roy. Coll. Phys. Edinburgh*, V. 3, p. 157—176, 1 tab.
- 1880—85. HIS, W., Anatomie menschlicher Embryonen.
1879. KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen etc.
1886. MAURER, F., Schilddrüse und Thymus der Teleostier, in: *Morph. Jahrb.*, V. 11, p. 129—175.
1888. —, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, *ibid.*, V. 13, p. 296—382.
- 1899, 1. —, Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse, *ibid.*, V. 27, p. 119—172, 3 tabb.
- 1899, 2. —, Die Schlundspaltenderivate von Echidna, in: *Verh. anat. Ges.*, Tübingen, p. 88—101, 10 Textfiguren.
- 1899, 3. —, Schilddrüse, Thymus und sonstige Schlundspaltenderivate bei Echidna etc., in: SEMON, *Zool. Forschungsreisen in Australien etc.*, V. 2, Lief. 3, Jena, p. 405—444, 3 tabb.
1901. NUSBAUM, JOSEF, u. THEODOR PRYMAK, Zur Entwicklungsgeschichte der lymphoiden Elemente bei den Knochenfischen, in: *Anat. Anz.*, V. 19, p. 6—19, 4 Abbild.
1894. PRENANT, A., Contribution à l'étude du développement organique et histologique du thymus etc., in: *La Cellule*, V. 10, p. 87—184, 4 tabb.
1897. SCHULTZE, O., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere.
1881. STIEDA, L., Untersuchungen über die Entwicklung der Gl. Thymus, etc., 2 tabb.
1887. TOURNEUX et HERMANN, Sur l'évolution histologique du thymus chez l'embryon humain et chez les mammifères, in: *CR. Soc. Biol. Paris*, V. 4.
1882. WATNEY, H., The minute anatomy of the Thymus, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, V. 173, p. 1063—1123, 13 tabb.

b) Other memoirs cited.

1898. ALCOCK, RUTH, The peripheral distribution of the cranial nerves of Ammocoetes, in: *Journ. Anat. Physiol.*, V. 33, p. 131—152, 1 tab. (The volume is dated 1899.)
1892. ANTIPA, GR., Ueber die Beziehungen der Thymus zu den sog. Kiemenspaltenorganen bei Selachiern, in: *Anat. Anz.*, V. 7, p. 690—692.
1892. AYERS, HOWARD, Vertebrate Cephalogenesis. II. A contribution to the morphology of the Vertebrate ear, in: *Journ. Morph.*, V. 6, p. 1—360, 13 tabb.

1885. BEARD, J., The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 26, p. 95—156, 3 tabb.
1898. COLE, F. J., The peripheral distribution of the cranial nerves of *Ammocoetes*, in: *Anat. Anz.*, V. 15, p. 195—200.
1897. DISSE, J., Das reticuläre Bindegewebe, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 7, p. 7—28.
1891. FRORIEP, AUGUST, Ueber die Kiemenspaltenorgane der Selachierembryonen, in: *Verh. anat. Ges. (München)*, p. 60—65, 3 figs.
1893. GORONOWITSCH, N., Weiteres über die ektodermale Entstehung von Skeletanlagen im Kopf der Wirbelthiere, in: *Morph. Jahrb.*, V. 20, p. 425—428.
1891. GULLAND, G. LOVELL, The nature and varieties of leucocytes, in: *Rep. Roy. Coll. Phys. Edinburgh*, V. 3, p. 106—156, 1 tab.
1902. HESSE, FRIEDRICH, Zur Kenntniss der Granula der Zellen des Knochenmarkes, bezw. der Leukocyten, in: *Anat. Anz.*, V. 20, p. 452—461.
1891. VON KUPFFER, C., Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten, in: *Verh. anat. Ges. (München)*, p. 22—54, 11 Abbild.
1895. —, Die Entwicklung der Kopfnerven von *Ammocoetes Planeri*, in: *Studien zur vergl. Entwicklungsgesch. des Kopfes der Kranioten*, Heft 3, p. 1—80, 48 Abbild.
1886. DE MEURON, P., Recherches sur le développement du Thymus et de la Glande Thyroïde, Genève.
1902. NUSBAUM, JOSEF, & JOSEF MACHOWSKI, Die Bildung der concentrischen Körperchen und die phagocytischen Vorgänge bei der Involution der Amphibien-Thymus, in: *Anat. Anz.*, V. 21, p. 110—127, 5 text figures.
1902. PRYMAK, THEODOR, Beiträge zur Kenntniss des feinern Baues und der Involution der Thymusdrüse bei den Teleostiern, in: *ibid.* V. 21, p. 164—177, 2 text-figures.
1893. SCHAFFER, JOSEF, Ueber den feineren Bau der Thymus und deren Beziehungen zur Blutbildung, in: *SB. Acad. Wiss. Wien*, V. 102, 6 pages.
1894. —, Ueber die Thymusanlage bei *Petromyzon Planeri*, in: *ibid.* V. 103, 8 pages, 1 tab.
1895. VAN BEMMELLEN, J. F., Ueber vermuthliche rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, V. 6, p. 165—184, 2 tabb.

## Description of Plates.

The figures are orientated in the following manner. The transverse sections are arranged with their dorsal aspects nearest the top of the plate, the frontal ones with the anterior portion in this position. The asterisk, attached to each figure, denotes its outer side.

All the figures have been reduced by the lithographer to two-thirds of the following dimensions, which are those of the original drawings.

The original magnifications are:

240 diameters	Fig. 57.
390       "	Figs. 40, 41, 54, and 67.
500       "	Fig. 45.
750       "	Figs. 22, 25—27, 30, 34—39, 42—44, 46—49, 50—53, 58—66, 69.
2250     "	Fig. 56.
530       "	the remaining figures.

All the figures were drawn under the ZEISS-ABBE camera No. 44a. Unless otherwise stated, they are of transverse sections.

The numbers refer to series, row of sections, and number of section in row.

### Descriptive letters.

<i>c.m</i> closing membrane of pouch	<i>s.e</i> sensory epithelium
<i>l</i> leucocyte	<i>s.p</i> spiracular thymus-placode
<i>t.p</i> thymus-placode	<i>v</i> blood-capillary
<i>t</i> trabeculae	

### Plate 5.

Fig. 1. The epithelium of the left branchial pouch of text-figure A. To show the thymus-placode *t.p* prior to the rupture of the pouch. No. 135 (6 mm), I, 4, 17.

Fig. 2. The structures enclosed within the quadrilateral to the right of text-figure B. To show the thymus-placode *t.p* etc. just after rupture of the pouch. No. 143 (8 mm), II, 1, 3rd section from the bottom.

Fig. 3. The thymus-placode of one gill-pouch of a *Raja clavata* embryo of 14 mm. It consists of a layer of epithelial cells and as yet there are no leucocytes within it. From the second placode of the right side. No. 7, II, 1, 10.

Fig. 4. A section of the 1. left thymus-placode of an embryo of about 18 mm (No. 345, 130 somites), showing leucocytes and cells in the act of becoming such. No. 345, II, 1, 5th section from the bottom.

Fig. 5. A section from about the centre of the 2. right placode, showing numerous leucocytes within and to the inner side of the placode, one also in the blood, and epithelial cells of the placode taking on leucocytic characters. No. 189 (circa 20—21 mm), II, 6, 1.

Fig. 6. A section through the 1. right placode of an embryo of circa 17 mm, 133 somites, showing one leucocyte in the epithelium. No. 343, II, 1, 2.

Fig 7. A section through the centre of the 1. left placode, showing numerous leucocytes in the latter and cells becoming such, also the emigration of leucocytes into the mesoderm. The topographical relationships of the placode of this figure are given in text-figure F. No. 202, III, 2, 4th bottom.

Fig. 8. A section through the 1. right placode of an embryo of more than 22 mm, showing leucocytes within and to the inner side of the placode. No. 192, III, 4, 11.

Figs. 9 and 10. Two sections from an embryo of rather more than 20 mm. Fig. 9 depicts the median section through the 1. placode of the right side, Fig. 10 through the corresponding left one. In both there are leucocytes and cells becoming such. Fig. 9, No. 190, III, 1, 3 bottom, Fig. 10, No. 190, II, 1, 4,

Fig. 11. The median section of the 1. left placode from an embryo of 25 mm. Within the placode there are cells becoming leucocytes, leucocytes themselves, and in addition there are a few leucocytes in the mesoderm. No. 202, IV, 2, 12.

Fig. 12. From the same embryo, but the median section of the 1. right placode. The details are as in Fig. 11. No. 202, IV, 2, 6.

Fig. 13. A small portion of the inner border of a section through the 2. right placode of an embryo of 34 mm. Compare with Figs. 17 and 67 from the same embryo. The figure shows under high magnification the nature of a "break" close to the blood-vessel, and leucocytes emerging in crowds. No. 209, III, 6, 9.

Fig. 14. A frontal (horizontal) section through the 1. right placode of an embryo of 25 mm, showing some leucocytes within the placode and others emerging therefrom. No. 202a, V, 10th section.

Fig. 15. The median section of the 2. right placode of an embryo of 25 mm, showing the formation of leucocytes within the placode, and a crowd of such emerging from the latter. No. 201a, III, 4, 12.

Fig. 16. A portion of a horizontal section passing through the 1. left placode of an embryo of 25 mm. Leucocytes and cells becoming such within the placode, and a few of the former outside it. No. 203, VIII, 5th section.

Fig. 17. From the same embryo as Fig. 13. The median section of the 1. right placode. Within the latter epithelial cells, leucocytes, and cells becoming such. At various points leucocytes are emigrating from the placode. The topographical relationships of this section are shown in text-figure F. No. 209, III, 4, 9.

Fig. 18. A section, the fourth of eight, through the 3. left placode of an embryo of 28 mm. No. 206, III, last row but two, 14.

#### Plate 6.

Fig 19. The median section of the 1. left placode, shown in text-figure E, from an embryo of circa 20—21 mm. There are one or two

leucocytes and many epithelial cells taking on the characters of such. No. 189, II, 5, 10.

Fig. 20. The first left placode shown in text-figure C, from an embryo of 13 mm. The placode is made up of a single layer of high columnar epithelial cells, and there are no leucocytes. The boundaries of the placode are well-defined, and the remains *c.m.* of the closing membrane of the pouch are evident. No. 198, I, 6, 7.

Fig. 21. A section through the 1. right placode of a *Raja radiata* embryo with 123—124 somites and six gill-pouches. The limits of the placode are well marked, and in it are leucocytes and cells becoming such. Close by are two leucocytes in the mesoderm. No. 195, I, 6, 2.

Fig. 22. A section through the 3. right placode of an embryo of 25 mm. To the inner side are two leucocytes in the mesoderm while others fully formed and forming lie within the placode. No. 201a, III, 6, 5.

Fig. 23. A section through the 1. right placode of the same embryo. Here in correspondence with the more anterior situation there are more leucocytes without the placode, and more such and of leucocytic cells within it. (N.B. This preparation no longer exists, as owing to the thickness of the cover-glass it was afterwards crushed.) No. 201a, III, 2, last section.

Fig. 24. The median section of the 4. right placode of the same embryo. The placode here still retains its original composition of one layer of high columnar cells, but among them there are leucocytes and epithelial cells in process of conversion into leucocytes, as well as such in the act of emigration inwards and others in the mesoderm. No. 201a, IV, 1, 1.

Fig. 25. From the same embryo as Fig. 18. The fifth section of eleven through the 4. right placode. There are leucocytes in the mesoderm and a few within the placode. No. 206, III, last row but one, 18.

Fig. 26. From one of the newer series (1899) of embryos, No. 617. The sixth section of ten through the 1. right placode. There are leucocytes and leucocytic cells within the placode, and some of the former in the act of emigrating. No. 617, I, last row but one, 16.

Fig. 27. From the same embryo as Figs. 18 and 25. A section through the 5. left placode. The latter is still merely composed of a single columnar epithelium: within it there are leucocytes and the fore-runners of such, one leucocyte is emerging, and many others lie in the mesoderm to its inner side. No. 206, IV, 1, 16.

Fig. 28. From the same embryo. The seventh section of twelve through the 1. left placode. It is specially intended to show a large nest of leucocytes, and single ones emerging from the placode. No. 206, III, 4, 11.

Fig. 29. From the same embryo. The seventh section of eleven through the 2. left placode. Leucocytic cells and leucocytes are abundant within the placode, and the latter are emerging in crowds from it, many of them attaching themselves to the blood-vessel to its inner side. No. 206, III, last row but four, 7.

Fig. 30. From the same embryo. The median section through the 3. left placode. There are nests of leucocytes within the epithelium, two of which are breaking into the mesoderm with emigration of their leucocytes. No. 206, III, last row but two, 14.

#### Plate 7.

Figs. 31—36 are all from various placodes of the like embryo, No. 443. It was not measured, but its size was probably 25—27 mm.

Fig. 31. The fifth section of twelve through the 1. right placode. The chief peculiarity of this (and of the others up to and including Fig. 36) is the sudden conversion of whole masses of the original epithelial cells into leucocytes, thus forming more or less well-marked nests, usually sharply defined from the rest of the original epithelium. No. 443, I, 9, 11.

Fig. 32. The eighth section through the 1. right placode. Here the original epithelium is almost entirely confined to the dorsal and ventral ends of the placode. The rest is almost all made up of leucocytes. No. 443, I, 9, 14.

Fig. 33. The eighth section of fourteen through the 2. right placode. As in the preceding the epithelium is mainly confined to the ends. Numerous leucocytes are in emigration from the placode. No. 443, I, 10, 17.

Fig. 34. A section through the 4. right placode under higher magnification showing nests of leucocytes, single leucocytes, and cells becoming such within the placode. The original epithelium is best marked at the two ends. No. 443, II, 1, 18.

Figs. 35a and b. Neighbouring sections through the last (5.) right placode. As usually the case, in this placode the epithelial character has been longer retained, but apart from cells becoming leucocytes, and in addition to single ones, there is in Fig. 35b a nest of such with a break into the mesoderm. No. 443, II, 2, 6 and 8.

Fig. 36. The seventh section through the 2. right placode. As in Fig. 34, there is here a large nest of leucocytes within the placode, and this has used up in its formation practically all the epithelial cells of this region, thus limiting the original epithelial cells to the two ends. No. 443, I, 10, 15.

Figs. 37—39 are from frontal (horizontal) sections of two embryos of about 25 mm.

Fig. 37. A section through the 2. right placode, showing epithelial cells, such in process of conversion into leucocytes, and fully formed leucocytes. Of the latter many are in emigration. No. 202a, VI, third section.

Fig. 38. Through the 4. left placode of the same section. Here the leucocytes are fewer, but many epithelial cells are being converted into such, and a few leucocytes are in emigration. No. 202a, VI, third section.

Fig. 39. A section through the 3. right placode. This is very like the preceding. In addition it shows the boundaries of the placode and

at the upper end the sensory epithelium *s. e.* of a portion of the vagus. No. 203, VII, tenth section.

Figs. 40 and 41. Represent respectively the fifth of ten sections through the 1. left placode and the eighth of eleven through the 2. left placode of an embryo of over 30 mm. They are drawn under lower power to demonstrate the emigration of leucocytes en masse from the placode and their passage into the blood. In both epithelial cells are almost entirely restricted to the base of the thickened placode. The conditions here resemble those in text-figure G. No. 208, V, rows 2 and 5, sections 7 and 5.

#### Plate 8.

Fig. 42. From a frontal (horizontal) series of a 25 mm embryo. The section passes through the 3. right placode *t. p.*, and adjoining its upper portion and abutting upon this is the extension of the sensory epithelium *s. e.* of part of the vagus. In the placode *t. p.* there are not many fully formed leucocytes, but as forerunners of such epithelial cells taking on leucocytic characters. In the sensory "placode" *s. e.* there are very similar cells, which, however, are becoming nerve- or ganglion-cells. No. 203, VIII, third section.

Fig. 43. The fourth section of eight through the 2. right placode of an embryo of 23 mm. The placode is still little more than a single layer of epithelial cells, but there are some leucocytes within it, one of which is in emigration. Especially in its upper portion there are many cells taking on leucocytes characters. No. 619, II, 1, fifth section from the bottom.

Fig. 44. The seventh section of thirteen through the 1. left placode of an embryo of 27 mm. The epithelial cells of the placode now form more than one layer, the placode contains leucocytes and cells becoming such, and at one point there is a break, at which leucocytes are wandering out. No. 629, II, 5, 7.

Figs. 45—46. Represent under different magnifications a section through the 2. left placode of an embryo of 26.5 mm. While in Fig. 46 the thymus placode is depicted, in Fig. 45 the topographical relationships of the thymus-placode and sensory epithelium of a branch of the vagus are shown. The ending of the cellular nerve in the sensory epithelium *s. e.* is seen, and also the course of the latter, until its somewhat pointed end abuts upon the thymus-placode, can be followed. In both figures in the thymus-placode there are numerous leucocytes, some of which are in emigration. Compare also text-figure F. No. 616, II, last row, 11.

Fig. 47. From the 2. left placode of an embryo of 25 mm. To show a nest of leucocytes, and the aperture of emigration of these. No. 201, III, 4, 9.

Fig. 48. The median section of the 4. right placode of an embryo of 34 mm. Epithelial cells are still largely represented, but there are many leucocytes and cells becoming such, and in one part of the

section a nest of leucocytes with a large break, out of which many are emigrating into the mesoderm. No. 209, IV, 2, 2.

Fig. 49. The fifth section of ten through the 1. right placode of an embryo of 24.5 mm. Some of the leucocytes of the placode are forming nests, others are in emigration, and at one point there is a small cavity, out of which perhaps two leucocytes have passed. No. 633, II, 4, 22.

#### Plate 9.

Fig. 50. The seventh section of thirteen through the 1. right placode of a *Raja radiata* embryo of circa 27 mm. Original epithelial cells here are very restricted in number, and, what is very characteristic of this species, the whole interior of the placode has been converted into leucocytes. No. 242, II, 2, 25.

Fig. 51. A contrast to the preceding is afforded by this figure through the 2. right placode of a *R. batis* embryo of 34 mm. Here the original epithelial cells are more numerous, and the leucocytes of the placode, instead of forming one large mass, are broken up by epithelial bridges into small groups or nests. No. 209, III, 6, 9.

Figs. 52 and 53. Two consecutive frontal (horizontal) sections through the 3. right placode of an embryo of 33 mm. In Fig. 52 especially there are nests of leucocytes, and others are engaged in emigration. No. 214, last section of fifth slide and first section of sixth.

Fig. 54. A section through the 1. left placode of an embryo of 29 mm. To show the restriction of epithelial cells to the base of the placode, the conversion of the rest into leucocytes, and the emigration of the latter en masse. N.B. A whole plate of similar figures was made from a series of consecutive sections, but by the writer rejected for publication as unnecessary. No. 210, V, 1, 9.

Fig. 55. From a thymus-element of the left side of an embryo of 54 mm. The basal part of the structure is alone depicted. The element projects as a pear-shaped or balloon-like mass from the branchial epithelium. Over its base epithelium has now grown. In the element itself all the cells are now leucocytes, and epithelial cells are entirely absent. Connective tissue trabeculae penetrate it everywhere. No. 245, XI, 1, 2.

Fig. 56. A small portion of the 3. right placode of an embryo of 33 mm under high magnification (as lithographed  $\frac{2}{3}$  of 2250 diameters). To show a leucocyte in the act of emigration from the placode. No. 214, VI, 4th section.

Fig. 57. A section through the 1. left placode of an embryo of 33 mm. Almost all the epithelial cells with the exception of those at the base of the placode have been converted into leucocytes. The figure exhibits emigration of leucocytes in crowds. No. 215, III, last row, 12.

Figs. 58 and 59. Show sections through HASSALL'S concentric corpuscles (concentric capsules) of a cavy-foetus of 31 days, and Fig. 60 of a similar body from one of 42 days. In all three concentrically

arranged epithelial cells, many in degeneration with chromatolysis. In the centre of each a bright eosin-stained mass of highly degenerate cells. In Figs. 58 and 59 entangled leucocytes, some in degeneration.

## Plate 10.

Fig. 61. A portion only of the spiracular placode of a *Raja batis* embryo of about 25 mm. Like the ordinary thymus-placodes of embryos of 18—20 mm it is still made up of one layer of epithelial cells, among which a couple of leucocytes is seen. No. 443, I, 7, 20.

Fig. 62. The right spiracular placode *s.p* of an embryo of 27 mm. Abutting on it the sensory epithelium *s.e* of the hyomandibular branch of the VIIth nerve. *Gl. hm* marks the position of the hyomandibular ganglion. The spiracular thymus placode is now composed of more than one layer of epithelial cells, and among them leucocytes are more numerous. No. 629, II, 1, 14.

Fig. 63. A portion only of the left spiracular thymus-placode of an embryo of 28.25 mm. The stain here was iron-alum-haematoxylin. The epithelium is comparatively simple and here and there are leucocytes among its cells. No. 627, II, 3, 16.

Fig. 64. The left spiracular thymus-element of a young skate of 7 cm. Unlike the other thymus-elements of this period it is still attached to the branchial epithelium. In this instance it is a conical structure of epithelium containing here and there leucocytes. Here there are no trabeculae and no blood-capillaries. No. 255, VIII, 4, last section.

Fig. 65. The left spiracular thymus-element of an embryo of 54 mm. Here the whole element is a flattened plate bounded by two layers of epithelial cells, between which are leucocytes and numerous irregularly arranged epithelial cells. At *v* blood-capillaries. No. 245, IX, 1, 6.

Fig. 66. A contrast to Fig. 64 is afforded by this figure of the left spiracular thymus-element of an embryo of circa 56 mm. The whole structure here has a boundary of columnar epithelium to its outer side and one of flattened epithelial cells to its inner. The interior is occupied by leucocytes with trabeculae and blood-capillaries. No. 239, IX, 4th section, (frontal series).

Fig. 67. A section through the third right placode of an embryo of 34 mm. From the same embryo as Figs. 13, 17, 48 and 51. To show the emigration of leucocytes.

Fig. 68. The ninth section of eighteen through the 1. right placode of an embryo of 36 mm. Haematoxylin stain. No. 542, III, 3, 7.

Fig. 69. The sixth section of eleven through the 1. right placode of another embryo of 36 mm. No. 541, III, 4, last section but one.

# Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei.

Ein Beitrag zur Kenntniss der natürlichen Parthenogenese.

Von

**Dr. Alexander Petrunkevitsch.**

---

Hierzu Tafel 11—13.

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit bildet die Fortsetzung meiner Abhandlung: „Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei“<sup>1)</sup>. Nachdem ich dort die sichern Beweise der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen gegeben habe, setze ich dieselbe als festgestellte Thatsache voraus. DICKEL hat zwar seitdem mehrere Erwiderungen veröffentlicht, dieselben können aber in keinerlei Weise die Richtigkeit meiner Befunde zweifelhaft machen. Noch vor Kurzem hat er wieder zwei Aufsätze im Zoologischen Anzeiger<sup>2)</sup> veröffentlicht, auf die ich am liebsten gar nicht antworten würde, wenn sie nicht gerade in der eben genannten Zeitschrift gedruckt wären. Ich will nicht im Einzelnen auf seine Angriffe eingehen. Jeder Fachgenosse, der die erwähnten Aufsätze gelesen hat, wird sofort bemerkt haben, dass die meisten Einwände, die DICKEL erhebt, an Unkenntniss der Zellenlehre und der mikroskopischen Technik leiden.

Aber auch ein logischer Fehler ist in den DICKEL'schen Beweisen enthalten. Er sucht nämlich durch „Uebertragungsexperimente“ das Befruchtetsein der Drohneneier zu beweisen. Kann man aus Drohneneiern nachträglich Arbeiterinnen und aus Arbeiterinneneiern Drohnen erziehen, so ist es klar — so meint DICKEL — dass auch die Drohnen-

---

1) in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901.

2) DICKEL, FERD., a) Ueber PETRUNKEWITSCH's Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern; b) Ueber die Entwicklungsweise der Honigbiene. Beide Abhandlungen in: Zool. Anz., V. 25, 1901.

eier befruchtet sind. Aber selbst wenn die beiden Prämissen als richtig erwiesen wären, worauf DICKEL's Experimente gar keinen Anspruch machen können, da sie viele Fehlerquellen in sich bergen und nichts mehr als kühne und den Thatsachen nicht entsprechende Behauptungen darstellen, selbst dann wäre seine Schlussfolgerung logisch falsch. Es könnte auf Grund solcher Experimente nur das Eine behauptet werden, nämlich dass bei den Bienen die normaler Weise sich zu Männchen entwickelnden Eier auch zu Weibchen (und vice versa) erzogen werden können. Das wäre eine logisch richtige Schlussfolgerung. Das Befruchtetsein der Drohneneier kann aber auf keinen Fall aus den „Uebertragungsexperimenten“ geschlossen, geschweige denn bewiesen werden! Auf diesen logischen Fehler in der DICKEL'schen Construction habe ich schon in meiner ersten Arbeit hingewiesen. Nur die mikroskopische Untersuchung kann hier das entscheidende Urtheil fällen, und das hat sie besonders in der Geschichte mit den gefälschten Etiquetten sicherlich auch gethan. Deshalb stehen meine Beweise und mit ihnen die Thatsache der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen trotz der wiederholten Angriffe DICKEL's unerschüttert da, wie zuvor.

Ich habe aber auch viele Gründe, den Experimenten DICKEL's wenig Glauben zu schenken. DICKEL's Zeitangaben sind häufig ganz falsch, wie ich mich leider nachher überzeugen musste. Die Eierproben, die ich von DICKEL früher bezog und die z. B. als „nicht über 5 Stunden alt“ bezeichnet waren, zeigten oft weit entwickelte Stadien des Keimstreifens. Als ich nachher mir selbst das Material zu den weitem Untersuchungen aus den Bienenstöcken des Zoologischen Instituts zu verschaffen suchte und dabei von Herrn Dr. v. BUTTEL-REEPEN in der liebenswürdigsten Weise unterstützt wurde, musste ich bald zu unserer grössten Ueberraschung bemerken, dass das Blastoderm erst viel später gebildet wird. Unser Verfahren, das ich auf das wärmste empfehlen kann, war, wie folgt: Bei klarem, warmem Wetter wurde um 9 Uhr Morgens eine von Eiern ganz freie Drohnenwabe in die Mitte des Bienenstocks eingehängt. Nach 1 Stunde wurde die Wabe herausgenommen und die meistens noch in geringer Zahl vorhandenen, eben abgesetzten Eier durch Zeichen an der Wabenwand notirt. Die Wabe wurde dann wieder in den Stock eingehängt, und nach beliebiger Zeit konnte dann das Material fixirt werden. Die in solcher Weise von mir gewonnenen, ziemlich genauen Zeitangaben werden auf die verschiedenen Entwicklungsstadien folgender Maassen vertheilt:

Alter in Stunden	Entwicklungsstadium
3— 4	erste Furchungsspindel
4— 7	Furchung
7— 9	Heraustreten der Furchungskerne an die Peripherie
9—20	Ausbildung des Blastoderms
20—25	Blastoderm
25—36	Gastrulation
36—48	Ende der Gastrulation; Anlage der Mesodermröhren.

Diese meine Zeitangaben fallen mit denjenigen von DICKEL nicht im entferntesten zusammen. So beruht denn auch meine frühere Hinweisung auf einen Unterschied in der Schnelligkeit des Reifungsprocesses bei den Königindrohneneiern und den Arbeitsdrohneneiern höchst wahrscheinlich auf einer Täuschung, da mir zu der Zeit noch nur die DICKEL'schen Angaben vorlagen. Jeden Falls wäre eine Nachprüfung nöthig, zu der ich aber jetzt keine Zeit hatte, da ich meine ganze Aufmerksamkeit dem weitem Schicksal der Richtungskörper und somit viel ältern Stadien zugewandt habe.

Bei der Beurtheilung der weiter zu erörternden Bilder bediente ich mich immer der vergleichenden Methode, indem ich stets neben Schnitten durch Drohneneier auch solche durch befruchtete Eier, die sich im entsprechenden Stadium befanden, untersuchte. So konnte ich den etwa vorhandenen Unterschied in der Entwicklung der beiden leichter feststellen und sicherer verfolgen.

Es sei mir gestattet, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank Herrn Geheimrath AUGUST WEISMANN auszudrücken für das lebhafteste Interesse, welches er jedem kleinsten Fortschritt dieser oft mühseligen Arbeit schenkte.

### Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei.

Im befruchteten Bienenei gehen die Richtungskörper zu Grunde. Das war schon früher bekannt und ist auch von mir bestätigt worden.

Ganz anders ist das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Wir haben schon gesehen, dass hier der zweite Richtungskörper mit der innern Hälfte des ersten zusammenfließt und den sog. Richtungs-copulationskern mit der normalen Zahl (16) von Chromosomen bildet. Dieser Kern gestaltet sich bald zur Richtungs-copulationsspindel um und zerfällt in 2, dann 4 und endlich 8 doppelkernige Zellen. Diese Abkömmlinge der Richtungskörper, die ursprünglich an der Stelle des frühern „Richtungsplasmas“ im Blastoderm auf der Bauchseite des

zukünftigen Embryos liegen, wandern dann ins Innere des Eies hinein<sup>1)</sup>. Ich habe dann weiter die Vermuthung ausgesprochen, dass aus diesen doppelkernigen Zellen die Urogenitalzellen entstehen, konnte aber die Sache wegen der eingetretenen Herbstzeit nicht weiter verfolgen.

Im Frühjahr 1901 machte ich mich deshalb sofort wieder an die Arbeit. Die fehlenden Stadien wurden sehr bald beschafft, und die grosse Zahl der entsprechenden Bilder (ich habe im Ganzen 1800 Eier geschnitten) spricht für ihre Richtigkeit und ihr normales Vorkommen.

Wir sehen diese Abkömmlinge der Richtungskörper (*Rz*) auf der Fig. 1. Die Abbildung stellt einen Querschnitt durch ein Drohnenei in der Höhe des frühern Richtungsplasmas dar. Die Doppelkerne sind noch gut zu sehen, wenn auch nicht mehr so charakteristisch wie in den frühern Stadien. Denn jede Hälfte ist jetzt etwas gekrümmt und sucht mit der andern ein Bläschen zu bilden. Auch das Plasma, welches früher ziemlich geradlinig begrenzt war, bildet jetzt lange und feine Fortsätze, die vielleicht auf eine amöbenartige Bewegung hindeuten. Die 8 Zellen, von denen nur 6 abgebildet werden konnten, weil die 2 andern nicht in derselben Ebene liegen, sind eben im Begriff, sich in zwei Gruppen von je 4 Zellen zu trennen. Diese Vorbereitung zur Trennung ist deutlich durch die starke Plasmaeinschnürung gekennzeichnet.

Im nächsten Stadium, Fig. 2, finden wir dieselben Zellen (*Rz*) schon in zwei Gruppen getrennt. Diese Abbildung stellt einen frontalen Längsschnitt dar; nur so kann man mit Sicherheit die beiden Gruppen auf einem Schnitt sehen, da sie von der Bauchseite auf den Rücken am Blastoderm rechts und links zu gleicher Zeit zu wandern scheinen.

Die äussere Form des Plasmas dieser Zellen zeigt im eben besprochenen Stadium sehr grosse Aehnlichkeit mit der Form der Furchungskerne. Lange und dünne Fortsätze strecken sich nach allen Seiten hin aus. Die ursprüngliche Form der Kerne ist noch mehr verwischt, aber immer noch zu erkennen. Es wäre interessant, festzustellen, ob hier die Centrosomen auch gegen die Peripherie gerichtet sind, so wie es NOACK<sup>2)</sup> für die Furchungskerne der Musciden beschrieben hat.

1) Der ganze Vorgang ist in meiner schon citirten Arbeit abgebildet. Hierher gehören die Abbildungen in ihrer Folge: 9, 10, 11, 14, 12, 19, 21, 23, 24 und 25.

2) NOACK, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden, in: Z. wiss. Zool., V. 70, 1901.

Während in den vorhergehenden Stadien das Blastoderm aus einer Reihe von Zellen bestand, ist es hier deutlich doppelschichtig. Das kann gar nicht angezweifelt werden, da sowohl sagittale Längsschnitte wie auch Querschnitte dasselbe Bild geben. Diese Anordnung der Blastodermzellen in zwei Reihen kann als Vorbereitungsstadium zur Gastrulation betrachtet werden. Bald nehmen aber alle Zellen Cylinderform an, und dann befinden sie sich wieder nur in einer Reihe, wie es aus Fig. 3 zu ersehen ist. Ihr Plasma ist gleichmässig feinkörnig, nur auf der Rückenseite bemerken wir etwas abweichend gestaltete Zellen. Ihre innere, dem Dotter zugewandte Hälfte ist hell und ganz körnchenfrei, während die äussere Hälfte den übrigen Blastodermzellen ähnlich feinkörnig erscheint. Diese Zellen (*Am*) stellen die erste Anlage des Amnions dar.

In der Mittellinie des Rückens, dort wo die amnionbildenden Zellen bereits zu einer dünnen Hülle umgestaltet sind, finden wir eine Anhäufung von besonders gebauten Zellen, deren kleine Kerne im dunkel gefärbten Plasma liegen. Das sind die hierher gewanderten, aus dem Richtungscopulationskern entstandenen Zellen. Noch ist ihre Doppelkernigkeit theilweise zu beobachten, aber die meisten besitzen schon richtige runde Kerne, die von den Kernen des Blastoderms und von den stellenweise im Dotter bei der Blastodermbildung zurückgebliebenen Furchungskernen durch ihre geringere Grösse und dunklere Färbung abweichen. Die Abbildung zeigt ausserdem einen kleinen Haufen von „verirrten“ doppelkernigen Zellen, die auch von den Dotterkernen (*F'*) durch das dunkle Plasma leicht unterschieden werden können.

Was giebt uns die Ueberzeugung, dass diese Zellen, die jetzt in ziemlich grosser Menge am Rücken angehäuft sind, von denjenigen, die wir auf der Bauchseite an der Stelle des Richtungsplasmas gesehen haben, abzuleiten sind? Ist es bloss eine Vermuthung, oder kann es als sichere Thatsache betrachtet werden? Und können nicht auch andere Zellen diesen auf ihrem Wanderungsweg von der Bauch- auf die Rückenseite beigemischt sein? Wo finden wir einen Schlüssel zur Beantwortung dieser Fragen?

Dass es nicht die zurückgebliebenen Furchungskerne, die sich jetzt in die Dotterkerne umgewandelt haben, sein können, geht schon aus ihrer Gestalt hervor. Im Stadium, von dem die Rede ist, sind von den vereinzelteten Dotterzellen noch nur Kerne übrig geblieben; das Plasma um sie herum ist vollständig geschwunden. Die Kerne selbst sind gross und blass, mit sehr wenig Chromatin. Aber den

schlagendsten Beweis liefert der Vergleich mit dem entsprechenden Stadium der befruchteten Eier. Aehnlich vereinzelt, grosse, stark abgeblasste Dotterkerne kommen auch hier zu Gesicht (Fig. 4 *F*). Dagegen würden wir umsonst im befruchteten Ei nach den Zellen, die in Fig. 3 durch *Rz* bezeichnet sind, suchen. Wie unsere Fig. 4 zeigt, fehlen sie hier vollständig. Dicht unter dem Amnion an der entsprechenden Stelle liegt der Dotter, der immer ganz frei von Zellen ist.

Es sind also thatsächlich Abkömmlinge der Richtungkörper. Sie haben sich unterwegs vermuthlich durch Karyokinese vermehrt, obgleich ich in diesem Stadium keine Mitosen gesehen habe. Die Stelle am Rücken, wo sie sich angesammelt haben, liegt ungefähr in der gleichen Höhe mit dem Richtungsplasma, d. h. dort, wo die Kopffalte auf der Bauchseite beginnt, wie wir es bereits früher gesehen haben. Diese Lage ist am besten auf sagittalen Längsschnitten zu ermitteln. Einen solchen stellt Fig. 7 dar. Wir sehen hier, dass die erwähnten Zellen an der Stelle liegen, wo am Rücken das Amnion sich zu bilden beginnt und die Kopffalte endet. Das Amnion hat noch nicht die später für dasselbe charakteristische Umgestaltung der Zellen erfahren. Dagegen beginnt die Bauchseite des Blastoderms den Keimstreifen zu bilden und sich zur Gastrulation vorzubereiten. Auch hier finden wir noch im Dotter zerstreute Kerne, deren Aussehen aber von den *Rz*-Zellen sehr abweicht.

Der Process der Gastrulation ist schon von GRASSI genau beschrieben und abgebildet. Ich könnte deshalb nichts Neues zu seinen Beobachtungen hinzufügen. Da er aber an befruchteten Eiern arbeitete, so schien es mir von Interesse, Bilder von den entsprechenden Stadien der Drohneneier zu geben (Fig. 5 u. 6). Wir finden in beiden Stadien die *Rz*-Zellen wieder, scheinbar an derselben Stelle wie im vorhergehenden Stadium; in Wirklichkeit aber befinden sie sich jetzt dem hintern Eipol viel näher. Sie sind eben der Mittellinie entlang am Rücken hinunter geglitten, was ihnen gerade dadurch erleichtert wird, dass das Amnion hier schon zu einer dünnen Membran umgestaltet ist, während es links und rechts von der Mittellinie noch aus gewöhnlichen Blastodermzellen gebildet ist. Die Fig. 6 zeigt ausserdem die jetzt schon eingetretene scharfe Sonderung zwischen dem Keimstreifen und dem jungen Amnion. Die Gastrulation ist hier beendet, das Ektoderm wieder vollständig geschlossen und das Mesoderm von ihm deutlich abgegrenzt. Selbstverständlich fehlen bei den befruchteten Eiern die *Rz*-Zellen auch in diesen und in allen nächsten Stadien.

Das weitere Hinuntergleiten der *Rz*-Zellen wird besonders auch dadurch erleichtert, dass der Keimstreifen immer mehr den Dotter umwächst. Die Fig. 8 stellt uns ein solches Stadium dar. Das Amnion ist hier schon vollständig ausgebildet und geschlossen. Seine Zellen sind lang und spindelförmig ausgezogen. Ueber ihm ist auch die Dotterhaut noch deutlich zu sehen. Der Keimstreifen beginnt sich zu segmentiren, was durch die wellenartigen Eindrücke gekennzeichnet wird. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen des Keimstreifens sind nicht mehr zu beobachten. Diese liegen jetzt im Ektoderm meistens in 2 oder 3 Schichten über einander. Auf der Rückenseite gehen sie allmählich in eine Schicht über; auf diese Weise umwächst das Ektoderm allmählich den Dotter, und dort, wo sein Ende noch frei auf dem Dotter aufliegt, bemerken wir die *Rz*-Zellen, die hier in grosser Menge angesammelt sind. Dicht über ihnen sehen wir auch die Anlage des Mitteldarmepithels (*Md*). Obgleich GRASSI dasselbe aus dem Entoderm entstehen lässt, so glaube ich, dass es viel einfacher ist, anzunehmen, dass das Mitteldarmepithel bei der Biene aus dem Mesoderm entsteht. Es ist ja dieselbe mesodermale Schicht, die auf der Bauchseite unter dem Ektoderm liegt und den Dotter vom vordern und hintern Eipol umwächst. Erst später trennt sie sich vom übrigen Mesoderm los und wird zum Aufbau des Mitteldarmepithels verbraucht. Diese Anschauung würde sich allerdings mit der Keimblättertheorie in Widerspruch setzen, wir kennen aber schon ein Beispiel, wo sie durch directe Beobachtung stark erschüttert wird. So hat vor Kurzem DEGENER<sup>1)</sup> gezeigt, dass das Mitteldarmepithel bei *Hydrophilus* aus dem Ektoderm entsteht.

Auf solche Weise dem Rücken entlang gleitend, gelangen die *Rz*-Zellen in den Bereich der mittlern Bauchsegmente. Auch hier noch vermehren sie sich rege durch Theilung. Solche Theilungen habe ich in Fig. 9 abgebildet. Man sieht, wie die Kerne immer ähnlicher denjenigen werden, die im Dotter noch hier und da zu finden sind. Sie sind grösser geworden und blassen stark ab. Aber um sie herum ist immer noch Plasma angehäuft, und manche der Zellen scheinen jetzt auch eine dünne Membran zu besitzen.

Bis jetzt war es ziemlich leicht, diese Zellen zu verfolgen; von nun an wird aber die Sache immer schwieriger. Von dem Ektoderm und dem Mitteldarmepithel überholt, gelangen sie zwischen diese beiden

---

1) DEGENER, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darms von *Hydrophilus piceus*, in: Z. wiss. Zool., V. 68.

(Fig. 10 *Rz*). Nur das sorgfältigste Studium aller Uebergangsstadien erlaubt uns, mit Sicherheit zu behaupten, dass die Zellen, die hier mit *Rz* bezeichnet sind, wirklich dieselben Abkömmlinge der Richtungskörper sind, die wir bis dahin kennen gelernt und in ihrer so complicirten Wanderung verfolgt haben. Ihr Aussehen erinnert gar nicht mehr an die doppelkernigen Zellen. Die Kerne und das Zellplasma sind jetzt ganz blass, ja oft sogar blasser als die übrigen Zellen des Embryos. Das darf aber uns nicht wundern, da wir diese Umgestaltung von Beginn an Schritt für Schritt beobachten konnten. Leider ist es unmöglich, entsprechende Abbildungen zu geben, da bei starker Vergrößerung das Sehfeld sehr klein ist und der ganze Embryo nicht aufgezeichnet werden kann; bei schwacher Vergrößerung aber werden diese Zellen überhaupt kaum sichtbar, und man könnte ihre charakteristischen Eigenschaften nicht genügend hervorheben.

Gerade aber ihre Lage zwischen dem Ektoderm, das jetzt ganz geschlossen ist, und dem Mitteldarmepithel erleichtert unsern Zellen ihre weitere Wanderung. Die grosse Spannung, die im Ei herrscht, erlaubt ihnen nicht, in der Mittellinie der Rückenseite längere Zeit zu verweilen. Das Mitteldarmepithel legt sich ganz fest an das Ektoderm, und die Zellen werden in zwei Gruppen vertheilt, von denen jede in den kleinen Raum zwischen dem Ektoderm, dem Mitteldarmepithel und dem Mesoderm gelangt. Fast möchte man glauben, dass die Zellen durch diesen Druck einfach an die Seiten gepresst werden, wenn nicht eine so grob mechanische Erklärung mit der Prädestination dieser Zellen in Widerspruch stehen würde. Denn wenn auch complicirte chemische und physikalische Kräfte daran betheiligt sind, so wäre es doch kaum möglich, in so einfacher Weise die strenge Bahn, der die Zellen bis hierher folgten, zu erklären.

In Fig. 11 ist im Querschnitt ein Theil eines Drohnenembryos abgebildet. Wir sehen das Cölo (Coe) oder die Mesodermröhre, wie sie vielleicht richtiger von CARRIÈRE für die Mauerbiene benannt wurde. Das splanchnische Blatt des Mesoderms ist schon angelegt. Wir finden diese Anlage in dem Wulst (*sp*), der von dem Vorderende der innern Wand der Mesodermröhre zu wachsen beginnt. Noch hat ihn das Mitteldarmepithel nicht berührt. Dieses (*Md*) umwächst allmählich den Dotter, indem seine freien Enden gegen die Mittellinie der Bauchseite verschoben werden. In derselben Richtung wachsen auch die beiden Hälften des splanchnischen Blattes, die sich dann auf dem Bauche treffen und hier verschmelzen. Gegen den Rücken dagegen wächst es nicht frei, sondern wird so zu sagen von dem Mesoderm

mitgeschleppt und schliesst hier den Darm erst in dem Augenblick ein, wenn auch die Cardioblasten das Herz gebildet haben.

An den Mesodermröhren angelangt, beginnen nun unsere Zellen in dieselben einzudringen. Sie quetschen sich zwischen den Zellen der Cöломwand durch, wie es Fig. 12 darstellt. Etwas blasser als die Mesodermzellen gefärbt, sind sie deutlich von den letztern zu unterscheiden. Selbstverständlich kommen in einen Schnitt nur wenige, hier gerade 3 Zellen zu liegen, in Wirklichkeit aber findet dieser Process in 4 Bauchsegmenten statt.

Noch einen Schritt weiter, und die Zellen, die ich von nun an mit *Ug* bezeichne, dringen in die beiden Mesodermröhren, rechts und links ein, legen sich fest an einander und bilden so die Anlage der Geschlechtsdrüsen (Fig. 13 *Ug*). In meiner frühern Arbeit habe ich auf Grund der Arbeiten von CARRIÈRE und GRASSI, in Analogie mit den Befunden von HEYMONS an *Phyllostromia germanica* angenommen, dass die Urogenitalzellen in der Wand der Cölomsäckchen (Mesodermröhre) liegen, und habe eine Abbildung gegeben, in der ich eine solche vermuthliche Urogenitalzelle darstellte. In sehr vorsichtigen Ausdrücken habe ich schon damals darauf hingedeutet, dass diejenigen Zellen, die ich als Urogenitalzellen betrachtete, von den Richtungskörpern abstammen und in die Wand der Mesodermröhren einwandern. Damals fehlte es mir aber an entsprechenden Stadien, um es mit Sicherheit zu behaupten. Lange suchte ich deshalb nach diesen Stadien, bis ich schliesslich einsehen musste, dass die in fig. 27 von mir abgebildete Zelle keine Urogenitalzelle ist. Es ist vielmehr einfach eine sich zur Theilung vorbereitende Mesodermzelle. Deshalb besitzt sie einen so grossen Kern und ist fast doppelt so gross wie die andern. Solche Bilder finden wir häufig an den verschiedensten Stellen des Embryos und in den verschiedensten Gewebeanlagen. Manchmal findet eine solche Zelle keinen Platz mehr in der Reihe der andern Zellen, und dann sieht man sie aus diesen hervortreten, wie z. B. die im Asterstadium sich befindende Ektodermzelle in Fig. 17 oder auch die zum splanchnischen Blatt gehörende, deren äusserer Rand in die Mesodermröhrenwand wie eingedrückt erscheint.

Hatte ich mich aber früher in der Beurtheilung des erwähnten Bildes geirrt, so war doch die Vermuthung richtig, dass die Zellen, deren Ursprung aus dem Richtungscopulationskern ich nachgewiesen habe, complicirte Wanderungen im Ei durchmachen. Nur gelangen sie schliesslich nicht in die Wand der Mesodermröhren, sondern in das Lumen derselben und bilden hier die Anlage der Genitaldrüsen.

Sie nehmen bald an Umfang zu. In Fig. 14 *Gz* finden wir sie schon vollständig ausgebildet, wenn auch noch nicht an ihrer definitiven Stelle an der Rückenseite des Embryos. Links von den Genitalzellen sehen wir die Anlage für das Pericardialseptum, das aus der äusseren Wand der Mesodermröhre entstanden ist (*Ps*). Die innere Wand ist auch viel dünner geworden und wird zur epithelialen Hülle (*h*) der Drüse umgebildet. Die vordere Wand giebt die sog. Cardioblasten, die hier in grosser Zahl vorhanden sind und, wie auch bei andern Insecten, das Herz bilden<sup>1)</sup>. Ein noch vorgerückteres Stadium zeigt uns Fig. 15. Die Cardioblasten haben sich von den übrigen mesodermalen Bildungen abgetrennt und sind schon ganz nahe an einander

---

1) In einer frühern Arbeit habe ich die Entstehung des Herzens bei *Agelastica alni* beschrieben (in: Zool. Anz., V. 21, 1898). Das Herz entsteht bei diesem Käfer auch aus Cardioblasten. Ein wesentlicher Unterschied besteht aber darin, dass bei der Biene das Herz von Anfang an vom Mitteldarm getrennt gebildet wird, während es bei *Agelastica* bis zum Moment seiner Schliessung mit diesem in Zusammenhang steht. Die Ursachen davon liegen darin, dass bei der Biene das Mitteldarmepithel vom Rücken gegen den Bauch zu den Dotter umwächst, also in entgegengesetzter Bewegung wie die Cardioblasten sich befindet. Bei *Agelastica* dagegen ist das Darmepithel am Bauch viel früher geschlossen, und, den Dotter umwachsend, bewegt es sich mit den Cardioblasten zusammen dem Rücken zu. LECAILLON hat mir den Vorwurf gemacht, dass ich zu grossen Werth auf den beschriebenen Zusammenhang des Herzens mit dem Mitteldarm bei *Agelastica* lege. Er schreibt: „Quant au canal (?) gastrovasculaire qui existe au moment où les cardioblastes sont réunis par leur bord dorsal et pas encore par leur bord ventral, il n'a pas de signification spéciale; il ne représente qu'une phase du développement du vaisseau dorsal. Il est dû seulement à la diminution de l'espace qui, aux stades un peu plus jeunes, sépare les deux lignes latérales de cardioblastes. Mais il ne joue aucun rôle.“ . . . Ich muss dieser Meinung LECAILLON's jetzt beitreten. Wie bei der Biene, so fehlt wohl auch bei vielen andern Insecten der Zusammenhang zwischen Darm und Herz. Was die andere Frage bei der Bildung des Herzens betrifft, nämlich den Ursprung der Blutkörperchen, die ich in Einklang mit TICHOMIROFF bei *Agelastica* von den Dotterzellen herzuleiten versucht habe, so sehe ich nicht ein, warum es LECAILLON bestreitet. Jeden Falls wäre es sehr schwer zu beweisen, dass diejenigen Dotterzellen, welche hier in das Herzlumen gelangen, zu Grunde gehen und sich nicht zu Blutkörperchen umbilden können. Bei der Biene, wo das Eindringen der Dotterzellen in das Herz durch das am Rücken und bald auch von den Seiten geschlossene Mitteldarmepithel unmöglich gemacht wird, entstehen die Blutkörperchen allerdings aus Mesodermzellen.

gerückt. Die Muscularis des Mitteldarms (*sp*) folgt den Cardioblasten auf dem Wege. Sie zieht mit sich das Pericardialseptum und die Genitaldrüse, die durch eine dreieckige Zelle an der Verbindungsstelle des Pericardialseptums mit der Muscularis befestigt ist.

Am Ende des 3. Tages ist im Drohnenei die junge Larve oder Made schon vollständig ausgebildet. Fig. 18 stellt uns einen Querschnitt durch ein Ei in diesem Stadium dar. Die Zellen der Hypodermis (*Ek*) haben ihre definitive Form erreicht, während sie früher am Rücken den Amnionzellen ähnlich sahen. Das Mitteldarmepithel ist an der Bauchseite geschlossen, und die Muscularis umgiebt jetzt den Darm von allen Seiten. Mit ihrer Schliessung am Rücken und mit der Ausbildung des Herzens (*C*) gelangen auch die Genitaldrüsen (*Gz*) in ihre definitive Stellung. Unter dem Pericardialseptum gelegen, sind sie von ihrer epithelialen Hülle (*h*) umgeben. Diese wird mittels einer Membran, die aus den dreieckigen Zellen entstanden ist, zusammen mit dem Pericardialseptum (*ps*) an der Bauchseite des Herzens befestigt.

Um den Bau der Genitaldrüse bei der Drohnenlarve noch klarer darzustellen, habe ich in Fig. 19 auch einen sagittalen Längsschnitt durch dieselbe abgebildet. Wir finden hier in derselben Reihenfolge von aussen nach innen die Hypodermis (*Ek*), die aus dem somatischen Blatt des Mesoderms entstandenen Längsmuskeln (*so*), das jetzt ganz dünne Pericardialseptum (*Ps*), die dorsale und ventrale Wand der epithelialen Hülle (*h*), in deren Mitte die Genitalzellen (*Gz*) liegen, und endlich die Muscularis (*sp*) und das Epithel (*Md*) des Mitteldarms. Durch die Ziffern sind die Abdominalsegmente angegeben. Wie aus der Abbildung zu ersehen ist, bilden jetzt die Genitalzellen einen langen, gewundenen Strang. Sie sind viel grösser als die übrigen Zellen des Körpers. Ihr Plasma ist etwas heller gefärbt, und die Kerne sind gross und rund. Die Zellen der epithelialen Hülle sind dagegen sehr dunkel gefärbt. Wo die Genitaldrüse faltenähnlich zusammengelegt ist, da sind die Zellen der Hülle mit langen Fortsätzen versehen, die bis an die Genitalzellen reichen. Sie dienen somit als Stützzellen für diese. Es ist nicht leicht, ihre wirkliche Form im Raum zu ermitteln. Auf dem Schnitt sehen sie dreieckig aus, werden aber wohl pyramidenförmig sein. Die Spitze der Pyramide wäre dann der eben besprochene Fortsatz, während die Basis am Aufbau der Hülle selbst Theil nimmt. Die andern Zellen der Hülle sind spindelförmig. Wie aus diesem Längsschnitt zu ersehen ist, sind die Genitalzellen in einer Schicht gereiht, und wenn sie auf den Querschnitten

mitunter auch in zwei bis drei Reihen angeordnet erscheinen, so kommt das daher, dass es offenbar Schnitte aus derjenigen Gegend sind, wo die Genitalzellen eine Falte bilden.

Endlich habe ich bei schwacher Vergrößerung einen unter einem kleinen Winkel zur Symmetrieebene geführten Sagittalschnitt abgebildet. Derselbe hat in Folge dessen das Nervensystem und die Genitaldrüse zu gleicher Zeit getroffen (Fig. 20). Das Präparat selbst war mit Hämatoxylin gefärbt, aber der Deutlichkeit halber habe ich die Abbildung vielfarbig gehalten. Es ist eine bereits zum Ausschlüpfen aus dem Ei fertige Larve. Wir sehen noch das Chorion und das Amnion. Der Mitteldarm ist noch geschlossen, und in seinem Innern sieht man den Dotter. Vom Vorderdarm ist er durch eine Zellenreihe getrennt, vom Hinterdarm durch zwei Zellenreihen, von denen die eine durch das Mitteldarmepithel, die andere durch das Hinterdarmepithel gebildet wird. Die Genitaldrüse liegt in Form eines wellenartigen Stranges im 3., 4., 5. und 6. Abdominalsegment, und ich muss gleich hinzufügen, dass sie bei einer weiblichen Larve genau dieselbe Lage einnimmt. GRASSI meint zwar, dass die Genitaldrüse sich vom 4. bis zum 8. Bauchsegment erstreckt. Mehrere männliche und weibliche Larven, die ich darauf hin untersucht habe, überzeugten mich aber, dass die Genitaldrüse so gelegen ist, wie ich sie abgebildet habe. Der Unterschied in der Beobachtung mag in den inzwischen verbesserten Methoden liegen. Die Krümmung der Larve, wie sie gewöhnlich nach Verlassen der Eihüllen eintritt, könnte kaum genügen, um eine solche Verschiebung der Drüse zu bewerkstelligen, da sie ihrer ganzen Länge nach, wie wir oben geschildert haben, mittels einer Membran am Herzen befestigt ist.

Ganz anders ist die Entwicklung der Genitaldrüsen in befruchteten Bieneneiern. Im freien Raum, der vom Mitteldarmepithel, dem Ektoderm und der vordern Wand der Mesodermröhre gebildet wird, kommen zwar auch Zellen vor; da aber die Richtungskörper in solchen Eiern regelmässig zu Grunde gehen, so ist die Herkunft dieser Zellen eine andere, und zwar, wie wir gleich weiter sehen werden, stammen sie vom Mesoderm. Eine solche Zelle ist auch in Fig. 17 abgebildet. Diese Zellen sind aber im befruchteten Ei viel geringer an Zahl als die mit *Rz* bezeichneten Zellen der Drohneneier, die an denselben Ort gelangen. Zudem konnte ich nie ein Eindringen dieser Zellen in die Mesodermröhre beobachten, so wie es in Fig. 12 für die Drohneneier abgebildet ist.

Im befruchteten Bienen- und Drohneiei entstehen die Genitaldrüsen aus Mesodermzellen, die in die Mesodermröhren von der Bauchseite her eindringen (Fig. 17 *Ug*). Hier bildet sich ein Spalt, so dass die Mesodermröhre einer hintern Wand entbehrt. In diesen Spalt ragen nun Zellen hinein, die weiter unten mit dem Mesoderm einen gemeinsamen Complex bilden. Es wäre übrigens auch möglich, dass es die losgetrennte hintere Wand selbst ist. In der Mesodermröhre angelangt, wandeln sich die Mesodermzellen hier ganz ähnlich um, wie wir es schon für die Drohneieier beschrieben haben. Unsere Abbildung (Fig. 17) zeigt auch, dass alle andern Theile im befruchteten Ei genau ebenso wie im unbefruchteten gestaltet sind. Wir sehen das Mitteldarmepithel (*Md*), dessen freies Ende gegen die Mittellinie der Bauchseite wächst; der Fortsatz (*sp*) der Mesodermröhrenwand bildet das splanchnische Blatt, aus dem sich die Muscularis des Darms entwickelt. Aus der innern Wand entsteht die epitheliale Hülle der Genitaldrüse der Larve, aus der vordern die Cardioblasten und die Membran, welche die Drüse am Herzen befestigt; aus der äussern Wand der Mesodermröhre entsteht endlich das Pericardialseptum und die Muskeln.

Somit wäre die Entstehung der Genitalzellen aus den Richtungskörpern bei den Drohnen bewiesen und damit der Unterschied in der Entwicklung der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen festgelegt, wenn nicht ein Umstand die Sicherheit des Beweises trüben würde. Betrachten wir nämlich einen sagittalen Längsschnitt (Fig. 16) durch ein Drohneiei im Stadium, wenn das Stomodäum angelegt ist, so sehen wir Folgendes: Im zukünftigen Kopfe des Embryos, über dem freien Raum, in den das Gehirn zu liegen kommt, befindet sich dicht unter dem Ektoderm eine Schicht von mesodermalen Zellen, meistens von spindelförmiger Gestalt. Diese Zellen lösen sich nun von ihrem ursprünglichen Lager los und fallen in den Raum zwischen dem Ektoderm und dem Mitteldarmepithel am Rücken, d. h. sie gelangen gerade an den Ort, wo wir auch die aus den Richtungskörpern entstandenen Zellen gesehen haben. Mit diesen können sie von dort in den dreieckigen Raum vor der Mesodermröhre gelangen, und sie sind es sicher, die wir hier im befruchteten Ei auch gesehen haben (Fig. 17). Bei den befruchteten Eiern dringen sie nicht in die Mesodermröhre hinein, was ich schon oben erwähnt habe. Ist es aber so auch bei den Drohneieiern? Oder können diese Zellen, mit den andern Zellen vermenget, in die Mesodermröhren doch eindringen, um hier am Aufbau der männlichen Geschlechtsdrüsen auch Theil zu nehmen? Alle meine

Versuche, durch künstliche Färbung diese Zellen von andern auffällig zu unterscheiden, misslangen. Zudem geht auch ihre ursprüngliche spindelförmige Gestalt verloren, und so müssten denn diese Fragen unentschieden bleiben. Mir scheint aber, dass die vergleichende Methode gerade in der Entscheidung dieser Fragen Ausschlag gebend ist. Die Zahl der Zellen, die nach der Bildung der Genitalanlage im freien Raum vor der Mesodermröhre im Drohnenei zurückbleiben, entspricht ungefähr der Zahl der Zellen im befruchteten Ei, die sich an derselben Stelle befinden. Dieser Umstand und die Thatsache, dass die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsdrüsen auf ganz andern Wege erfolgt, dass sie nämlich von mesodermalen Zellen, die in die Mesodermröhren durch die Hinterwand eindringen, aufgebaut werden, während bei den Drohneneiern es diejenigen Zellen sind, welche durch die Vorderwand in die Mesodermröhre gelangen, giebt der Auffassung, dass alle männlichen Geschlechtszellen von dem Richtungsopulationskern in directer Folge abstammen, einen sichern Boden.

Es ist von grossem Interesse, die Vorgänge, die ich im Drohnenei beobachtet habe, an andern Objecten zu bestätigen, und zwar an solchen parthenogenetischen Eiern, die auch zwei Richtungskörper bilden. Ich blieb zuerst bei *Artemia salina* stehen, wo nach den Untersuchungen von BRAUER in den Subitaneiern manchmal zwei Richtungskörper gebildet werden, von denen der zweite aber wieder mit dem Pronucleus verschmilzt. Viele Hunderte von Bildern haben mir aber klar gezeigt, dass dieser sogen. zweite Modus von BRAUER auf pathologische Vorgänge im Ei zurückzuführen ist. Verschiedene andere pathologische Zustände schildert selbst BRAUER in genügender Menge, um sich von dem häufigen Auftreten solcher Missbildungen ein Bild zu machen. Ueberall, wo ich normal entwickelte Eier zu Gesicht bekam — meine Untersuchungen erstreckten sich leider nur auf die Dauereier, da die Thiere im Aquarium keine Subitaneier hervorbringen wollten — überall wurde nur ein Richtungskörper gebildet.

Ein anderes Object, das mir in grösserer Zahl zur Verfügung stand, waren verschiedene Blattlausarten. Besonders günstig schien mir *Rhopalosiphum nymphaeae* zu sein, da diese Art auf den Pflanzen in unsern Tümpeln während der warmen Herbstmonate in ungeheuren Massen auftrat. Obgleich BLOCHMANN seiner Zeit nur ein Richtungskörperchen bei den viviparen Aphiden constatiren konnte, so glaubte ich doch, dass seine Resultate nachgeprüft werden müssten. Ich wählte zu diesem Zweck die letzte vivipare Herbstgeneration, aus der also

auf parthenogenetischem Weg ovipare Weibchen und Männchen entstehen mussten. Lag es an der Conservirung, oder hatte ich die passende Zeit versäumt, aber unter Hunderten von Eiern konnte ich nur 2 finden, bei denen noch der erste Furchungskern vorhanden war. Solche Stadien habe ich in den Figg. 21 und 22 abgebildet. Die erste stellt sicher die Richtungscopulationsspindel dar, und daraus müssen wir, nach Analogie mit den Bieneniern und der *Rhodites rosae*, schliessen, dass bei *Rhopalosiphum nymphaeae* 2 Richtungskörper gebildet werden, von denen das 1. sich wieder theilt, und dass die innere Hälfte des 1. Richtungskörpers in Copulation mit dem 2. Richtungskörper tritt. Was die Fig. 22 angeht, so sind hier zwei Möglichkeiten vorhanden: entweder ist es das Stadium der Copulation der Richtungskörper oder die aus dem Richtungscopulationskern entstandenen ersten 2 Zellen. Ich bin geneigt, die letzte Möglichkeit als der Wirklichkeit näher zu betrachten. Einerseits spricht dafür das Aussehen des Chromatins in den beiden Zellen, das so angeordnet ist wie nach einer eben vollbrachten Theilung. Andererseits stammt dieses Ei aus einem Ovarium, welches schon viel weiter vorgeschrittene Stadien enthielt als dasjenige, welchem das in Fig. 21 abgebildete Ei entnommen war. Die ausserordentlich kleinen Verhältnisse erlaubten mir aber nicht, das weitere Schicksal der Richtungskörper bei den Aphiden zu verfolgen, so dass ich den Gedanken, die bei der Biene aufgeworfenen Fragen an andern Formen zu prüfen, wenigstens vorläufig aufgeben musste.

### Vergleich mit andern Thieren.

Die Keimbahn im Drohnenei und ihre Erklärung.

Die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Insecten ist schon öfters Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Historische Zusammenstellungen haben BALBIANI, WITLACZIL und HEYMONS gegeben, deshalb will ich mich darüber kurz fassen.

Die Lehre von den Keimblättern lenkte lange Zeit die Aufmerksamkeit der Gelehrten auf sich, und dadurch ist es zu erklären, dass die meisten Arbeiten darauf hinauslaufen, die Entwicklung der Geschlechtsorgane bis zu ihrem Ursprung aus dem einen der Blätter zu verfolgen. Wenn wir von den viviparen Rhynchoten und den Dipteren absehen, bei welcher letztern in den Polzellen die erste Anlage der Geschlechtszellen, deren Ursprung hier schon auf das Blastodermstadium oder sogar noch früher zurückverlegt ist, gegeben ist, so

stimmen alle andern Arbeiten darin überein, dass die Urogenitalzellen zum ersten Mal erst dann als solche zu unterscheiden sind, wenn bereits die Cölomsäckchen ausgebildet sind. In der Mesodermwand dieser Cölomsäckchen fallen sie bei manchen Insecten durch ihre grössern Dimensionen, im Vergleich mit den andern Zellen, auf. Mit Ausnahme von CHOŁODKOWSKY, der sie auf eingewanderte Dotterzellen zurückzuführen sucht, stimmen alle andern Forscher darin überein, dass es differenzirte Mesodermzellen sind. Am Eingehendsten hat sie HEYMONS für *Phyllostromia germanica* beschrieben: „Gerade wie in den frühern Entwicklungsstadien sich einzelne Mesodermzellen in Genitalzellen umbildeten, so vollzieht sich auch nach der Bildung der Cölomsäcke dieser Umbildungsprocess noch weiter, indem auch jetzt noch Mesodermzellen, welche nunmehr in Form einer Epithelschicht einen Abschnitt der Leibeshöhle umschliessen, sich in Genitalzellen umwandeln.“ Nun beginnt eine Wanderung der Genitalzellen. Zuerst nehmen sie Platz zwischen Dotter und Mesoderm, nachher „gelangen sie in die Leibeshöhle hinein und liegen in derselben der Dissepimentwand zunächst noch angelagert“. Dann verlassen sie „wieder die Leibeshöhle, um sich in eine andere Ursegmentwand einzulagern. Doch ist hierbei zu berücksichtigen, dass die Einwanderung der Genitalzellen nur längs der Mittellinie der dorsalen Ursegmentwände stattfindet, gleich weit von dem medialen wie von dem lateralen Ende derselben entfernt.“

In ähnlicher Weise, aber ohne Wanderung der Genitalzellen, beschreiben CARRIÈRE u. BÜRGER die Entstehung der Genitaldrüsen bei der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria*). Wir lesen hier: „Immerhin sind bei *Chalicodoma* die Geschlechtszellen erkennbar, kurz nachdem die Mesodermröhren sich in den betreffenden Segmenten gebildet haben und ehe das Hinterende der Mittelplatte abgeschnürt ist, also recht frühzeitig.“ „In der dorsalen Wand der Mesodermsäcke des 3., 4. und 5. Hinterleibssegments, etwas von dem äussern Rand entfernt, vergrössern und vermehren sich einige Zellen und neigen sich mit ihren innern Enden einem gemeinsamen Mittelpunkt zu, so dass ein kleiner, eiförmiger Körper entsteht, der sich zunächst nur unvollkommen, später deutlicher von den benachbarten Zellen abgrenzt. Sowie die junge Geschlechtsanlage sich soweit herausgebildet hat, ragt sie gegen den Dotter zu nicht unbedeutend über die dorsale Fläche des Mesoderms hervor, während sie zugleich den Innenraum derselben fast ganz ausfüllt.“

Was speciell die Entwicklung der Genitaldrüsen bei der Honig-

biene betrifft, so sind wir nur auf die Arbeit von GRASSI angewiesen. Dieser Forscher konnte schon ziemlich genau das erste Auftreten der Genitalanlagen feststellen. Mehr wäre auch kaum möglich bei der Schwierigkeit der Technik und der Kleinheit des Objects, dessen einzelne Elemente unter einander ausserordentlich ähnlich sind. Die Beschreibung, die GRASSI giebt, entspricht in grossen Zügen dem, was HEYMONS über *Phyllostromia germanica* und CARRIÈRE über *Chalicodoma* sagen: „Sono formazione mesodermica; nascono press' a poco ai confini tra il foglietto superficiale e il foglietto profondo del mesoderma: sono al loro primo apparire addossati ai cordoni cellulari che formano il vaso dorsale. Poco dopo che essi si sono formati, si trovano compressi nell'angolo dorsale fatto dal foglietto superficiale col foglietto profondo“.

Vergleichen wir diese Beschreibungen mit dem, was wir oben von der Entwicklung der Genitaldrüsen bei Drohnen und Arbeitsbienen angegeben haben, so finden wir, dass dieselben in verschiedenen Punkten von einander abweichen. Während GRASSI, HEYMONS und CARRIÈRE die Urogenitalzellen in den Cölomwänden und Dissepimenten entstehen und erst dann in die Cölomsäckchen resp. Mesodermröhren hineinragen lassen, wenn sie bereits einen compacten Körper bilden, diesen Vorgang also auf rein passive, mechanische Ursachen zurückzuführen suchen, weil ihrer Meinung nach die so herangewachsene Genitaldrüse keinen Platz mehr in der Mesodermwand findet, konnte ich bei den Drohneneiern wie bei den Arbeitsbieneneiern feststellen, dass die Urogenitalzellen bei den erstern durch die Dorsalwand, bei den letztern durch die Ventralwand in die Mesodermröhre hineinwandern, ein Process, welcher also auf keinen Fall bloss durch Raumangel erklärt werden könnte. Vielmehr haben wir es hier mit einer Erscheinung zu thun, die darauf hinweist, dass uns hier besondere, von allen andern Zellen des Körpers abweichende Zellen vorliegen, deren Schicksal durch ihren innern Bau prädestinirt ist. Denn einfache Raumverschiebungen könnten nicht dazu ausreichen, diese Zellen zu Urogenitalzellen zu stempeln, und der Stoffwechsel müsste in ihnen und in den benachbarten Mesodermzellen annähernd gleich sein, wenn ihr innerer Bau auch ein gleicher wäre. Ein solcher Unterschied im Bau kann aber nur dann begrifflich gemacht werden, wenn wir uns die betreffenden Zellen mit Keimplasma ausgestattet denken. Somit gelangen wir zu der Vorstellung von der Continuität des Keimplasmas, wie sie durch die Keimbahnen veranschaulicht wird.

Seitdem WEISMANN zum ersten Mal den Gedanken von der Con-

tinuität des Keimplasmas geäußert hat, sind bereits 16 Jahre verflossen. Allgemein dürfte der Kampf um die WEISMANN'sche Hypothese bekannt sein. Sie wurde von vielen Seiten angegriffen, fand aber auch viele Bestätigungen. Besonders schön wurde die Keimbahn bei *Cyclops* von HÄCKER klargelegt. Bei *Cyclops* tritt die Scheidung in somatische Zellen und Keimzellen schon bei der 1. Furchungstheilung auf und kann bis zur Anlage der Geschlechtsorgane verfolgt werden. „Durch die zunehmende Phasendifferenz wird von der 1. Furchungstheilung an eine bestimmte Folge von Zellen als Keimbahn gekennzeichnet.“ „Die Körnchenzellen (d. h. die Körnchen producirenden Zellen) stellen die Etappen der Keimbahn dar.“

Wie sind aber vom Standpunkt der Hypothese von der Continuität des Keimplasmas die Erscheinungen bei der Entwicklung der Bieneier zu erklären? Ist in Wirklichkeit ein tiefer Unterschied in den Keimbahnen der befruchtungsbedürftigen und der parthenogenetischen Eier vorhanden? Auf den ersten Blick scheint es ja so zu sein, da die Urogenitalzellen der weiblichen Keimdrüsen vom Mesoderm stammen und erst später als Keimzellen zu erkennen sind, während sie bei den Drohneneiern auf die Richtungskörper zurückzuführen sind. Hier wäre also mit der 2. Reifungstheilung die Trennung der somatischen Zellen von den Keimzellen gegeben. Sicher tritt die Trennung auch bei den befruchteten Eiern früher ein, als sie mikroskopisch zu beobachten ist, und sie wird wohl auf die Zeit der Blastodermbildung oder auch schon in die Furchung verlegt werden müssen. Aber trotzdem bliebe ein beträchtlicher Unterschied, und wir müssen deshalb zuerst prüfen, ob in dem frühen Auftreten dieser Trennung in den parthenogenetischen Eiern irgend ein Vortheil vorhanden sein könnte.

Wir müssen uns zu diesem Zweck die Thatsachen ins Gedächtniss zurückrufen, wie sie bei der Reifung der parthenogenetischen Bieneier von mir festgestellt wurden. Die normale Zahl der Chromosomen, die sich bei den Bienen auf 16 quadrivalente, resp. 64 einfache beläuft, wird bei der Bildung des 2. Richtungskörpers mittels einer Reductionstheilung auf die Hälfte reducirt. Bei der Bildung des 1. Furchungskerns wird diese Zahl 16 wieder hergestellt, indem die 8 vierwerthigen Chromosomen sich (vermuthlich) der Länge nach spalten, ohne dass eine entsprechende Zelltheilung erfolgt. Waren also im Keimbläschen 16 Chromosomen a, b, c, d, . . . m, n, o, p, so vertheilen sie sich auf das 2. Richtungkörperchen und den weiblichen Pronucleus etwa, wie folgt:

2. Richtungskörper	... m, n, o, p	8
weiblicher Pronucleus	a, b, c, d . . .	8

Durch die Längsspaltung verdoppelt wären im 1. Furchungskern von den so entstandenen 16 Chromosomen je 2 identisch, also:

1. Furchungskern a, a, b, b, c, c, d, d, . . . 16

Bei einem hypothetischen Thier, das sich nur durch Parthenogenese fortpflanzte und dabei immer 2 Richtungskörper ausstiesse und bei dem die Ur genitalzellen aus dem Furchungskern entstünden, würden auf diese Weise im Lauf von mehreren Generationen sicher alle Chromosomen eliminirt, mit Ausnahme von irgend einem, etwa a, und das Keimbläschen würde von nun an zwar auch 16, aber nur identische Chromosomen enthalten.

Viel complicirter müsste die Sache bei den Bienen sein, bei denen ja nur die Männchen parthenogenetisch entstehen. Bei der Spermatogenese, die ja auch immer von einer Reductionstheilung eingeleitet wird, würden Spermatozoen entstehen, deren 8 Chromosomen nur äusserst selten alle verschieden sein könnten. Oefters würde der Fall eintreten, dass unter diesen 8 Chromosomen 2, 3 oder mehr gleich sind. Wir hätten z. B. eine Zusammenstellung

a, a, b, c, d, d, e, f.

Das befruchtete Ei würde somit auch nur äusserst selten, wenn überhaupt, 16 verschiedene Chromosomen enthalten. Meistens würden darunter mehrere identische Chromosomen vorkommen. Bei den nächsten Reductionen würden immer häufiger identische Chromosomen auftreten, da die normale Zahl der Chromosomen im Drohneiei nur durch Längsspaltung der schon vorhandenen wieder hergestellt werden könnte. Der Process der Eliminirung würde zwar auf diese Weise gegenüber den hypothetischen, sich rein parthenogenetisch fortpflanzenden Thieren sich stark verzögern und auf eine viel grössere Zahl von Generationen erstrecken. Schliesslich müsste aber doch die Zeit eintreten, wo nicht nur bei den Drohnen, sondern auch bei den Weibchen alle 16 Chromosomen in den Zellen identisch sein würden.

Wie verhält es sich aber in dem Fall, wenn die Geschlechtsdrüsen, wie bei den Drohnen, aus dem Richtungscopulationskern entstehen? Hier findet zuerst eine Aequationstheilung bei der Bildung des 1. Richtungskörpers statt, so dass wir 2 Gruppen, jede mit voller Zahl der Chromosomen, erhalten. Selbstverständlich gelangen in jede Gruppe nur verschiedene Chromosomen, da durch die Aequations-

theilung wie quantitative so auch qualitative Reduction ausgeschlossen wird. Es wären also im:

1. Richtungskörper	a, b, c, d . . . . m, n, o, p	16
Eikern	a, b, c, d . . . . m, n, o, p	16

Nun tritt die Reductionstheilung ein, wie im Eikern so auch im 1. Richtungskörper. Es entstehen 4 Gruppen mit je 8 Chromosomen; jede Gruppe wird aber höchst wahrscheinlich verschieden zusammengesetzt sein, etwa wie folgt:

Peripherer Theil des 1. Richtungskörpers	a, c, m, p . . . .
Centraler „ „ „ „	b, d, e, f . . . .
2. Richtungskörper	a, b, c, m . . . .
Weiblicher Pronucleus	e, f, g, h . . . .

Nun bilden der centrale Theil des 1. Richtungskörpers mit dem 2. Richtungskörper nach ihrer Copulation den „Richtungscopulationskern.“ Dieser Kern erhält wieder 16 Chromosomen, die wohl selten alle verschieden sein werden, wenn nicht irgend eine Vorrichtung dagegen im Ei selbst getroffen ist. Meistens werden wohl 2 oder 4 identische Chromosomen vorhanden sein. Aber auch das entgegengesetzte Extrem wird dadurch fast unmöglich gemacht, denn es ist kaum denkbar, dass in den centralen Theil des 1. Richtungskörpers und den 2. Richtungskörper nur identische Chromosomen gelangen würden, dass wir also etwa die folgende Combination vor uns hätten:

Centraler Theil des 1. Richtungskörpers	a, b, c, d . . . .	8
2. Richtungskörper	a, b, c, d . . . .	8.

Selbst aber in diesem äusserst seltenen, wenn überhaupt möglichen Fall würde nur diejenige Combination der Chromosomen eintreten, die wir für den 1. Furchungskern des Drohneneies oben erörtert haben und die beim hypothetischen Thier nur im denkbar besten Fall stattfinden könnte.

Nach dieser theoretischen Auseinandersetzung liegt uns der Vortheil auf der Hand, den die Entstehung der Geschlechtszellen bei den Drohnen aus dem Richtungscopulationskern gewährt. Bei der Spermatogenese würde also der Fall, dass identische Chromosomen in einem Spermakern enthalten wären, viel seltner eintreten, als wir das für die männlichen Geschlechtszellen zulassen mussten, wenn sie aus dem unbefruchteten weiblichen Pronucleus entstehen würden. Somit ist auch die Gefahr viel geringer, dass im Laufe von mehreren Generationen der Eikern nur aus identischen Chromosomen zusammengestellt wäre, mit andern Worten, dass die qualitativen Unterschiede

der einzelnen Chromosomen verloren gehen könnten. Bedenken wir, dass die 16 im Keimbläschen enthaltenen Chromosomen in Wirklichkeit vierwerthig sind, dass wir also nicht 16, sondern 64 Chromosomen vor uns haben, so müssen wir zugeben, dass die Gefahr der qualitativen Nivellirung noch um ein Beträchtliches herabgesetzt wird, ja, dass sie überhaupt kaum noch vorhanden ist.

Jetzt wird uns auch die andere Frage klar, warum im befruchteten Bienenei dieser complicirte Weg zum Aufbau der weiblichen Geschlechtsdrüsen von der Natur nicht gewählt werden konnte, dass hier vielmehr der gewöhnliche Entwicklungsvorgang stattfindet. Denn diese Art der Entwicklung ist die ursprüngliche, und sie könnte nur dann geändert werden, wenn sie in irgend welcher Weise für die Bienen von Vortheil wäre. Würden aber auch die weiblichen Genitalzellen sich aus dem Richtungscopulationskern entwickeln, so müsste auch die Befruchtung bei den Bienen überhaupt überflüssig werden, und die ganze Colonie würde nur noch aus parthenogenetischen Weibchen bestehen. Nun konnte aber das unbefruchtete Bienenei allem Anschein nach nicht die Eigenschaft entfalten, die weibliche Anlage zur Entwicklung zu bringen. Wenigstens wird bei den Bienen das Geschlecht ganz sicher dadurch defnirt, dass die Befruchtung stattfinden muss, wenn eine Arbeiterin oder Königin zur Welt kommen soll. Die hierauf bezüglichen Experimente von DICKEL sind auch mangelhaft und falsch, und können diese Thatsache in keiner Weise erschüttern. Es würde mich zu weit führen, seine Experimente hier zu widerlegen. Ihnen widersprechen alle Erfahrungen der Imker und die Versuche, welche OTTO VOM RATH schon vor mehreren Jahren am hiesigen Institut angestellt hat. Wird das Volk zufällig oder künstlich entweiselst, und finden sich im Bienenstock keine befruchteten Eier oder aus denselben entstandene, aber noch junge Larven vor, so machen die Arbeiterinnen allerdings den Versuch, über Drohneneiern Weiselzellen zu errichten. Das Geschlecht der Larven, die in solchen falschen Weiselzellen aus den unbefruchteten Eiern entstehen, kann aber nicht mehr umgestimmt werden, denn es fehlt ihnen eben das zum Eikern hinzukommende Sperma. Sie gehen früher oder später zu Grunde, weil der Futterbrei und alle andern Lebensbedingungen, die die Arbeiterinnen ihnen herzuschaffen versuchen, ihren Bedürfnissen nicht entsprechen, sondern vielmehr wie Gift auf sie wirken. Entsteht aber trotzdem in einer solchen falschen Weiselzelle ein lebendes Wesen, so ist es immer eine normale Drohne, wie es durch die Beobachtungen von KOSHEW-

NIKOW festgestellt ist<sup>1)</sup>. Die Versuche von OTTO VOM RATH wurden neuerdings in unserm Institut auch von Herrn Dr. v. BUTTEL-REEPEN wiederholt, aber mit demselben ungünstigen Erfolg. Aus einem durch zufälligen Tod der Königin entweiselten Volk wurden sofort alle Waben mit befruchteten Eiern entfernt. Ueber 8 von den noch vorhandenen Drohneiern haben die Arbeiterinnen Weiselzellen errichtet. Alle 8 aus den Eiern entstandenen Larven gingen bald zu Grunde. Die Bienen schienen das selbst zu bemerken, denn sie suchten bald die Larven zu entfernen, indem sie die Weiselzellen durchnagten. Einige Weiselzellen wurden deshalb von kleinen Drahtnetzen umringt zum Schutz vor den Angriffen der Bienen, deren Sorge für die verdeckelten Nymphen nicht mehr nöthig ist. Die Untersuchung ergab aber bald, dass auch diese Nymphen lebensunfähig waren: sie wurden todt und zerfallen in den Weiselzellen aufgefunden.

Das unbefruchtete Bienenei kann somit nicht zum weiblichen Wesen auferzogen werden. Nun reicht aber der Spermavorrath im Receptaculum seminis der Königin oft nicht aus, trotzdem nur Arbeiterinneneier befruchtet werden<sup>2)</sup>. Es musste also eine Vorrichtung getroffen werden, um den Verbrauch des Spermas wo möglich zu beschränken, und auf diese Ursache, glaube ich, ist die parthenogenetische Entstehung der Drohnen zurückzuführen. Dabei hat die Natur den Weg gewählt, welcher mehr Vortheile bieten konnte, sie hat dem weiblichen Pronucleus im unbefruchteten Ei nur den Aufbau des

---

1) KOSHEWNIKOW, G. A., Anormale Erscheinungen im Leben der Bienenfamilie. Referat von ADELUNG in: Zool. Ctrbl., V. 8, 1901.

2) Die Bienenkönigin wird bekanntlich nur einmal im Leben, auf ihrem Hochzeitsflug, begattet. Das Receptaculum seminis, in dem das Sperma aufbewahrt wird, kann nach den Angaben von LEUCKART etwa 25 000 000 Spermatozoen aufbewahren, und diese Zahl ist vielleicht noch zu gering genommen. Bei der Befruchtung findet aber gewöhnlich Polyspermie statt, es werden also viel mehr Spermatozoen verbraucht, als nothwendig ist. Das Leben der Arbeitsbienen ist in den Sommermonaten wohl nur auf mehrere Wochen beschränkt, der Verlust an Arbeitskraft muss fortwährend ersetzt werden, und so geschieht es, dass die Königin im 4. Lebensjahr oft alles Sperma verbraucht hat und keine Arbeiterinnen mehr erzogen werden können. Es werden nun nur Drohnen ins Leben gerufen, und die Colonie müsste zu Grunde gehen, was auch öfters geschieht, wenn die Arbeiterinnen nicht rechtzeitig eine junge Königin in einer Weiselzelle erzogen haben oder der Imker eine befruchtete Königin anstatt der alten ins Volk setzt. Es ist daraus klar, dass der grosse Spermavorrath doch schneller verbraucht wird, als man glauben könnte.

Somas überlassen und ihm die Fähigkeit genommen, Genitalzellen zu produciren. Diese wurden auf die copulirten Richtungskörper übertragen. Wir müssen aber nicht denken, dass hier etwas ganz Neues und aus neuen Anlagen geschaffen wurde. Die Anlagen dazu waren schon längst gegeben. Die Copulation der Richtungskörper ist durchaus nicht allein auf die Drohneneier beschränkt. Sie scheint vielmehr ein phyletisch alter Vorgang zu sein, denn, wie es scheint, findet sie überall dort statt, wo 2 Richtungskörper gebildet werden. HÄCKER hat eine solche Verschmelzung der Richtungskörper, verbunden sogar mit einer nachträglichen Wanderung ins Innere des Eies, bei *Cyclops* beobachtet und beschrieben. HENKING konnte dasselbe für verschiedene Insecteneier feststellen, und von ihm stammt sogar der Ausdruck „Richtungskerncopulation“. Auch im befruchteten Bienenei findet eine Copulation der Richtungskörper statt, wie wir das früher erwähnt haben, und das weist auch darauf hin, dass bei den Bienen die Richtungskerncopulation ein älterer Vorgang ist als die Parthenogenese. Die Anlage war also schon vorhanden. Als der Eizelle homologe Zellen konnten die Richtungskörper zum Aufbau der Geschlechtszellen verwendet werden, und die Natur hat es, wie wir gesehen haben, zu ihrem grossen Vortheil ausgenutzt.

Alle diese Erscheinungen wären von einem andern Standpunkt aus kaum erklärbar. Wir sehen, wie die WEISMANN'sche Hypothese von der Continuität des Keimplasmas und der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen uns einen Schlüssel zur Erkenntniss dieser Erscheinungen giebt. Wie sollten wir z. B. diese complicirten Wanderungen der aus dem Richtungscopulationskern entstandenen Zellen mit der Auffassung von der Identität der Chromosomen in Einklang bringen? Wäre es nicht für die Natur viel einfacher, die gewöhnliche Entwicklung der Genitalzellen aus dem Pronucleus beizubehalten? Die Individualität der Chromosomen bliebe ja auch dann erhalten. Jedes Chromosom entsteht aus dem andern durch Längsspaltung, keine Neubildung der Chromosomen, keine qualitativen Unterschiede in den einzelnen Chromosomen derselben Zelle! Aber die Natur hat augenscheinlich diesen einfachen Modus der Geschlechtszellenbildung verworfen. Und so finde ich denn gerade darin, dass die Geschlechtszellen im unbefruchteten Bienenei aus den Richtungskörpern entstehen, eine Stütze für die WEISMANN'sche Auffassung von der individuellen, d. h. qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen.

## Beziehungen der natürlichen zu der künstlichen Parthenogenese.

Die Erscheinungen der natürlichen Parthenogenese haben ganz besonders an Interesse gewonnen, seitdem man die Erfahrung gemacht hat, dass befruchtungsbedürftige Eier durch künstliche chemische oder physikalische Einwirkungen entwicklungsfähig gemacht werden können. Zum ersten Mal vor mehreren Jahren von TICHOMIROFF<sup>1)</sup> entdeckt, hat die künstliche Parthenogenese in der letzten Zeit die Aufmerksamkeit einer ganzen Reihe von Forschern auf sich gelenkt. LOEB, MORGAN, WILSON, DELAGE, WINKLER u. A. haben uns eine Menge von wichtigen und verschiedenartigsten Methoden zur Erzeugung der künstlichen Parthenogenese gegeben. Zugleich wurde von den genannten Forschern diese Erscheinung auf ihre Ursachen und Wirkungen geprüft. Es wurden nicht allein die äussern Umwandlungen während der Embryogenese, sondern auch die feinsten innern Vorgänge in der zur künstlichen Parthenogenese gezwungenen Eizelle untersucht. Wir befinden uns jetzt im Besitz eines ganz beträchtlichen Materials von Thatsachen. Die Untersuchungen sind noch durchaus nicht abgeschlossen, aber die Resultate scheinen mir klar genug, um einige Schlüsse aus ihnen auf das Wesen der künstlichen Parthenogenese zu ziehen. Und ich glaube, dass es durchaus zeitgemäss ist, jetzt einen Versuch zu machen, die Beziehungen der künstlichen Parthenogenese zur natürlichen festzustellen. Einen solchen Versuch hat auch neuerdings LOEB gemacht, aber aus vielen Gründen muss ich seine Anschauungen verwerfen. Zur Beurtheilung dieser Gründe müssen wir aber vorher die wichtigsten Thatsachen ins Gedächtniss zurückrufen.

Durch Wärme, Salzlösungen, Eintauchen in concentrirte Schwefelsäure (Insecteneier nach TICHOMIROFF), sowie durch Spermaextract können viele befruchtungsbedürftige Eier zur Entwicklung gebracht werden. Der Vorgang besteht darin (wenn wir uns an die am besten erforschten Echinodermeneier halten wollen), dass das Ei, nachdem in ihm nach der Entdeckung von MORGAN meistens mehrere Centrosomen, die sog. Cytastern von WILSON, erscheinen, sich zu furchen beginnt und im Lauf von einiger Zeit eine kleine Larve bildet. Die Furchung läuft gewöhnlich nicht so glatt wie bei befruchteten Eiern

---

1) Meine Arbeit war schon im Druck, als eine neue Arbeit von TICHOMIROFF im Zool. Anzeiger veröffentlicht wurde. Sie konnte deshalb von mir nicht berücksichtigt werden; ich komme aber in meiner nächsten Arbeit über künstliche Parthenogenese auf sie zu sprechen.

ab, sondern es entstehen häufig Störungen, manche Eier gehen zu Grunde, andere entwickeln sich pathologisch (mit asymmetrischen Mitosen und andern nicht normalen Erscheinungen, WILSON). Viele Eier entwickeln sich aber doch zu Plutei, indem die Anfangs unregelmässige Furchung allmählich ausgebessert und regulirt wird. Trotzdem weichen die meisten Plutei von normalen in irgend einem Merkmal ab. „None of these, in my experience, were exactly like those arising from fertilized eggs“, schreibt WILSON.

Was die innern Vorgänge in künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern anbetrifft, so stimmen die verschiedenen Angaben darüber noch nicht überein. WILSON konnte für *Toxopneustes variegatus* nach der Einwirkung von LOEB's Chlormagnesiumlösung feststellen, dass die ursprüngliche Zahl der Chromosomen nicht wieder hergestellt wird. Es sind ihrer nämlich im Keimbläschen 36. Da die Richtungkörper schon im Ovarium abgeschnürt werden, so können die Eier erst dann in die Chlormagnesiumlösung gebracht werden, wenn bereits der weibliche Pronucleus ausgebildet ist. Die Untersuchung hat nun ergeben, dass die 18 Chromosomen des Pronucleus in dieser Zahl in der ganzen Embryogenese, d. h. bis zur Bildung des Pluteus, verharren<sup>1)</sup>.

Zu etwas andern Schlüssen kommt in seiner neuesten Arbeit YVES DELAGE. Er meint, dass für *Strongylocentrotus* wie für andere Formen zuerst eine Reifung des Cytoplasmas nöthig sei, da weder Befruchtungsversuche noch künstliche Parthenogenese bei unreifen Eiern gelingen. DELAGE giebt zwei Erklärungen für diese Erscheinung, hält aber die folgende für wahrscheinlicher: „le cytoplasme fécondable de l'œuf en voie de maturation diffère du cytoplasme non fécondable de l'œuf non mûr par la pénétration du suc nucléaire à son intérieur.“ Die normale Zahl der Chromosomen im Keimbläschen von *Strongylocentrotus* ist 18<sup>2)</sup>. Nachdem sie im Ovarium durch die Bildung der Richtungkörper auf die Hälfte reducirt ist, wird sie nach Einwirkung

---

1) Es liegt darin eine beachtenswerthe Uebereinstimmung mit den Erscheinungen der Merogonie, bei welcher die Zahl der Chromosomen auch durch die ganze Embryogenese reducirt bleibt. Nach DELAGE soll die Chromosomenzahl bei der Merogonie dagegen wieder auf die normale zurückgeführt werden. An andern Orte werde ich noch auf diese Arbeit von DELAGE zurückkommen.

2) Darin liegt ein Irrthum, den BOVERI neulich auch durchaus mit Recht dem berühmten Forscher vorgehalten hat. Die normale Zahl der Chromosomen ist nicht 18, sondern 36.

der Salzlösungen wieder hergestellt, etwa dadurch, dass „le filament chromatique provenant de la dislocation et du réarrangement de la substance de  $\frac{n}{2}$  chromosomes se recoupe en n fragments“. Zu dieser Beobachtung giebt DELAGE eine Anmerkung, in der er sagt, dass er in diesem Ei die Bildung der Richtungskörper nicht beobachtet hat, dass sie aber wahrscheinlich doch stattgefunden hat.

Anders gestalten sich die Thatsachen nach DELAGE's Untersuchungen bei den Seesternen, von denen er die künstlich parthenogenetische Entwicklung von *Asterias glacialis* beschreibt. Normalerweise sind im Keimbläschen von *Asterias glacialis* 18 Chromosomen enthalten. Diese Zahl wird bei künstlicher Parthenogenese nicht reducirt, weil die Richtungskörper erst etwa in 1 Stunde nach der Entleerung der Eier ins Seewasser gebildet werden und die Salzlösung die Abtrennung des 2. Richtungskörpers verhindert. „Il semble résulter de l'examen des expériences que les œufs qui se développent parthéno-génétiquement, aussi bien quand ce développement est naturel que lorsqu'il est produit expérimentalement, n'émettent qu'un globule polaire, comme chez les animaux où la parthénogénèse naturelle est normale et fait partie du cycle évolutif.“

Von der Arbeit von DELAGE liegt uns gedruckt bis jetzt nur der eben besprochene Theil vor. Ob DELAGE einen theoretischen Vergleich der natürlichen Parthenogenese mit der künstlichen geben und welche Schlüsse er aus diesem Vergleich ziehen wird, bleibt uns also vorläufig unbekannt<sup>1)</sup>. Einen solchen Versuch hat uns LOEB in seiner Arbeit über künstliche Parthenogenesis bei Anneliden gegeben, und ihn wollen wir jetzt näher besprechen.

LOEB giebt auch zu, dass die Entwicklung der zur künstlichen Parthenogenese gezwungenen Eier etwas anders vor sich geht als bei befruchteten Eiern. Sie ist langsamer, und die Tiefe der Furchungsebenen steht mit dem angewandten Reagens in Zusammenhang. Oft entstehen aus einem Ei, das mit  $MgCl_2$  oder  $NaCl$  behandelt wurde, mehrere kleine Larven; bei Behandlung mit  $KCl$  entstehen dagegen oft durch Verschmelzen von mehreren Eiern Riesenlarven oder mehrere normal aussehende, aber an einander gewachsene Larven. Da eine verhältnissmässig geringe Schwankung in Gestalt der Salze im Seewasser dazu genügt, um die Eier zur Entwicklung zu bringen,

---

1) Das Ende der Arbeit von DELAGE ist unterdessen auch erschienen, giebt aber einen solchen Vergleich nicht.

so sieht LOEB in der chemischen Beschaffenheit des Seewassers, resp. des Blutes, die Ursache der natürlichen Parthenogenese und zugleich den Grund, warum bei andern Eiern die Entwicklung mittels natürlicher Parthenogenese verhindert wird. „It is the constitution of the sea water which prevents many or certain forms from being ‚naturally‘ parthenogenetic.“ „By reversing this statement we may say, that in the naturally parthenogenetic animals it may be due to the constitution of the blood (or the sea-water?) that the egg can develop without fertilization.“

In diesen kurzen Zeilen gibt uns LOEB eine ganze Theorie der Entstehung der natürlichen Parthenogenese mit ihren Beziehungen zur künstlichen. Die beiden unterscheiden sich nach LOEB gar nicht unter einander. Jedes Ei kann künstlich zur parthenogenetischen Entwicklung gebracht werden, und wenn in der Natur trotzdem nicht alle Eier sich natürlicher Weise durch Parthenogenese entwickeln, so hängt das damit zusammen, dass es diesen Eiern an gewissen physikalischen Reizen fehlt, die durch grössern Salzgehalt des Seewassers oder durch die chemische Constitution des Blutes bedingt werden. Diese, auf den ersten Blick so einfache Erklärung verliert aber vollständig den Boden unter sich, wenn man sie einer genauern Prüfung unterwirft.

Zuerst fallen uns die Unterschiede im Verhalten des Chromatins auf. Das normale Ei sucht auf die eine oder andere Weise die ursprüngliche Zahl der Chromosomen zu erhalten. Zwar scheint dasselbe auch für *Asterias glacialis* bei der künstlichen Parthenogenese der Fall zu sein, indem hier die Bildung des 2. Richtungkörpers nach DELAGE ausbleiben soll, aber wir müssen nicht vergessen, dass gerade bei *Asterias glacialis* auch natürliche Parthenogenese vorzukommen scheint. Sehr wahrscheinlich würde das Verhalten des Chromatins auch ganz anders ausfallen, wenn die Einwirkung der Salzlösungen nach der Abtrennung der beiden Richtungkörperchen erfolgt. Wie die Befunde von DELAGE an *Strongylocentrotus* mit denjenigen von WILSON an *Toxopneustes* in Einklang zu bringen sind, bleibt vorläufig unklar<sup>1)</sup>. Jeden Falls finden wir hier nichts der Copulation der Richtungkörper im Bienenei Aehnliches. Aber es mag die Zahl der Chromosomen reducirt bleiben oder durch Längsspaltung wieder hergestellt sein, immer bleibt noch die Frage unbeantwortet, ob durch künstliche Parthenogenese ein normaler, fortpflanzungsfähiger Organismus her-

---

1) Sie beruht, wie wir es jetzt aus der Arbeit von BOVERI über mehrpolige Mitosen wissen, auf einem Irrthum von DELAGE.

vorzubringen ist. Bis jetzt scheinen ja alle Versuche auf Störungen im Entwicklungsgang hinzuweisen, und wer weiss, ob diese Störungen in der nachembryonalen Entwicklung nicht noch grösser sein würden? Aber angenommen, wir hätten durch künstliche Parthenogenese einen fortpflanzungsfähigen Organismus erzeugt; sollten dann nicht die Erscheinungen eintreten, die wir oben theoretisch für 2 Richtungskörper bildende Eier entworfen haben? Wir müssten jeden Falls aus demselben Ei eine ganze Reihe von parthenogenetischen Generationen erziehen, um zu sehen, ob auch diese Thiere auf die Dauer fortpflanzungsfähig wären.

Ich finde, dass die obigen Erörterungen genügen, um einen richtigen Standpunkt in der Frage von den Beziehungen der künstlichen Parthenogenese zur natürlichen zu gewinnen. Mag das endgültige Resultat auch das gleiche sein, wir können daraus nicht den Schluss ziehen, dass diese Erscheinungen auch genetisch gleich sind. Zwei gleiche Körper können z. B. sich in gleicher Bewegung mit derselben Geschwindigkeit befinden, wenn auch der Anstoss zu dieser Bewegung verschieden war. Im Moment, wo wir sie untersuchen, könnten wir leicht verführt sein, ihre Bewegung auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Und doch könnte z. B. der eine Körper von Beginn an eine directe Bewegung erhalten, während der andere zuerst sich im Kreise um einen Punkt bewegt hatte, sich dann aber lostrennte, um von nun an die Richtung der Tangente zu erhalten. Das Beispiel ist nur annähernd und mangelhaft, wie überhaupt jeder Vergleich, aber ich glaube, dass es meinen Gedanken richtig wiedergiebt.

Im Leben jedes einzelnen Organismus können wir drei Kategorien von Kräften unterscheiden: 1) solche Kräfte, die sich in jeder einzelnen Zelle entfalten, 2) Kräfte, welche sich zwischen verschiedenen Zellen oder Zellencomplexen äussern, und 3) Kräfte, welche die Beziehungen des Gesamtorganismus zur Aussenwelt reguliren. Diese drei Kategorien von Kräften sind unter einander eng verbunden und können in der Natur nicht von einander getrennt werden. Sie äussern sich im Kampf der Theile und in der natürlichen Zuchtwahl, Gebiete, die bei der künstlichen Parthenogenesis vollständig wegfallen, die aber ihrerseits den Aufbau des Organismus reguliren und der Entwicklung eine bestimmte Richtung geben können. Die künstliche Parthenogenese kann sie gar nicht berücksichtigen, sie operirt nur mit directen physikalisch-chemischen Einflüssen auf die Eizelle. Wie sollte man aber z. B. allein aus der veränderten chemischen Construction des Blutes die Parthenogenese bei den Bienen erklären, mit ihren staunens-

werthen Anpassungen und so tiefgreifenden Veränderungen? Hier ist nur eine Erklärung möglich: der lange Weg der natürlichen Auslese.

Vielfach ist die künstliche Parthenogenese auch mit dem Problem der Befruchtung in Zusammenhang gebracht worden. Die Wirkung der Salzlösungen soll den Anstoss zur Entwicklung geben, genau so wie es das Centrosoma des Spermatozoons thut, und die künstlich erzeugten Cytastern sollen dasselbe ersetzen. Dies mag ja auch richtig sein; es wäre aber ein grosser Fehler, daraus den Schluss zu ziehen, dass etwa die Extractivstoffe des Spermas dieses letztere ersetzen können. WINKLER scheint „die Annahme nicht nur gerechtfertigt, sondern sogar nothwendig zu sein, dass die Uebertragung eines Theils wenigstens der väterlichen Eigenschaften einfach darauf beruht, dass, um auf den Lachs zu exemplificiren, das nucleinsäure Protamin des Spermatozoons, so wie es im ganzen organischen Reiche eben nur im reifen Lachssperma vorhanden ist, in dieser ganz bestimmten Quantität mit den im Kern und Protoplasma des reifen Lachseies enthaltenen specifischen Stoffen in chemische Wechselwirkung tritt“. Somit wird die künstliche Parthenogenese zu gleicher Zeit von verschiedenen Forschern mit der natürlichen Parthenogenese und der Befruchtung identificirt. Wie kann man aber ein und dieselbe Erscheinung mit zwei andern identificiren, von denen die eine das directe Gegentheil, die Verneinung, das Nichtsein der andern darstellt?

Wir sehen somit, dass die künstliche Parthenogenese eine weder der natürlichen Parthenogenese, noch der Befruchtung gleichwerthige Erscheinung ist. Sie könnte noch im besten Fall eine mittlere Stellung zwischen den beiden einnehmen, indem sie dem befruchtungsbedürftigen Ei die nöthigen Kräfte, den Anstoss zur Entwicklung giebt, ihm aber andere Eigenschaften raubt, die durch das Hinzutreten des organischen Spermakerns in der Befruchtung gegeben werden. Am besten aber trennen wir die künstliche Parthenogenese von der natürlichen und von der Befruchtung vollständig und behalten sie als eine Erscheinung für sich, die es ermöglicht, einer sonst ohne Befruchtung zum Tode verurtheilten befruchtungsbedürftigen Eizelle einen vom normalen in verschiedener Hinsicht abweichenden Organismus zu erzeugen und vielleicht seine Lebensenergie auf mehrere Generationen zu übertragen, bis der Verlust der Vererbungstendenzen mit dem Identischwerden der Chromosomen die vermuthliche Ausartung und das allmähliche Aussterben der künstlich erzeugten neuen Art herbeirufen wird.

Freiburg i./B., 8. Febr. 1902.

### Literaturverzeichnis.

- 1) ADLER, H., Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden, in: Deutsche entomol. Z., V. 21, 1877.
- 2) —, Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen, in: Z. wiss. Zool., V. 35, 1881.
- 3) v. BAER, K. E., Ueber Prof. WAGNER'S Entdeckung von Larven etc., in: Mém. biol. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 5.
- 4) BALBIANI, E. G., Mémoire sur la génération des Aphides, in: Ann. Sc. nat., (5) V. 11, Zool., 1869; V. 14, 1870; V. 15, 1872.
- 5) —, Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes, in: Rec. zool. Suisse, V. 2, 1885.
- 6) BESSELS, E., Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 33, 1867.
- 7) v. BOCK, Parthenogenesis bei Oceria dispar, in: Entomol. Nachr., Jg. 14, Berlin 1888.
- 8) BONNET, R., Giebt es bei Wirbelthieren Parthenogenesis? in: Ergebn. Anat. Entwickl., V. 9, 1900.
- 9) BOVERI, TH., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften, in: SB. Ges. Morph. Physiol., München V. 5, 1889.
- 10) —, Befruchtung, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 1, 1892.
- 11) —, Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigelleier, in: Arch. Entw.-Mech., V. 2, 1896.
- 12) —, Merogonie (Y. DELAGE) und Ephebogenesis (B. RAWITZ), neue Namen für eine alte Sache, in: Anat. Anz., V. 19, 1901.
- 13) BRASS, A., Zur Kenntniss der Eibildung und der ersten Entwicklungsstadien bei den viviparen Aphiden, Halle a. S. 1883.
- 14) BRAUER, A., Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. DYB. von der Bildung bis zur Ablage, in: Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1892.
- 15) BURNETT (-WALDO), Researches on the development of the viviparous Aphides, a) in: Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sc., 7. Meet., b) in: Amer. Journ. Sc. Arts, (2) V. 17, 1854.
- 16) BÜTSCHLI, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene, in: Z. wiss. Zool., V. 20, 1870.
- 17) CARRIÈRE, J., Die Entwicklung der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* FABR.) im Ei, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 35, 1890.

- 18) CARRIÈRE, J., und BÜRGER, O., Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* FABR.) im Ei, in: Nova Acta Leop.-Carol. Acad., V. 69, No. 2, 1897.
- 19) CLAUS, C., Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung von *Branchipus stagnalis* und *Apus cancriformis*, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen, V. 18, 1873.
- 20) --, Untersuchung über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia* etc., Wien 1886.
- 21) CREMÉR, M., Ueber die Einwirkung von Forellensamenpresssaft auf Forelleneier, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, V. 16, 1900.
- 22) LE DANTEC, FÉLIX, La séxualité, in: Scientia, No. 2, Paris 1901.
- 23) DELAGE, YVES, L'Hérédité, Paris 1895.
- 24) — Embryons sans noyau maternel, in: CR. Acad. Sc. Paris, 1898.
- 25) —, Etudes sur la mérogonie, in: Arch. Zool. expér., (3) V. 7, 1899.
- 26) —, Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique, *ibid.*
- 27) GANIN, M., Neue Beobachtungen über die Fortpflanzung der viviparen Dipterenlarven, in: Z. wiss. Zool., V. 15, 1865.
- 28) —, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Insecten, *ibid.*, V. 19, 1869.
- 29) GIARD, Q., Sur la pseudogamie osmotique (Tonogamie), in: CR. Soc. Biol. Paris, V. 53, 1901.
- 30) GRASSI, B., Intorno allo sviluppo delle api nell'uovo, in: Atti Accad. Gioen. Sc. nat. Catania, (3) V. 18, 1884.
- 31) v. GRIMM, OSC., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus-Art und deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, (7) V. 15.
- 32) HÄCKER, V., Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile während der Embryonalentwicklung von *Cyclops*, in: Arch. mikr. Anat., V. 46, 1895.
- 33) —, Ueber eine neue Form der Geschlechtszellen-Sonderung, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, V. 10, 1896.
- 34) —, Die Keimbahn von *Cyclops*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 49, 1897.
- 35) —, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.
- 36) HEIDER, K., Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*, 1. Theil, Jena 1889.
- 37) HERTWIG, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien, in: Jena. Z. Naturw., V. 20, 1887.
- 38) —, R., Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigelleies, in: Festschr. GEGENBAUR, V. 2, 1896.
- 39) —, O., Die Zelle und die Gewebe, V. 1, 1893; V. 2, 1898.
- 40) HEYMONS, R., Ueber die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von *Phyllodromia (Blatta) germanica*, in: Zool. Anz., Jg. 13, 1890.

- 41) HEYMONS, R., Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L., Inaug.-Diss. Berlin 1891.
- 42) —, Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 53, 1892.
- 43) —, Ueber die Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte der *Ephemera vulgata* L., in: *SB. Ges. naturf. Fr. Berlin*, 1896.
- 44) —, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L., in: *Z. wiss. Zool.*, V. 62, 1897.
- 45) IWANZOFF, N., Ueber die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung, in: *Bull. Soc. Natural. Moscou*, (2) V. 11, 1897.
- 46) LAMEERE, A propos de la maturation de l'œuf parthénogénétique, Bruxelles 1890.
- 47) LECAILLON, A., Développement embryonnaire de quelques Chrysomélides, in: *Arch. Anat. microsc. éd. RANVIER*, V. 2, 1892.
- 48) LEUCKART, R., Zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insecten, Frankfurt a. M. 1858.
- 49) —, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarven, in: *Arch. Naturg.*, 1865.
- 50) —, Ueber die Fortpflanzung der viviparen Cecidomyienlarven, in: *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen*, 1865.
- 51) LEYDIG, F., Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 2, 1850.
- 52) LOEB, JACQUES, Experiments on cleavage, in: *Journ. Morphol.*, V. 7, 1892.
- 53) —, Ueber Kerntheilung und Zelltheilung, in: *Arch. Entw.-Mech.*, V. 2, 1895.
- 54) —, On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae etc., in: *Amer. J. Physiol.*, V. 3, 1899.
- 55) —, On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea-urchin, *ibid.*, V. 3, 1900.
- 56) —, Further experiments on artificial parthenogenesis, *ibid.*, V. 4, 1900.
- 57) —, Experiments on artificial parthenogenesis etc., *ibid.*, V. 4, 1901.
- 58) LUBBOCK, J., On the ova and pseudova of Insects, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, V. 149, 1859.
- 59) MATHEWS, A. P., Some ways of causing mitotic division in unfertilized eggs, in: *Amer. J. Physiol.*, V. 4, 1900.
- 60) MEINERT, FR., Weitere Erläuterungen über die von Prof. WAGNER beschriebene Insectenlarve, welche sich durch Sprossenbildung vermehrt, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 14.
- 61) METSCHNIKOFF, E., Ueber die Entwicklung der Cecidomyienlarven aus dem Pseudovum, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 31, V. 1, 1865.
- 62) —, Embryologische Studien an Insecten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 16, 1886.
- 63) MOORE, J. E. S., Some points in the origin of the reproductive elements in *Apus* and *Branchipus*, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 35, p. 2.

- 64) MORGAN, T. H., The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm eggs, in: Arch. Entw.-Mech., V. 2, 1895.
- 65) —, The production of artificial astrospheres, *ibid.*, V. 3, 1896.
- 66) —, The action of salt solutions on the unfertilized and fertilized eggs of *Arbacia* etc., V. 8, 1899.
- 67) —, Further studies in the action of salt-solution and other agents on the eggs of *Arbacia*, *ibid.*, V. 10, 1900.
- 68) PAGENSTECHEK, H. AL., Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven, in: Z. wiss. Zool., V. 14.
- 69) RITTER, R., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darms bei *Chironomus*, *ibid.*, V. 50, 1890.
- 70) SCHNEIDER, A., Ueber die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insecten, in: Zool. Beiträge, V. 1, 1885.
- 71) —, Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten, *ibid.*, V. 1, 1885.
- 72) —, Die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insecten, *ibid.*, V. 1, 1885.
- 73) —, *Chironomus Grimmii* und seine Parthenogenesis, *ibid.*, V. 1, 1885.
- 74) v. SIEBOLD, C. TH., Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig 1856.
- 75) —, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, Leipzig 1871.
- 76) — Ueber Parthenogenesis der *Artemia salina*, in: SB. math.-phys. Cl. Akad. Wiss. München, V. 3, 1873.
- 77) SPICARDT, C., Beitrag zur Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführgänge bei Lepidopteren, in: Verh. naturw. Ver. Bonn, Jg. 43, 1886.
- 78) TASCHENBERG, O., Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis, Halle 1892.
- 79) TICHOMIROW, A., Ueber den Bau der Sexualdrüsen und die Entwicklung der Sexualproducte bei *Bombyx mori*, in: Zool. Anz., 1880.
- 80) VIGUIER, M., La théorie de la fertilisation chimique des œufs de M. LOEB, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 131, 1900.
- 81) WAGNER, N., Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insectenlarven, in: Z. wiss. Zool., V. 13, 1863.
- 82) —, Ueber die viviparen Gallmückenlarven, *ibid.*, V. 15, 1865.
- 83) WEISMANN, A., Die Entwicklung der Dipteren im Ei, *ibid.* V. 13, 1863.
- 84) —, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei, in: Beitr. Anat. Embryol., J. HENLE als Festgabe dargebracht, 1882.
- 85) —, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena 1892.
- 86) WHEELER, W. M., The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*, in: Journ. Morphol., V. 3, 1889.

- 87) WILL, L., Zur Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden, in: Biol. Ctrbl., V. 8, 1888.
  - 88) —, Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 6.
  - 89) —, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat., 1889.
  - 90) WILSON, E. B., Experimental studies in cytology. I. A cytological study of artificial parthenogenesis in sea-urchin eggs, in: Arch. Entw.-Mech., V. 12, 1901.
  - 91) WINKLER, H., Ueber den Einfluss äusserer Factoren auf die Theilung der Eier von *Cystosira barbata*, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 18, 1900.
  - 92) —, Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma, in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Heft 2, 1900.
  - 93) —, Ueber Merogonie und Befruchtung, in: Jahrb. wiss. Bot., V. 36, 1901.
  - 94) WITLACZIL, E., Entwicklungsgeschichte der Aphiden, in: Z. wiss. Zool., V. 40, 1884.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 11—13.

<p><i>A</i> Anus  <i>Am</i> Amnion  <i>C</i> Herz  <i>Cb</i> Cardioblasten  <i>Ch</i> Chorion  <i>Coe</i> Cölom  <i>Dh</i> Dotterhaut  <i>Ek</i> Ektoderm  <i>F</i> Dotterkerne  <i>G</i> Gehirn  <i>Gz</i> Genitalzellen  <i>h</i> Epithelhülle der Genitalkrüsen  <i>Ksf</i> Keimstreif</p>	<p><i>Kt</i> Kopffalte  <i>Md</i> Mitteldarmepithel  <i>Mes</i> Mesoderm  <i>O</i> Mundöffnung  <i>Ps</i> Pericardialseptum  <i>Rz</i> Zellen, aus dem Richtungs-      copulationskern entstanden  <i>So</i> Somatisches Blatt des Meso-      derms  <i>Sp</i> Splanchnisches Blatt des Meso-      derms  <i>Ug</i> Urogenitalzellen</p>
---	--

### Tafel 11.

Fig. 1. Drohnenei. Querschnitt durch ein solches im Blastodermstadium. Trennung der *Rz*-Zellen in 2 Gruppen. 265 : 1.

Fig. 2. Drohnenei. Frontaler Längsschnitt. Blastodermstadium. Die *Rz*-Zellen in 2 Gruppen getrennt. 200 : 1.

Fig. 3. Drohnenei. Blastodermstadium bei Beginn der Amnionbildung. Die *Rz*-Zellen auf der Rückenseite angesammelt. Querschnitt. 200 : 1.

Fig. 4. Befruchtetes Bienenei im selben Stadium wie Fig. 3. Die *Rz*-Zellen fehlen. Querschnitt. 200 : 1.

Fig. 5. Drohnenei. Stadium der Gastrulation. Querschnitt. 200 : 1.

Fig. 6. Drohnenei. Ende der Gastrulation. Querschnitt. 200 : 1.

Fig. 7. Drohnenei. Sagittaler Längsschnitt. Stadium wie Fig. 3. Die *Rz*-Zellen auf der Rückenseite an der Grenze zwischen Kopffalte und Amnion. 200 : 1.

Fig. 8. Drohnenei. Sagittaler Längsschnitt. Segmentierung des Keimstreifens. Anlage des Mitteldarmepithels. Die *Rz*-Zellen auf der Rückenseite am freien Ende des Ektoderms. 200 : 1.

Fig. 9. Drohnenei. Längsschnitt. Mitosen in den *Rz*-Zellen. 800 : 1.

Tafel 12.

Fig. 10. Drohnenei. Querschnitt. Die *Rz*-Zellen zwischen Ektoderm und Mitteldarmepithel. 200 : 1.

Fig. 11. Drohnenei. Querschnitt aus dem 5. Abdominalsegment. Die *Rz*-Zellen im freien Raum vor der Mesodermröhre. 535 : 1.

Fig. 12. Desgl. Die *Rz*-Zellen auf der Wanderung durch die Wand der Mesodermröhre. 535 : 1.

Fig. 13. Desgl. Die *Rz*-Zellen sind in das Cölom eingewandert und bilden hier die Anlage der Geschlechtsdrüsen. 535 : 1.

Fig. 14. Drohnenei. Querschnitt in derselben Höhe. Ausbildung des Pericardialseptums und der Epithelhülle der Geschlechtsdrüse. 535 : 1.

Fig. 15. Drohnenei. Stadium kurz vor der Herzschliessung. Querschnitt. 356 : 1.

Fig. 16. Drohnenei. Sagittaler Längsschnitt. Losgelöste Mesodermzellen, die zwischen das Ektoderm und das Mitteldarmepithel gelangen. 135 : 1.

Fig. 17. Befruchtetes Bienenei. Querschnitt. Entstehung der Genitalzellen. 356 : 1.

Tafel 13.

Fig. 18. Drohnenei. Stadium der vollendeten Larve. Querschnitt. 535 : 1.

Fig. 19. Drohnenei. Dasselbe Stadium. Sagittaler Längsschnitt. 535 : 1.

Fig. 20. Drohnenei. Dasselbe Stadium. Sagittaler Längsschnitt. (Auf der Abbildung sind der Deutlichkeit halber die Kerne etwas grösser und in geringerer Zahl als in Wirklichkeit eingezeichnet.) 100 : 1.

Fig. 21. Parthenogenetisches Ei von *Rhopalosiphum nymphaeae*. Richtungscopulationsspindel. 1600 : 1.

Fig. 22. Desgl. Vermuthlich weiter fortgeschrittenes Stadium. 1600 : 1.

# The Origin and Development of the Wings of Coleoptera.

By

**W. L. Tower.**

---

With plates 14—20 and 8 figures in the text.

## Contents.

- I. Introduction.
- II. Development of the Wings in Coleoptera.
  1. Origin of the Wing Fundament.
    - a) Embryonic Development.
    - b) Growth and Invagination in the Larva.
  2. Formation of the larval Wings.
  3. Significance of the Types of Wing Development.
  4. Behavior of the Hypodermis.
  5. Tracheal System of the Wings.
    - a) Larval tracheal System.
    - b) Adult tracheal System.
  6. Formation of the Veins.
  7. Other Tissues in the Larval Wings.
  8. Homology of the Elytra.
  9. The prepupal Stage and Pupation.
  10. Development in the Pupa.
  11. The mature Wings.
    - a) Elytra.
    - b) Hind Wings.
- III. Conclusion.
  - Methods.
  - Bibliography.
  - Explanation of Plates.

## I. Introduction.

That the wings of insects are present in the larval stage was first discovered by MALPIGHI, in 1687, who found them already well developed in the mature larva of *Bombyx mori*. Following MALPIGHI,

SWAMMERDAM (1732—1738), RÉAUMUR (1734), LYONET (1760) and others all found the partly developed imaginal organs present in the late larval stages of various insects. As a result of these discoveries, the fantastic theories, which had been held by the earlier authors concerning the relation of larva, pupa and imago in insect metamorphosis, were replaced by a more rational account of the post-embryonic development of insects.

Although, in this period, the advance made in knowledge concerning insect metamorphosis was great, the new explanation was still but a rough approximation of the truth, and it was clothed in a theoretic garb quite as fantastic as that of the earlier authors. Only the late stages in the development of the imaginal organs were seen; and, in ignorance of their origin and early development, it is not to be wondered at that the observations made were regarded as strong positive evidence for the truth of the "encasement theory".

Through the latter half of the eighteenth century and the first half of the nineteenth no further advance was made towards an explanation of the origin and development of the imaginal organs of insects. Each observer repeated the work of his predecessors, and no one succeeded in discovering the younger stages.

The publication of WEISMANN'S papers (1864—1866) upon the post-embryonic development of *Musca* and the enunciation of the theory of metamorphosis by "imaginal discs" and the "histolysis" of larval tissue, form a starting point from which is to be dated a considerable body of observations upon the many phenomena concerned in insect metamorphosis. Of the adult insect structures whose development has been traced in the last forty years few have received more investigation than the wings. The evident importance of these organs to insects, and the taxonomic value assigned to them have made them the objects of much research and controversy. However, the major part of these studies have been made upon Lepidoptera, and thus, while the origin and development of wing in the higher, specialized forms is fairly well known the lower and more generalized orders have not been studied, and REHBERG'S (1886) paper still remains the only considerable attempt to trace the early development of the wings in any heterometabolic insect, and this paper is wholly inconclusive.

The following paper contains the results of a research made to determine the origin and development of the wings of Coleoptera. This research was begun in the Zoological Laboratory of the Museum

of Comparative Zoology at Harvard University under the direction of Dr. E. L. MARK. It was much extended in the Biological Laboratory of Antioch College, and completed in the Hull Zoological Laboratory of the University of Chicago. I take this opportunity to express my appreciation of the many valuable suggestions received from the Director of the Laboratory at Cambridge, Dr. E. L. MARK, and to Dr. C. B. DAVENPORT of the University of Chicago.

## II. Development of the Wings in Coleoptera.

The wings of all of the more specialized orders of insects are evaginations of the body wall into which there have migrated tracheae, nerves and mesodermal tissue, producing in the aggregate complex structures. In the Lepidoptera the development of the wing has been followed instar by instar, so that we know in detail the changes which occur in each stage. Moreover there is great uniformity in the wings of Lepidoptera, both as to the time of first appearance and as to their subsequent development, so that accurate comparisons are possible. The same is partly true for the Diptera and the Hymenoptera, but in the Coleoptera the amount of information concerning wing development is meagre. Excepting the papers of COMSTOCK & NEEDHAM (1899), KRÜGER (1899) and NEEDHAM (1900) which are the only considerable attempts that have been made to study the development of these organs in beetles, the literature on insect metamorphosis contains only scattered and incomplete notes and these are entirely upon the later stages of wing development.

Using *Hippodamia 13punctata* LINN. (*Coccinellidae*) as a subject, COMSTOCK & NEEDHAM (1899) found a type of wing development of the same general character as that described by GONIN (1894) for *Pieris* excepting that the condition of the tracheal system is much simpler. KRÜGER (1899) worked upon *Tenebrio molitor* L. (*Tenebrionidae*), *Lema asparagi* L., and *L. merdiger* (*Chrysomelidae*) and after finding that the hind wings and elytra arise simultaneously and develop in an exactly similar manner for a major part of the larval life concludes that the elytra are divergent structures and not specialized wings. I shall show in the following pages that while the type of wing development found by COMSTOCK & NEEDHAM (1899) is characteristic for a certain group of beetles, it is in reality not a common one, and I shall further show that the conclusions of KRÜGER (1899) are erroneous.

In the Coleoptera, more than in any other group of the Holometabola, are found diversity of larval form and metamorphoses. From the generalized, Campodea form larvae of the *Carabidae*, *Dytiscidae*, *Staphylinidae* and *Coccinellidae*, to the cylindrical, flesh feeding forms, *Silpha* and *Dermestes*, to the elongated *Elateridae*, the Scarabaeid grubs, to the phytophagous eruciform Chrysomelid larvae, to the apodus *Cerambycidae* and *Buprestidae*, and finally to the most specialized of all, the *Meloidae* and *Curculionidae*, is a series such as no other order of insects can show. Where such diverse conditions of metamorphosis exist one should not expect to find anything like the uniformity in wing development which pervades the Lepidoptera. The problem is further complicated by the fact that only in a few cases do we know the number of stages in larval life, and these vary from three in *Phytonomus punctatus* FAB. to five in *Meloe* and seven or more in *Dermestes*. Many Coleoptera require one, two, three, or even more years in which to complete their larval life and in these species the number of moults is not known.

In the course of this study, with the exception of a few forms, I have been obliged to depend upon material taken at random; consequently, in many cases it has not been possible to obtain complete series of stages. This has been especially true in the case of long-lived species (*Cerambycidae* and *Scarabaeidae*). In determining the larval stages I have been obliged to use the head measurements as the only reliable criteria in determining the larval stages, and in general this method has given satisfactory results.

### 1. Origin of the Wing Fundament.

At what time during the development of the individual the wing fundament arises, is a question which has been answered satisfactorily for only a few species of insects. Several authors, it is true, have found the wing discs in the late embryonic stages, but have not traced them back to their origin. Thus VERNON (1890) showed that the wing discs were present in *Bombyx mori* in late embryonic life, and further that these discs had the cells composing them arranged in a "rosette", and that they occupied the place where the spiracles of the mesothoracic and metathoracic segments should have been. He therefore concluded that the wing discs were derived from the spiracles. In very young Lepidopterous larvae, several authors, notably DEWITZ (1881), PANCRITIUS (1884), GONIN (1894) and MERCER (1900), have found the wing discs, and have uniformly believed

that they originate in the embryonic period. In the Diptera the presence of the imaginal discs in the embryo has been noted by many authors, especially by PRATT (1900), but in the Hymenoptera, Coleoptera and the more generalized orders nothing is known of their origin.

In the Coleoptera the lack of material has made it impossible for me to investigate the embryonic origin of the wing discs as thoroughly as I should wish. Embryonic material of the *Chrysomelidae* and *Coccinellidae* is easily obtained, but of the more interesting *Cerambycidae* and *Scarabaeidae* I have not been able to secure a sufficient amount for profitable study. Such observations as I have made, fragmentary and unsatisfactory as they are, are, nevertheless, of interest as throwing light upon the condition in the larval stages.

#### a) Embryonic Development.

In the embryo of *Leptinotarsa decemlineata*, shortly before hatching, or in the newly hatched larva the wing discs will be found lying beneath spots of black pigment on the sides of the last two thoracic segments. In Fig. 19 (Pl. 15) are shown the location of these spots and the wing fundament beneath them.

In the late embryo or young larva the hypodermis is found to be thickened in the area described above, very much in some individuals or scarcely at all in others. There is great variation in this respect; about ten percent showing well developed discs, thirty percent, a slight thickening, and the remainder none that is perceptible. This variation is of considerable interest, and I shall recur to its probable cause further on. In Fig. 14 (Pl. 15) is represented a transverse section of a larva about eighteen hours after hatching. This section would, however, show equally well the condition as regards the wing disc in the late embryo.

The wing disc, or fundament (*al. fund*) lies well up in the pleural region. It is elliptical in surface view and lies between two sets of muscles (*mu*) which become part of the elevator and depressor muscles of the adult wing. In Fig. 15 (Pl. 15) is shown a transverse section of the second abdominal segment from the same larva as Fig. 14. In this section the muscles corresponding to the two seen in Fig. 14 are easily distinguishable, and between them, upon the pleurum, is situated the spiracle. The positions of the wing fundament and of the spiracle are, therefore perfectly homologous. In each section (Figs. 14 and 15, Pl. 15) a ventral thickening (*disc. v*) is also seen. This occurs regularly

upon each segment and contains from three to ten large gland cells.

According to the observations of WHEELER (1889) upon *L. decem-lineata*, (and my own substantiate his), every segment of the thorax and abdomen develops in embryonic life a well marked spiracular invagination. This, I find, arises as a thickened area of the hypodermis (ectoderm) which later becomes invaginated to form the tracheal tubes. According to WHEELER (1889) the prothoracic spiracle degenerates, the mesothoracic spiracle migrates anteriorly and becomes the functional prothoracic spiracle and the metathoracic spiracle also degenerates. My observations also confirm this, but in the migration of the spiracle from the side of the mesothorax to its larval position, the spiracle alone migrates and the thickened area of hypodermis about it remains and probably becomes the fundament of the elytron.

The tracheal invaginations ramify anteriorly and posteriorly and the main branches of these fuse to form the longitudinal tracheal trunks, after which the openings in the prothorax and metathorax are rapidly cut off, leaving a disc shaped mass of cells which have a somewhat concentric arrangement. The further stages in the degeneration of these spiracles I have not been able to observe. That this rudiment of the spiracle is converted into the imaginal disc of the wing seems probable, however, for the following reasons: 1) The disc of the wing always appears in exactly the same area as that in which the spiracle arose and degenerated. 2) The wing disc frequently shows a concentric arrangement of the cells in early stages, but loses this before invagination to form the wing begins. 3) If the wing fundament is not derived from the remains of the spiracle, then, since the wing disc has the exact position occupied by the spiracle, the latter must entirely degenerate and be replaced by new hypodermis, and from this the wing disc must arise. There is, however, absolutely no ground for belief in such a process and the only conclusion that seems at all tenable, is that the wing fundament is derived directly from the remains of the spiracle. This agrees with VERNON'S (1890) conclusions.

The discs are as a rule better developed in the mature embryo than in the young larva, and it seems certain that they must be formed in all of the embryos of the same species at the same stage of development. The existence of the discs well developed in the embryo and less so in the larva indicates either a degeneration or a subsidence into a quiescent period. Furthermore, the fact that this

same tissue later forms the wings would indicate that after its rise the disc becomes quiescent to the extent that it almost disappears as a recognizable structure.

From these observations, which are based solely upon *L. decemlineata*, I believe that the wing discs are derived from some part of the mesothoracic and metathoracic spiracles and that the rudiments of the spiracles pass through a period of inactivity in the early larva before becoming the active, growing fundament of the wing. In a large part of the species examined this resting stage seems carried to the extent that the cells of the fundament revert to the condition, as regards size, etc., of the surrounding hypodermis, so as not to be distinguishable from it. Then, after a period of rest, these cells begin to grow and become the imaginal disc. This helps to explain the conditions found in the larvae of several beetles, the account of which belongs to another part of this paper.

#### b) Growth and invagination in the Larva.

The fundament of the wing has been observed in its early stages by many authors in the larvae of Diptera, Lepidoptera and Hymenoptera and they all describe the imaginal disc as arising as a thickened portion of the hypodermis. Likewise, in the Coleoptera, the first trace of the wing in the larva is a thickened disc-shaped area lying in the pleural region of the thoracic segments (COMSTOCK & NEEDHAM 1899, KRÜGER 1899, NEEDHAM 1900). In the Heterometabola I do not know of any observations upon the origin or early stages of the wings. Many authors, GRABER (1867), REHBERG (1886), PACKARD (1898) and others "have concluded that the wings of the Heterometabola are dorsal backward outgrowths from the pleural or tergal portions of the thoracic hypodermis" but as far as I know not one of these authors has actually seen the first stage of the wing fundament, and their conclusions have been almost entirely based upon a superficial examination of larval stages, wherein the wings had already become external structures and had quite possibly shifted from their primitive position to one better adapted mechanically to the needs of the larva.

In the Coleopterous larva the wing fundament will earliest be recognized as a thickened plate of cells upon the pleurum of the mesothorax and metathorax. At first the fundament may show a decided concentric arrangement of the cells, such as has been described

by VERSON (1890), GONIN (1894), COMSTOCK & NEEDHAM (1899), NEEDHAM (1900), and MERCER (1900). I have observed this in young larvae of *L. decemlineata*, *Hippodamia 13punctata* and *Epilachna borealis*, but in *Chrysobothris femorata*, *Phymatodes variabilis* and allied forms no such concentric arrangement was found. In those species in which this "rosette" arrangement of cells occurs it is soon lost and the fundament appears as an elliptical area of polygonal cells, which is constantly increasing in thickness. In *L. decemlineata*, the cells composing the wing fundament are not distinguishable from those of the surrounding hypodermis excepting that they are more numerous within a given area. However, this same condition is found in other parts of the larval hypodermis and these do not develop into any larval or imaginal organ. The thickening of the fundament continues gradually during the second instar (*L. decemlineata*), so that there is eventually formed a marked elliptical plate of cells occupying the entire breadth of each of the last two thoracic segments. This condition I have observed in *L. decemlineata* (Pl. 14, Figs. 1 and 2, Pl. 15, Figs. 14 and 16), *Coccinella bipunctata* L., *Hippodamia 13punctata* L., *Epilachna borealis* FAB., *Phymatodes variabilis* FAB. (Pl. 14, Fig. 5; Pl. 17, Fig. 26), *Buprestis rufipes* OLIV., *Chrysobothris femorata* FAB., and *Carabus* sp.?. In *C. bipunctata*, *H. 13punctata* and *E. borealis* the disc is shorter than in the other species mentioned, being more nearly circular in outline. In these *Coccinellidae* it is also more sharply marked off from the surrounding hypodermis than in the other beetles examined, but only rarely have I found it as sharply differentiated as is figured by COMSTOCK & NEEDHAM (1899) for *H. 13punctata*. In most of the beetles examined there was a gradual transition from the disc to the surrounding hypodermis, such as I have figured for *L. decemlineata* (Pl. 15, Figs. 14 and 16), or for *P. variabilis* (Pl. 17, Fig. 26).

It has been shown by DEWITZ and others that these imaginal discs are not circular, but are oval or elliptical in outline, and occupy the larger part of the side of the wing bearing segments. Thus DEWITZ (1881) has shown that in *Trichostegia varia* KOLL. the first stage of the wing fundament is a thickened elliptical area occupying nearly the entire breadth of the segment, and VERSON (1890) has shown that in *Bombyx mori* the wing fundament is an elliptical "rosette" of cells placed where the spiracles of the last two segments ought to be.

The position of this fundament is a matter of some importance, as its careful investigation may give some positive anatomical evidence towards the solution of the phylogenetic origin of insect wings. In the Coleoptera the wing fundament always occupies a position just below the line where, later, the suture between the pleurum and tergum will originate. This location can be determined with a considerable degree of precision by reference to certain muscles and some segmentally arranged groups of glands. In Fig. 19 (Pl. 15) the position of the wing disc is clearly seen to be in line with the row of spiracles along the side of the body, and in Figs. 14 and 15 (Pl. 15) the wing fundament and the spiracle are clearly seen to occupy exactly the same relative position upon the side of the segments. The observations of VERTON (1890), GONIN (1894) and MERCER (1900) upon Lepidoptera show that in this group the wing disc is placed at a point in the pleural hypodermis where the spiracles of the wing bearing segments should have been, thus corresponding exactly with the condition found in the Coleoptera. VERTON (1890) regarded the disc as a modified spiracle and the fine tracheae which connect with the longitudinal trachea, he believes to be the remnant of the once functional passage to the exterior. His conclusion that the wing is derived from the tracheal system (spiracle) seems to me premature considering the slight evidence put forward by him in support of this theory. If it can be shown by a comparative study of the early stages of insects wings of all orders, in both embryonic stages and young larvae, that they are derived from the rudiment of the degenerating spiracle, or arise in place of a spiracle which itself does not appear, we may then conclude, with a fair probability that we are correct, that the wings are derived in some way from the tracheal system.

After the wing fundament has become much thickened and the cells composing it are crowded together, the first invagination begins. According to DEWITZ (1881) and PANCRITIUS (1884) the first invagination is a furrow running longitudinally through the fundament. VERTON (1890), GONIN (1894) and MERCER (1900) have found the first invagination to be a nearly circular pit in the center of the wing disc, and COMSTOCK & NEEDHAM (1899) find the entire disc invaginating (*H. 13punctata*). In *L. decemlineata*, *E. borealis* and *P. variabilis* the first invagination is a small round pit near the center of the wing fundament (Pl. 14, Fig. 1; Pl. 15, Fig. 17). This stage is

short and soon passes into one more characteristic and of longer duration, where the invagination exists as a furrow through the length of the wing disc (Pl. 14, Figs. 2 and 7). The occurrence of the pit-like invagination in several species of insects is of interest, and while it may be coincidence, or its existence may be due to similar mechanical causes existing in the wing fundament, it is also possible that it is of wide phylogenetic significance, and this seemed especially so when we consider that the tracheae arise in exactly the same way in the embryo, as does this pit in the wing fundament of the larva. At present, it seems to me that this stage is in all probability entirely dependent upon mechanical causes existing in the wing fundaments and is not to be regarded as of phyletic significance.

The time in larval life when the wings first appear is of interest. In the Lepidoptera as far as is known, the wing discs are found in the youngest larvae and in all probability arise in the embryo. In the Diptera, WEISMANN and others have found that in some Nematoceros forms the wings appear just before pupation, while in Brachyceros forms the wings are present in the young larvae and probably arise in the embryo.

In the Coleoptera there is considerable diversity in the time of appearance of the wing discs. In *H. 13punctata* the wing appears when the larva is "about one fifth grown" (COMSTOCK & NEEDHAM 1899) and in a near ally, *C. bipunctata*, at the beginning of the third instar. In *L. decemlineata*, and likewise in *E. borealis*, the wing appears at the beginning of the third instar. In *O. scabra* careful search failed to show any trace of the wing until the last larval stage, but in a near ally *L. fusca* et al., the wing is present in larvae of the first year. The *Cerambycidae* and *Buprestidae* are also interesting as showing a postponement of the beginnings of wing development until the end of larval life, although the wing due may be present, as in *C. femorata*, throughout larval life. In the *Carabidae* the wings appear in the penultimate larval stage, but undergo no development until just before pupation. Lastly, in the *Curculionidae* the wings appear in the last larval stage. In the following table I have given the time in the larval life when the wings appear and some other data concerning the number of stages for the species studied by myself and others.

Family and Species	Total number of larval stages	Ordin. number of stage in which the wings appear	Length of larval life
<i>Carabidæ</i>			
<i>Carabus sp.?</i>	?	penultimate	1 year?
<i>Coccinellidæ</i>			
<i>Hippodamia 13punctata</i>	4 (?)	3d	2—4 weeks
<i>Coccinella bipunctata</i>	4	3d	2—3 "
<i>Epilachna borealis</i>	4	3d	2—4 "
<i>Dermestidæ</i>			
<i>Anthrenus verbasci</i>	?	last	?
<i>Elateridæ</i>			
<i>Melasis pectinicornis</i>	5 (?)	4th (?)	1 year
<i>Buprestidæ</i>			
<i>Buprestis rufipes</i>	5 (?)	4th (?)	do.
<i>Chrysobothris femorata</i>	5	1st	do.
<i>Scarabæidæ</i>			
<i>Lachmosterna fusca</i>	5 (?)	2d	3 years
<i>Pelidnota punctata</i>	5 (?)	last	1 year
<i>Osmoderma scabra</i>	5 (?)	last	3 years
<i>Cerambycidæ</i>			
<i>Orthosoma brunneum</i>	?	last	3 years
<i>Phymatodes variabilis</i>	5	5th	1 year
<i>Chrysomelidæ</i>			
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	4	1st	3—4 weeks
<i>Curculionidæ</i>			
<i>Macropus sp.?</i>	3	3d	6—8 weeks
<i>Mononychus vulpeculus</i>	3	3d	3—4 weeks

Why is there this difference in the time when the wings appear and begin to develop? Is it associated with the type of larval environment? or is it associated with primitive or specialized conditions? These are questions which, although not directly answerable, can better be discussed after some other evidence bearing upon this subject has been considered.

## 2. Formation of Larval Wings.

After the first pit-like invagination is formed it elongates rapidly, forming a furrow nearly the entire length of the disc. This groove now deepens rapidly (Pl. 14, Figs 2 and 7; Pl. 15, Fig. 17, Pl. 17, Fig. 27) and simultaneously the dorsal part of the invaginated tissue becomes thickened (Pl. 17, Fig. 27) until it may be twice as thick as the ventral part. This invagination completed, the wing is now ready to enter upon one of the special lines of development which they follow in reaching the adult stage.

The wings of all Coleoptera develop in exactly the same way up to and through the formation of the first invagination, but from that point until the pupal stage is reached the type of wing development varies in different families and species. Three types of imaginal discs were recognized by GONIN (1894) and were called by him the *Corethra*, *Pieris* and *Musca* types. From my observations upon Coleoptera and several Holometabolous insects and PRATT'S (1900) upon *Melophagus*, the list of types of imaginal discs is extended to at least five with numerous gradations between the first four.

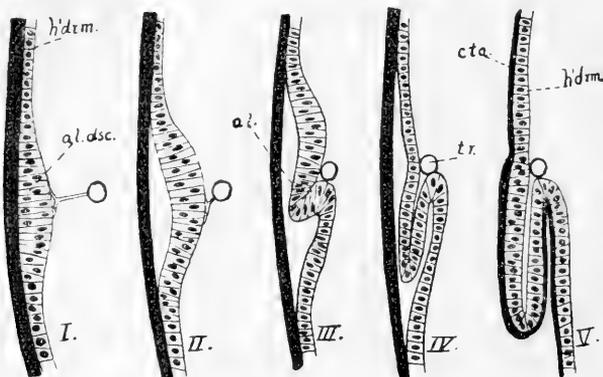


Fig. A. Diagrammatic representation of the rise and development of the "simple type" of imaginal disc.

1) Simple type. The fundament of the imaginal organ not sharply marked off from the body hypodermis and usually directly evaginated to form the imaginal organs. The evagination is usually

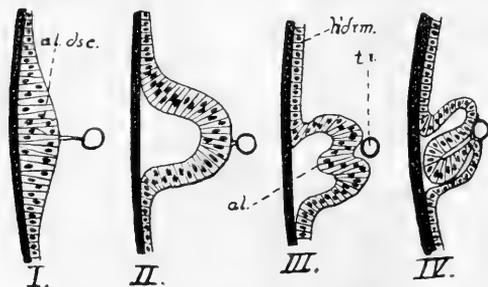


Fig. B. Diagrammatic representation of the rise and development of the "recessed type" of imaginal disc.

preceded by a slight invagination. Characteristic of all known Heterometabola and many families of Coleoptera. It is the dominant type of wing development in beetles.

2) Recessed type = *Corethra* type of GONIN. The fundament is invaginated and then evaginated and so lies in a shallow niche in the hypodermal wall, but opens broadly against the cuticula. *Scarabaeidae* in the Coleoptera and Nematocerous Diptera.

3) Enclosed type = *Pieris* type of GONIN. The fundament is invaginated, then evaginates, the lips of the cavity of the invagination close so that the fundament lies in a closed sac connecting with the body wall by a short peduncle. *Coccinellidae* and *Chrysomelidae* in Coleoptera, all Neuroptera and Lepidoptera.

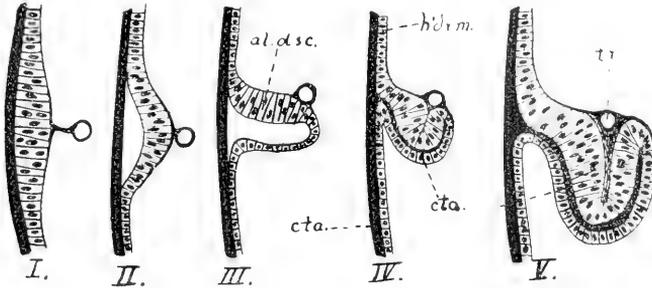


Fig. C. Diagrammatic representation of the origin and development of the "enclosed type" of imaginal disc.

4) Stalked type = *Musca* type of GONIN. With the fundament formed and inclosed as in the preceding type, but with the peduncle much attenuated and the fundament lying some distance within the body cavity. *Musca* and allied forms.

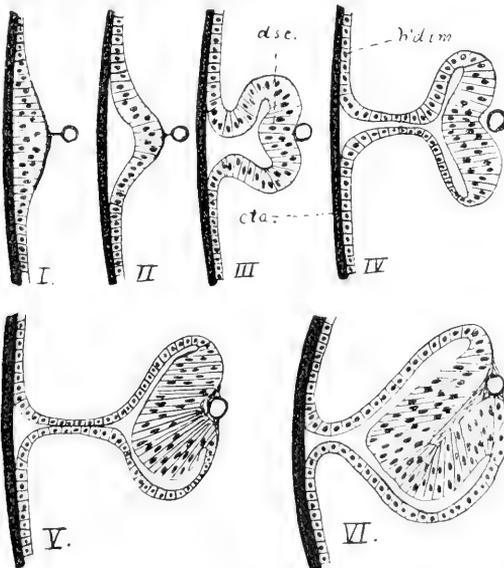


Fig. D. Diagrammatic representation of the origin and development of the "stalked type" of imaginal disc.

5) Detached type with the fundament entirely cut off from the hypodermis and lying free in the body cavity. *Melophagus* (PRATT, 1900).

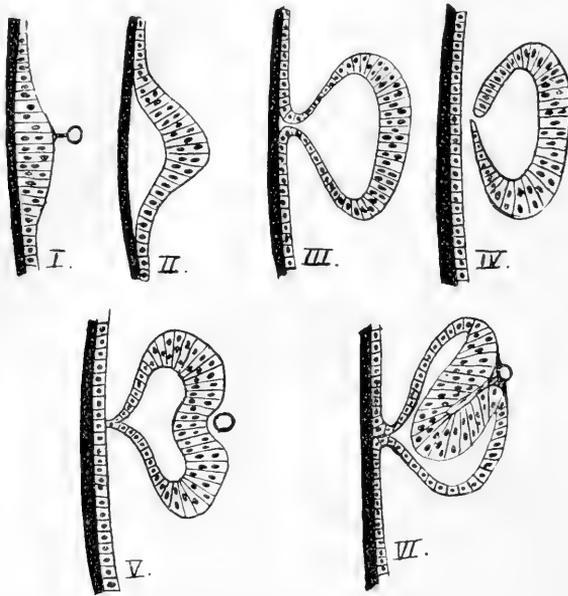


Fig. E. Diagrammatic representation of the origin and development of the "detached type" of imaginal disc. Modified from PRATT.

In the Coleoptera the wings develop according to one of the first three types, no species being known that shows the imaginal discs of the last two types, which are known only in the Diptera. The development of the wings in the larvae of Coleoptera I shall discuss by types of development rather than by species and the probable significance of these types I shall consider at the end of this section.

#### 1) Simple type.

In *Phymatodes variabilis*, *Chrysobothris femorata*, *Buprestis rufipes*, and many other unidentified species of *Cerambycidae* and *Buprestidae*, during the formation of the first invagination a considerable area of the hypodermis draws away from the cuticula but remains connected with it by fine threads of chitinous material, which are secreted by the cells as they move inward (Pl. 17, Figs. 27 and 28 *cta*<sub>5</sub>). The proximal side of the fundament is supplied with small tracheal branches from the dorsal longitudinal tracheal trunk; and leucocytes, blood corpuscles, and cells resembling the "embryonic cells" of VERNON (1890)

are also numerous. Where the wing fundament has reached its maximum invagination, which rarely exceeds two or three times the thickness of the hypodermis, the dorsal portion of the invaginated tissue thickens slightly and is evaginated downwards between the hypodermis and the cuticula, thus forming the beginning of the larval wing (Pl. 17, Figs. 28—31).

This development takes place entirely in the last larval stage and produces a larval wing lying between the somatic hypodermis and the cuticula without a trace of a wing sac (peripodal sac) and only enough invagination to allow the wing to be formed beneath the cuticula. The wing is thus from the start outside of the body and differs in that respect from the usual recorded type of Holometabolic insect wing development. The evagination of the wing is evidently a rapid process, for in no case have I been able to obtain preparations in this stage, although stages just before or just after evagination are easily obtained.

With the evagination of the wing the embryonic cells increase in number and become aggregated into large groups or masses irregularly arranged near the opening of the wing cavity. There, is, however, a considerable variation in the number of these cells in different individuals (Pl. 17, Fig. 30 *ce*). In the corresponding stage of *Chrysobothris femorata* (Pl. 18, Fig. 45) and in *Buprestis rufipes* there is a dense mass of cells surrounding the tracheal trunk and closing the opening to the wing cavity. Some of these may arise from the "embryonic cells", but the larger part are surely due to the proliferation of the hypotracheal membrane of the tracheal trunk.

The further development of the wing of *Phymatodes* in the larva consists in the continued downward growth of the wing fold between the body and the cuticula. In Figs. 7—10 (Pl. 14) are shown surface views of the developing wing of *P. variabilis* made by graphic reconstruction from serial sections. Fig. 7 (Pl. 14) shows the first invagination in the same stage as is shown in Fig. 26 (Pl. 17) in transverse section. In Fig. 8 (Pl. 14) the evagination of the wing has already produced a well marked wing fold. This same stage is also shown in Fig. 30 (Pl. 17) in transverse section. In Figs. 9 and 10 (Pl. 14) and Figs. 27—29 (Pl. 17) are shown later stages in surface view and in transverse section. The development of the wings in *Phymatodes* is interesting and shows the simplest condition of wing development yet described.

In addition to *Phymatodes* other *Cerambycidae* have the wings developing in the same way: *Prionus*, *Calladium*, and several larvae

of undetermined genera. The *Buprestidae* (*Buprestis*, *Chrysobothris*, *Agilus*), *Carabidae* (*Carabus*), *Elateridae* (*Elater*, *Melanotus*) and *Curculionidae* (*Macropus*, *Mononychus*) have the wings developing in the same way as in *Phymatodes*, with slight variations in individual species. All, however, conform strictly to this simple type of wing development. An examination of other families of beetles will undoubtedly extend the list of genera and species wherein the wings develop according to this type. It seems then that this "simple type" of wing development is characteristic of several large and important families of Coleoptera, and it may, I think, be taken as more characteristic of the order as a whole than either of the two following types.

2) Recessed type = *Corethra* type of GONIN (1894).

A more complicated type of development is found in the *Scarabaeidae* where I have observed it in *Osmoderma scabra* and *Lachnosterna fusca*, et al. The first stage of the development of the wing in these beetles I have not been able to obtain and in every case seen the wing disc was well developed. From the structure of these discs in the *Scarabaeidae* and from what is known of the development of similar structures in Diptera there is no doubt that the hypodermis first thickens, invaginates to form a deep pocket and then evaginates to form the fundament, which at the end of the process comes to lie in a deep pocket or niche of the hypodermis opening broadly against the cuticula (Pl. 14, Fig. 11 *al. a, eac. al*; Pl. 15, Fig. 20). In the two species studied the wing disc is not a round or oval shaped structure as in the Diptera, but is much elongated in the anterior-posterior axis and occupies nearly the entire breadth of the segment. In Figs. 11, 12 and 13 (Pl. 14) are shown surface views of the wings of *O. scabra* made by reconstruction from serial sections. In the later development of the wings of *O. scabra* or *L. fusca* the wing grows rapidly, at the beginning of the prepupal stage pushing out and downward from its containing pocket between the hypodermis and the cuticula.

This type of wing development I have not found in any species of Coleoptera outside of the *Scarabaeidae*, although several undetermined species of Scarabaeid grubs show this form of wing fundament. This type of development may be found in other families of Coleoptera, but I doubt if it is of as wide occurrence as the preceding one. It does, however, form a connecting link between the preceding and the following types of wing development.

3) Enclosed type = *Pieris* type of GONIN (1894).

The most complicated method of wing development in beetles is found in the *Coccinellidae* and *Chrysomelidae*, and in no other families, as far as is known. Of the two families the former presents a much simpler condition than the latter as regards the wing fundament and its containing sac.

In both families the wing fundament is evaginated in the same way. The larger part of the thickened wing disc swings inward from the cuticula as if hinged by the dorsal edge, while a relatively thin layer of hypodermis forms the ventral part of the pocket thus formed. In this type of wing development there is then first a longitudinal furrow above which the hypodermis thickens to form the wing fundament and below which it becomes thinner to form the wing sac. By the continued inward movement of the furrow the upper and lower parts of the primitive disc are made to behave as described above. The lips of the pocket now come together forming a closed sac which completely cuts off the wing fundament from the outside world (Pl. 15, Fig. 18). In the Coccinellid, *H. 13punctata*, COMSTOCK & NEEDHAM (1899) describe and figure the wing sacs as open structures much like those found in the *Scarabaeidae*. They state that "as growth continues, the wing extends itself slowly ventrally, as shown in fig. 86; the mouth of its enveloping pouch becomes somewhat closed by the growth and extension of the pleural hypodermis, but to various degrees in different specimens, a larger part of the larval wing being often found covered exteriorly only by the chitin of the integument." I have been unable to corroborate their observations with properly preserved material. Specimens killed in HERMANN'S or FLEMMING'S fluid or sublimate acetic acid mixtures do not show this structure, as the edges of the wing pocket being in close contact, close the wing sac (Pl. 20, Figs. 65 and 66). With material killed in PERENYI'S fluid, picric acid mixtures, hot water, or alcohol and corrosive sublimate exactly the conditions described by COMSTOCK & NEEDHAM are found; and this is due to the great shrinkage and distortion produced by these reagents upon insect tissue.

In *L. decemlineata*, after the invagination of the hypodermis the opening of the wing pocket closes, but the lips do not fuse for more than the posterior half of the opening. A closed sac is thus formed with the dorsal wall thick, the ventral wall thin. The dorsal part now evaginates downward into the wing sac, and soon the growing wing has obliterated the cavity of the invagination, so that the dorsal

and ventral layers are everywhere in contact except for a thin chitinous lamella which lies between them (Pl. 15, Fig. 18 *cta*<sub>4</sub>; Pl. 20, Figs. 65 and 66). The peduncle by which this imaginal disc is attached to the body wall now elongates slightly (*L. decemlineata*) so that the proximal side of the wing is closely approximated to the dorsal tracheal trunk, and from this the wing now receives several small tracheoles which have developed at various points on the tracheal trunk near the wing. These are not the original tracheal supply of the wing disc, for, as I have already shown, in the earliest stages the fundamen-  
ta has a well marked tracheal branch from the tracheal trunk (Pl. 15, Figs. 14, 16 and 17; Pl. 17, Figs. 26, 27, 28 and 29; Pl. 20, Fig. 64).

At the stage shown in Fig. 18 (Pl. 15) the two layers of the wing are differentiated, the future dorsal layer (*h'drm*<sub>2</sub>) being thicker than the ventral one (*h'drm*<sub>3</sub>), and this is true of both elytra and hind wings. Further growth of the wing is in a downward and backward direction, so that the wing disc becomes an oval body projecting into the body cavity but attached to the body wall by a short, thick peduncle. Sections taken at the anterior end of the wing show a structure like that seen in Fig. 21 (Pl. 16) or Fig. 66 (Pl. 20), while sections at the posterior end show the wing entirely cut off from the hypodermis, as in the Lepidoptera (Pl. 17, Fig. 32; Pl. 20, Fig. 67). During this growth the cavity of the wing becomes more and more marked, especially near the posterior portion of the opening into the wing. The anterior part of the wing fundamen-  
ta still has the two layers in close contact (Pl. 16, Fig. 21). Tracheoles, embryonic cells, and leucocytes have increased in number during the growth of the wing and now form a tangled mass near the opening of the wing cavity.

During most of the larval stage the wings grow slowly and remain in much the same condition as that shown in Fig. 21 (Pl. 16). When the larva ceases feeding and begins the prepupal stage the wings increase rapidly in size, which is largely due to a rearrangement of the contents of the hypodermal cells and the entrance of haemolymph into the wing cavity. The wing soon becomes too large for the wing sac, and as it grows it pushes up and out of the sac which has begun to open and at the same time — the dorsal motion being limited — pushes the hypodermis of the wing pocket down and out of the way (Pl. 16, Fig. 22).

The wings of these beetles all leave the wing sac in the

manner described above, which is essentially an opening of the lumen of the peripodal sac (*wing sac*), as it occurs in Diptera, to allow the growing organ to pass out. The development of a wing of this type is shown in the figures of the wings of *L. decemlineata* as seen in surface view from graphic reconstructions (Pl. 14, Figs. 1, 2, 3, 4, 5 and 6). Figs. 1, 2 and 3 show larval stages, Fig. 4 shows a stage in the escape of the wing in the prepupa, and Figs. 5 and 6 show the rapid growth of the wing during the prepupal stage.

In the Lepidoptera, GONIN (1894) believes that the wings become external by the destruction of the "peripodal" sac, and the existence of seemingly degenerating tissue near the wings gave color to this view. This degenerating tissue is, as MERCER (1900) has shown, the precipitated exuvial fluid which, with hot corrosive sublimate, assumes forms that closely resemble degenerating tissue. MERCER (1900) believes that the wing sac partly draws away and is partly pushed away by the growing wing. In the Coleoptera the hypodermis is entirely passive during this process and changes only as the wing grows and so changes the position of tissues that impede its movement. I have also studied the development of the wing in *Clisiocampa americana* (Lepidoptera) and find these conditions like those described for the Coleoptera. This process is then one that is entirely dependent upon the rapid increase in the size of the wing as the larva nears pupation, and the capacity for an almost unlimited amount of stretching upon the part of the hypodermis of the wing sac. It does not involve any destruction of tissue or retraction of the hypodermis.

The account by COMSTOCK & NEEDHAM (1899) of the development of the wings in *H. 13punctata* would if correct, place the *Coccinellidae* as transitional forms between the *Scarabaeidae* and *Chrysomelidae* as regards wing development. Their account is, however, inaccurate in this respect, although admirable in others. On Plate 20 in Figs. 64—67 I have shown several stages in the development of the wing of *H. 13punctata* where it is evident that the wing sac is closed, but that there is a considerable space in it not occupied by the wings, as indicated by the reticulated chitinous mass that fills it. The wing lies close to the body wall, there being almost no peduncle to the wing disc (Pl. 20, Fig. 66). In *L. decemlineata* the space of the wing cavity is obliterated, the stalk of the wing disc is longer and the tracheal system is more complex than in the *Coccinellidae*; therefore, it seems that the *Chrysomelidae* show the most specialized condition of wing development yet found in the Coleoptera.

### 3. Significance of the Types of Wing Development.

In the preceding section I have shown that the wings of Coleoptera develop during larval life in one of three ways, and that the beginning and the result of the process is in every case the same; the formation of the adult wings which have essentially the same structure. This interesting variation in the intermediate stages of the same organ in the same group is probably due to two causes, variety of larval habits and habitat, and rapidity of development.

In the species studied it was evident that the prevailing type of wing development is a simple one where the wings develop directly beneath the cuticula without the formation of even a trace of a wing sac. In all of the beetles which show this type of development the larval period is long, in some cases (*Scarabaeidae* and *Cerambycidae*) being two, three, or even more years in duration. The *Curculionidae* are, however, an exception to this rule, but in this family the wings do not appear until the last instar, when there is no need of a wing sac. In most of the species studied, which fall into this class as regards wing development, the maximum growth is attained in early winter and the larva then lies dormant until warm weather comes again. The last larval moult preceding the final one occurs in late autumn, and soon after this the wing discs are found as slightly thickened areas upon the sides of the thoracic segments. They remain in this simple state until the following spring, when, with the increase of temperature, development begins again.

This type of wing development forms, I believe, a connecting link between the simpler condition of the Heterometabola and the more complicated one of the Holometabola. As I was unable to find any satisfactory account of the origin and development of the wings of Heterometabolic insects, I have made for purposes of comparison, a careful study of the rise and development of the wings in some Hemiptera and Orthoptera, but I shall present here only such data as are needed for the sake of comparison, reserving the rest of my observations for a later communication.

In *Anasa tristis* DE G. (Hemiptera) the wings are present as disc-like thickenings of the pleural hypodermis of the last two thoracic segments. These are present in the youngest larvae and probably arise in the embryo. Each disc is supplied with a small tracheal branch from the longitudinal tracheal trunk, and is in exactly the same position upon the thorax of the larva as are the discs in Coleoptera.

or Lepidoptera. During the first instar the disc thickens slowly, but after passing into the second instar, it invaginates slightly, then evaginates into the narrow cavity thus formed, and at the following ecdysis becomes an external structure. It should be noted that the wings are in no sense "dorsal backward prolongations of the tergum" as PACKARD, GRABER and others have argued, but arise as true lateral structures which, for the mechanical convenience of the larva, are shifted in later moults to another position.

In *Microcentrum latifolium* (Orthoptera), the wings arise in the same way as described for *Anasa*, but in the embryo, so that at hatching the embryo shows well developed wings already evaginated lying beneath the cuticula of the first larval stage ready to become external at the beginning of the second larval stage.

If the development of the wings in *Anasa* or *Microcentrum* could be retarded so that the wings should not begin to grow until the last larval stage, which should also be prolonged, then the development of the wings of the Holometabola and Heterometabolous species would not differ. Even as it is the development of the wings in *Anasa* or a beetle like *Phymatodes* is alike even in details except in the time when they become external, as far as the type of wing development is concerned there is no difference. In this connection it is of interest to note that in some of the *Tettigidae* (Tettigidea), — so I am informed by Dr. HANCOCK, — the wings remain beneath the cuticula during the larval life and then at the final transformation emerge as fully developed wings. In this interesting case we see in a Heterometabolic insect a condition of wing development that is exactly like that of the Holometabola. In this group also there is a more or less pronounced change of form, a loss of larval characters and the assumption of adult ones. In the face of such examples as these one is led to doubt seriously the accuracy of the wide application of the terms Heterometabola and Holometabola. Such conflicting phenomena are not confined to the Heterometabola, but occur in insects with supposedly complete metamorphosis, there being many records of beetle larvae with wings, DEWITZ (1883) and others. In forms like the meal worm a constant percentage have the wings external in the larva, while in forms like the *Staphylinidae* there is scarcely any external change from larva to adult, certainly no more than occurs in the last moult of many insects with an incomplete metamorphosis.

COMSTOCK & NEEDHAM (1899) have advanced the view that the wings of all insects are developed upon one fundamental type, and

this is perhaps what one might expect, although they have not put forward any conclusive evidence upon this point. Their evidence was the venation, which might have arisen secondarily from mechanical necessity so that the resemblance between the wings of insects in this respect would have been purely accidental. I have, I believe, presented here for the first time observations showing that the development of the wings in insects with complete and incomplete metamorphosis is essentially the same, but is obscured or complicated by conditions prevailing in the more specialized orders. Undoubtedly the type of wing development found in most of the Coleoptera examined is one derived directly from Heterometabolic ancestors and has persisted in nearly its original condition as regards development, although retarded or postponed in its activities until the final larval stage.

In those forms which have the wings in the larva lodged in a shallow pocket of the hypodermis we encounter the first specialization. In the *Scarabacidae* the condition as regards wing development is peculiar. In some species as in *O. scabra* the wings arise late in larval life or shortly before pupation, but in *L. fusca* et al. the wings are present in the larvae of the first year as a typical recessed imaginal disc. It remains dormant, however, until just before pupation, when growth begins. The diversity in wing development shown by these two species is difficult if not impossible of explanation at the present time. We may of course say, that in *L. fusca* the wing appears at the normal time, and that in *O. scabra*, because of the long larval life the wings have been retarded from generation to generation until now it does not begin to develop until late in the larval period. This, however, is not an explanation, but a statement of the stages through which we suppose it passed in reaching its present condition. At present there is not enough known of insect metamorphosis from the standpoint of experiment to permit of attempting to explain phenomena like these.

Both of the preceding types of wing development have been found in beetles having a long larval period, extending over several months or even years, but in the families having short larval periods, a different and more complicated type of wing development is found. In beetles with long larval periods the wing requires from ten weeks (*Phymatodes*) in which to complete its development to fifteen weeks (*Osmoderma*), and the type of wing development found there is obviously adapted to the larval conditions, since no ecdyses occur where the wing may become prematurely an external structure, and the slow wing

growth is possible between the hypodermis and cuticula without causing any inconvenience to the larva. In the *Coccinellidae* and *Chrysomelidae*, where the larval period is short and ecdyses occur in rapid succession, some arrangement must be made whereby the wings which are already well formed in the half grown larva can pass from instar to instar without becoming external structures. This has been accomplished by the retreat of the wing inward from the surface and its becoming surrounded by a sac or pocket of the hypodermis which protects the organ from injury and allows ecdysis to go on and the wing not become prematurely an external structure. This has resulted in the establishment of a type of wing development almost exactly like that of the Lepidoptera, and probably by similar causes.

In these beetles the chitin which is secreted by the wing in the wing sac is cast at ecdysis like that of the rest of the surface, and not infrequently after this has been drawn out the opening of the wing sac fails to close completely, so that the cavity of the wing sac opens freely to the outside world. It is quite evident that insects which possess wings in the early larval stages and which have frequent ecdyses must have some method of preventing these organs from becoming external and appearing prematurely, perhaps to the great injury of the insect. In this may lie the secret of the origin of the highly specialized imaginal discs of Lepidoptera, Diptera and some Coleoptera. I think we may conclude that in the Holometabola, where, for any reason, the larval period becomes shortened, the imaginal disc retreats from the surface, more and more, and in the pockets thus formed the imaginal organ being well protected may go on developing uninterrupted by any of the activities of the larva or vicissitudes of the environment. While duration of larval life is undoubtedly important, the degree of specialization of the larva as a whole is probably also a potent factor in the production of specialized types of imaginal discs. These two, length of larval life and type of larva are closely associated and are almost certainly two manifestations of the effect of the environment upon larval life and development.

#### 4. Behavior of the Hypodermis.

In the early stages of the wing fundament the cells differ in no way from those of the hypodermis immediately about it, but when the disc becomes thickened the cells have a characteristic polygonal shape, such as has been figured by PANCRITIUS (1884) and occurs so frequently in insect tissue. The volume of the cell has not increased,

but the crowding in the disc has caused a rearrangement of the contents of the cell so that the nuclei lie at different levels with the cytoplasm pressed out into the ends of the cell. Each cell reaches from the inner to the outer side of the disc, which is then a single layer of cells (and not many layered) (Pl. 15, Figs. 16 and 17; Pl. 17, Figs. 26 to 31; Pl. 20, Figs. 64 and 65).

During the evagination of the wing into the wing sac, or between the hypodermis and cuticula, and through the larval stages until the beginning of the prepupal stage the hypodermis of the wings changes but little if any at all, the only marked change being the increase in the number of cells (compare Pl. 15, Figs. 16 and 17; Pl. 16, Figs. 21 and 22; Pl. 17, Figs. 26—31; Pl. 20, Figs. 64—67).

The hypodermis has on the proximal side a well developed basement membrane which is made up of the anastomosed attenuated prolongations of the basal ends of the cells, and a delicate layer of mesoderm cells such as lines the proximal side of the hypodermis over the entire body. There is no trace of other mesodermal cells taking part in its formation as has been affirmed by several authors. The hypodermal cells are thus bound together by this rather tough fibrous basement membrane, so that when the cuticula is removed the hypodermis presents a relatively firm structure, capable of resisting considerable stresses without rupture. To this structure of the hypodermis is due the capacity which it shows for the concentration or extreme extension so often found during the metamorphosis of an insect. In the development of the wing this membrane is of great importance, for to it the hypodermal cells always remain attached although the connecting portion may become extremely attenuated. With the cells thus anchored to the basement membranes which fuse to form the middle membrane, the two sides of the wing are held near together so that the wing expands into a disc instead of a sac, as it does when the membranes break apart or the connection of the cells with the membrane is broken. It has been shown by MAYER (1897), COMSTOCK & NEEDHAN (1899), MERCER (1900) and others that these basement membranes fuse along certain lines to form the median membrane.

Near the close of the larval stage the wing begins to enlarge rapidly and important changes occur in the hypodermis. At the beginning of the prepupal stage the abdominal segments contract spasmodically forcing the haemolymph anteriorly into the head and thorax, where the pressure is partly relieved by being expended in dilating

the future imaginal organs i. e. wings, legs, antennae etc. The haemolymph enters the wing through spaces between the two basement membranes where they have not fused. These spaces, or sinuses, are the first trace of the future veins of the wing (Pl. 16, Fig. 22 *v.m.*; Figs. 23, 24 and 25 *v.cos.*, *v.s.cos.*, *v.rm.*, *v.m.*, *v.cu.*, *v.a.*).

The hypodermis of the wing shows the first indications of change at about the time the larva ceases feeding, when the nuclei and cytoplasm of the cells are seen to be moving towards the outer surface of the wing. The cell is still attached to the basement membrane by a thinner portion which later becomes a delicate structureless fibre [see also MAYER, 1896] (Pl. 17, Fig. 35 *fbr.*; Pl. 16, Figs. 22, 23 and 24). This rearrangement of the cell contents results in the formation of spaces between the proximal ends of the hypodermal cells, which become more or less filled with tracheoles and leucocytes, and when there are ruptures in the basement membrane haemolymph and blood corpuscles are also found there (Pl. 17, Fig. 34). Gradually the nucleus and cytoplasm move towards the surface and eventually the nuclei and the cell contents become arranged in a single layer at the surface of the wing (Pl. 16, Fig. 25). This last state is attained just before pupation when the wing is fully expanded and ready to become rearranged in position to form the pupal wings. The result of the migration of the cell contents is a great increase in the surface area of the wings, for each cell now has its distal end many times larger in area than it was at the beginning of the prepupal period, and to this increase in the area of the distal ends of the cells the wing owes its growth.

A delicate layer of chitin is now secreted by the hypodermis which goes to form part of the pupal cuticula; and soon afterwards the final transformation to the pupal stage occurs. During the early part of the pupal stage the hypodermis proper does not show any activity in growth, but towards the latter part of this stage the cells enlarge slightly and some few divide so that the wing surface becomes much folded, a condition frequently noted in accounts of Lepidopterous wing development. This is the normal method of hypodermal growth. At the final transformation these folds are flattened out and the wing expands, perhaps to five hundred times its area in the pupal stage (MAYER 1896). In the Coleoptera there is no such great increase in the size of the wings of the imago over those of the pupa as occurs in the Lepidoptera. Thus in *L. decemlineata* the ratio between the area of the elytra of the imago and pupa is 4:1, of the

hind wings 10:1. In *O. brunneum* the ratio for the elytra is 3:1, hind wings 7:1. In *P. punctata*, elytra 2:1, hind wings 5:1. In *C. femorata* elytra 4:1, hind wings 3:1.

Concerning the cause of this behavior of the hypodermis I have no definite evidence. Superficially it appears to be due to one of two agencies, or to a combination of them. The change observed in the contents of the hypodermal cells may be due to the entrance of the haemolymph into the wing, which expands it and causes necessarily a rearrangement of the tissue to accommodate the increasing size of the organ, or the change may be due to some stimulus other than mechanical necessity, which causes the nucleus and cytoplasm of the cells to move to the distal end, or to the outer surface of the organ, thereby causing a great increase in the surface area of each cell and as a result, an increase in the size of the entire organ. To occupy the space produced in the center of the organ by this process the haemolymph is forced in by the contraction of the abdominal segments. Probably the first alternative will be the most commonly accepted one, since the usual opinion is that it is the entrance of the haemolymph under pressure that expands the wings. It should be noted, however, that this shifting of the cell contents begins and reaches a considerable development before any haemolymph enters the wing sinuses. In some pathological cases where the wings failed to develop properly the veins and sinuses were found densely crowded with haemolymph, showing that the pressure had been great, but the contents of the hypodermal cells had not changed in position from that of the early larva. If the entrance of the haemolymph and the necessity of mechanical adjustment alone were responsible for this process and expansion of the wings, some trace of it should have occurred in these abnormal cases. It is evident then, that this change in the position of the cell contents of the hypodermal cells, which is so important to wing development, and to insect metamorphosis in general, is due to a stimulus of whose nature and source we are ignorant, but which undoubtedly belongs to the group of stimuli or causes which bring about the other changes in metamorphosis. The pressure of the haemolymph and the mechanics dependent upon it are, I am certain, of minor importance in wing development, and while they may have some part in the expansion of the wing, the longer part is already well begun before the haemolymph finds entrance to the wing, and, in general, I think that the

theory of pressure of the haemolymph as a cause of many phenomena of insect metamorphosis has been seriously overworked.

## 5. Tracheal System of the Wings.

### a) Larval Tracheal System.

The wings of Coleoptera as far as examined, are all closely associated with the tracheal system even in the youngest stages, and this seems true of every species of insect whose wing development has been studied. In all of the recorded observations the wing fundament lies close to the lateral tracheal trunk, from which fine tracheoles pass to the wing disc, or one, usually two, branches of considerable size and length may arise from the longitudinal tracheal trunk and be distributed to the inner side of the disc (Pl. 15, Figs. 14 and 16; Pl. 17, Fig. 29; Pl. 20, Fig. 65). In the beetles both of these methods of supplying the wings with tracheae are found, but the latter is the more common one.

In the young stages of *L. decemlineata* the wing fundament receives two branches from the dorsal tracheal trunk, or more rarely in place of these two single branches, there are two groups of small tracheal tubes which correspond to the single tubes in position, and I believe, in morphological significance. These two centers of tracheal proliferation are undoubtedly the embryonic state of the cubito-anal and costo-radial groups of tracheae which are of constant occurrence in insect wings and which are found in a simple state in the wings of Coleopterous pupae (COMSTOCK & NEEDHAM 1899).

During the early stages of the development of the wing fundament the small tracheae described above are able to supply the required amount of air, but when the prepupal stage begins with the rapid growth and changes incident to it the early tracheation is unable to meet the demands made upon it, and, accordingly, a temporary system like that of the Lepidoptera is developed which is functional for a short time and then disintegrates in the pupa.

In the last larval stage, shortly before the wings begin to expand, the hypotracheal membrane of the dorsal tracheal trunk shows a proliferation of cells at two or more points, usually near the place where the two branches of the trachea to the wing disc arise. This proliferation may, however, extend for a considerable distance along the tracheal trunks. In this growth the cells do not become cut off from one another or from the hypotracheal membranes and only partial

and delicate cell walls are formed. This results in the development of a protoplasmic body with numerous nuclei separated by partial cell walls (Pl. 18, Fig. 48). In this mass there develops a delicate and much coiled tube with delicate structureless intima of chitin (?), the whole appearing exactly like the development of the tracheoles of the Lepidoptera as figured and described by GONIN (1894). The tubule arises at the place where the mass of cells is in contact with the intima of the tracheal trunk as a short, thick, cylindrical structure with one end abutting directly against the intima and the other constantly advancing into and eventually nearly obliterating the protoplasmic mass. When fully formed, the tubule, much coiled and convoluted, and the degenerating nuclei are formed in place of the cellular body with which the structure started (Pl. 18, Fig. 48 *tr. cl.*).

The development of the tubule from the protoplasm I have not been able to observe. The process involved is certainly peculiar and it is almost impossible to get any direct evidence upon it. It is certain for two reasons that the tubules are not empty and that they are not filled with air: 1) There is no way for air to get into the tubule except by penetration through the intima of the tracheal trunk; 2) In freshly killed material which has not been treated with alcohol or any reagent that would remove air the tracheoles do not show any traces of air in them, but are filled with a highly refractive fluid. After the tissue has been treated with alcohol and the processes necessary for sectioning, these tubules are found to be empty so that in life they evidently contain some substance which is soluble in and removed by the reagents used in preparation, and is removed by evaporation or drying when the tubule becomes functional.

When the tubule is fully developed and the time arrives for it to enter the wing, it unrolls and travels towards and into the wing cavity. The cause of this unwinding is not easy to discover. To some extent it may be aided by the entrance of the permanent tracheae which begin to bud out from the dorsal tracheal trunk and enter the wing at about this time. It is also almost certain that the tracheoles are not unrolled until they become functional. It has been suggested by GONIN (1894) and MERCER (1900) that the entrance of air into them is the cause of the unwinding of the tracheoles. It is not easy, however, to comprehend the manner in which the air is able to cause this unwinding of the ball-like mass of tracheole.

In the Lepidoptera according to GONIN (1894), the tracheoles do not become functional until an ecdysis has been passed through, but

in the Coleoptera they become functional early in the prepupal stage without an ecdysis. This is accomplished by the partial ecdysis of the dorsal tracheal trunk and the rupture of the intima in several places through which air passes to the space formed between the two intimas. As a result of this the tracheoles become functional in *L. decemlineata* one or two days before the larva ceases feeding or on or about six or eight days before pupation.

The simplest condition of these tracheoles observed was in *C. bipunctata* (Pl. 18, Fig. 43), where the tubules are developed at irregular intervals from the dorsal tracheal trunk and are not numerous. A more complicated condition is found in *L. decemlineata*, where a large mass of rather large tracheoles have entered the wing cavity (Pl. 18, Fig. 44), and a still more complicated condition is found in *O. scabra* (Pl. 18, Fig. 46). In this beetle a much coiled mass of large tracheoles develop from the branches of the dorsal tracheal trunk which enter the wing. In early prepupal life the foramen of the wing is closed by a plug of these tracheoles. The most specialized condition observed in the Coleoptera was found in the *Buprestidae* where there develops from the hypotracheal membrane of the dorsal tracheal trunk a mass of cells in which develops a great number of coiled tracheoles (Pl. 18, Fig. 45), the whole arrangement resembling very closely the condition found in the Lepidoptera.

The tracheoles are not entirely devoid of taenidia and have a delicate intima, probably of chitin. They penetrate into the wing even to its farthest parts, but for the major part of their course in the wing they follow the veins, ramifying from this path into the tissue on either side. The tracheoles remain functional throughout the prepupal period and are found in the early pupae, showing that they are not all, and that perhaps not any of them are pulled out at pupation, as GONIN (1894) supposes to be the case in Lepidoptera. As the pupal stage progresses they become less and less numerous and much broken up until eventually, in the late pupal life they are absent. They are evidently digested in the haemolymph for frequently fragments are found showing stages in degeneration; no further trace of phagocytic action was observed, so the loss of these tracheoles is undoubtedly due either to the action of solvents in the haemolymph or to ferments (enzymes).

#### b) Adult tracheal System.

The tracheae of the pupal and adult wings of the dorsal tracheal

trunk are derived from the hypotracheal membrane by its evagination. This I believe to be true of all insects. In *L. decemlineata* the cells of the hypotracheal membrane begin to divide, forming a conical projection (Pl. 19, Fig. 63) which grows rapidly in length (Pl. 20, Fig. 69) and has a delicate lumen as seen in transverse section (Pl. 20, Fig. 70). This lumen begins first at the basal end of the trachea and abuts directly against the intima of the tracheal trunk. In early stages it is distinguished with difficulty (Pl. 20, Fig. 69), but it soon becomes well developed (Pl. 20, Figs. 71 and 72) and here shows the structure usually found in larval wings. At about the stage shown in Fig. 71 (Pl. 20) the intima begins to be formed and soon the taenidia make their appearance (Pl. 20, Fig. 76). At the distal end of the growing trachea the cells become much flattened and cover relatively large areas (Pl. 20, Fig. 74). The lumen of the trachea is, as has been so frequently observed, intercellular even in the smaller parts, but in the finer ramifications the tubules are intracellular, like the tracheoles which develop for the temporary tracheal system.

In the pupal and adult wings there are numerous tracheoles, which are intracellular tubes developed from the tracheae of the wings, and these ramify from the main trunks all through the tissue of the wing. Although several authors (MEINERT, KRÜGER and others) have failed to find tracheae in the elytra of beetles they are present in all of the twenty odd species examined by myself and by COMSTOCK & NEEDHAM (1899). Even in dried material the tracheae are easily discovered, and I cannot account for the failure of several authors to find them. These tracheae are always lodged in well defined veins which are established before either haemolymph or tracheae enter the wing.

The number of tracheae is always six, the costal, subcostal, ramous, medius, cubital and anal, some of which may be greatly reduced or entirely absent (?), a fact well shown by COMSTOCK & NEEDHAM (1899) in some *Cerambycidae*. Moreover, when any branch is reduced it is reduced in both pairs of wings to about the same degree. This is strong positive evidence tending to prove that the elytra are true wings, for as COMSTOCK & NEEDHAM (1899) remark: "If the elytra and hind wings are not homodynamous organs, it is not probable that the modifications of the two [tracheal systems] would be so closely correlated. We conclude, therefore, that the elytra are modified wings." I would add that if the elytra and hind wings are not homodynamous organs it is also improbable that they would have the same type of tracheation and the same number of tracheal branches.

The tracheae and tracheoles of the wings of adult Coleoptera are distinct from those of the larva and prepupa. They become functional at pupation, or at the final transformation and remain so throughout the life of the beetle and do not become degenerate as is frequently stated in text books, although they may become flattened and thickened by the deposition of chitin in the lamellae of the elytron or in the intima of the trachea itself.

## 6. Formation of the Veins.

In the Coleoptera that I have examined the veins appear in the wing before any tracheae enter, a fact also observed by COMSTOCK & NEEDHAM in Hymenoptera and thought by them to be true of other insects also. In the younger stages of the wings no traces of veins are found and everywhere the two basement membranes are in close contact (Pl. 16, Fig. 21). When the prepupal period is about to begin and the haemolymph begins to be forced anteriorly and enter the foramen of the wing, a system of sinuses in the wing open between the basement membranes. These sinuses which are soon filled with haemolymph and become early visible are the veins in which the tracheae and nerves are retracted in the pupal and adult wing (Pl. 16, Figs. 22, 23 and 24). As the prepupal stage progresses and the wing expands, more haemolymph enters, and the veins become great spaces in which the tracheae lie (Pl. 16, Fig. 25). The veins are differently located, even in early stages of the wing where they show the same general arrangement as in the adult structure. The venation of the wings has been ably investigated by COMSTOCK & NEEDHAM and I can only confirm their excellent account of the veins in the wings of Coleoptera. I have not found any wings which show traces of the branching of the tracheae as in other insects, and my results confirm their belief that in Coleoptera the tracheation is dependent upon the venation.

## 7. Other Tissues in the larval Wings.

In addition to the tissues essential to the formation of the wing, hypodermis, haemolymph, and tracheae, other tissue elements or tissues have from time to time been recorded as occurring in insects wings.

**Mesoderm.** Very little mesodermal tissue, except haemolymph and leucocytes, is ever found in the wings of beetles. The leucocytes are fairly numerous in the wings but never, as far as I know,

do they have any part in the formation of the adult wing or pigment as in Lepidoptera (MAYER 1896). No "wandering mesoderm" cells enter the wing nor help to form the basement membrane of the hypodermis or the middle membrane of the wing.

The fat body cells have been recorded by HOFFBAUER as occurring in the wings of beetles, but in those that I have examined they are not common and when these cells have occurred they were simply isolated cells brought into the wing along with the haemolymph in the form of partly transformed "food balls". In *Buprestis*, however, a considerable mass of these modified fat body cells enters the wing cavity, where they are digested before pupation.

**Nerves.** Nerve trunks are found to enter the wing cavity where the nerve break up into small branches, one or more of which enters each vein and penetrates deeper into the wing. These cannot be traced with any certainty by the usual histological methods and I am therefore ignorant of their ultimate distribution. Although sense organs are said to occur in the wings of insects I have not found any structures that could possibly function as such in beetles' wings, and I believe that the nerves end freely between or upon the hypodermal cells and glands.

## 8. Homology of the Elytra.

The homology of the elytra with the wings of other insects is according to some authors doubtful. The divergence of these structures from the typical wing has caused many writers to regard the elytra as homologous to other Hexapod structures. Thus MEINERT (1880) regarded elytra as homologous to the tegula of Lepidoptera and Hymenoptera; HOFFBAUER (1892) also suggests the same homology. The tegulae are, however, different in structure, and have no venation or tracheation, traces of which were discovered by KOLBE (1886) in the elytra of beetles. Later, SHARP (1896) concluded that the tegulum was a part of the elytron the latter being a true wing. COMSTOCK (1895) adopted MEINERT's view; while PACKARD (1898) states that after examining a pupal *Doryphora* and *Clytus* he is satisfied that "the elytra are the homologs of the fore wings of insects. COMSTOCK & NEEDHAM (1899) set aside the early view of the senior author and conclude that the elytron is a modified fore wing. Finally, KRÜGER, (1899) after studying *Tenebrio molitor* L., *Lema asparagi* and *L. merdigera*, concludes that even though the elytra arise exactly like the hind wings

and develop in the same way for most of the larval period, that they are not the fore wings inhibited at an early stage, but are divergent structures specialized for a new function. This view is based upon the more widely separated lamellae of the elytron, the presence of more chitin and the existence of a secondary internal cavity connecting with the body cavity.

My observations convince me that the elytra are homologous to the fore wings of other insects for the following reasons: 1) They arise in exactly the same way as do the wings of all insects, and follow much the same course of development during the larval and pupal periods; 2) they are supplied with temporary and permanent tracheal systems which are always lodged in a definitely located system of veins, as in the hind wings and in the wings of other insects; they behave during the prepupal and pupal stages as do the wings of other insects. To regard the elytra as "divergent structures specialized for a particular function" (KRÜGER 1899) is impossible, since it could not reasonably be expected that a "divergent structure" could be found which was not a wing, yet occupied the same position, and had the same function, course of development exactly like the wings of other insects, and a structure venation and tracheation that was in every way characteristic of insect wings.

The contention of KRÜGER (1899) that the elytra are not wings is based upon structures that appear late in development, and no wright has been given to the fact that the elytra and wings arise in the same way and develop alike for most of their period of development. Most of this authors' observations were based upon material that had been treated with nitric acid to soften the chitin. This process is in my experience absolutely untrustworthy.

### 9. The Prepupal Stage and Pupation.

In the preceding sections I have shown how the wings originate, grow, and finally get outside of the body and become external structures; in this section I shall trace the growth and development of the wings during the prepupal period. In the prepupal stage, which rarely lasts more than a few days, the wing grows with great rapidity, changes in form, and comes always to assume a definite position. It is interesting to follow closely some of these changes and to determine their causes.

After the larva ceases feeding it empties the alimentary canal of most of the food and seeks a place in which to pupate. During this

wandering stage the wings become external and begin to grow rapidly. This rapid growth in the wings is due, as has already been pointed out, to the rearrangement of the contents of the hypodermal cells and the entrance of haemolymph into the wing (see §§'s 4 and 5).

The expansion of the wing, as viewed in "in toto" preparations, is at first downward (Pl. 14, Figs. 6 and 10), which growth continues until the whole side of the segment is nearly hidden by the wing (Pl. 19, Fig. 55). Eventually the wing's downward extension is brought to an end by the leg (Pl. 19, Figs. 54 and 56), which prevents further growth in that direction. This produces, on further growth, much folding and crumpling of the wing. Soon, however, the motion of the insect within the now loosened, chitinous covering of the larva and the position of the legs cause the wings to suddenly slide posteriorly and assume their normal pupal position. In this latter position the folds early become obliterated and the wings possess nearly the adult form.

If the leg be cut off during the prepupal stage the wing grows downward and may even cross over to the opposite side and never assume its normal pupal position. This result cannot be obtained, however, unless both femur and trochanter are removed, so it is quite as evident from this as it is from Figs. 53, 54 and 56 (Pl. 19) that the position of the trochanter and femur are the guides which direct the wings at pupation to their ventro-posterior position. The chitinous integument which surrounds the developing prepupa is of great use to the larva. If the cuticula be removed during the prepupal period the wings soon become sac-like and fail to develop properly, showing that the presence of the larval cuticula is necessary for the proper development of the wings. The wings at this time are filled with haemolymph under considerable pressure, but are held in position between the parallel surfaces of the body and the cuticula, these causes them to expand in one plane. When, however, the outer retaining layer is removed extension in three directions is possible and occurs at once. The middle membrane at pupation is perfectly passive, that is, the attachment of the hypodermal cells is not strong enough to hold the two lamellae of the wings together and this is accomplished by the wing's being kept under pressure between the cuticula and the body surface. During the pupal stage, however, these basal ends of the hypodermal cells become

toughened and are able to hold the two sides of the wing in contact when the imago emerges and the wing expands.

To facilitate ecdysis at pupation many beetle larvae develop "deciduous spines" upon the elytra, prothorax and other parts of the body. These spines are of quite general occurrence in insects, in the Coleoptera reaching a high state of development in the *Coccinellidae*. In *Epilachna borealis* these spines are most extravagantly developed, each elytron having at pupation its shoulder and two longitudinal spaces thickly beset with long, cylindrical, spines or scales. Similar structures also occur upon the head, pronotum and abdomen. In development these spines follow the same general plan as that given by MAYER (1896) for the scales of Lepidoptera.

The first indication of these structures is found when the larva is about two thirds grown. Certain hypodermal cells are found to be enlarging rapidly so that they soon become flask shaped like the "matrix cells" of MAYER (1896), but they remain attached to the basement membrane of the wing (Pl. 18, Fig. 40). These cells have a large nucleus and dense granular cytoplasm, with one or two deeply stained bodies in the cytoplasm close to the nucleus. Most of the cells at this stage have already developed a short projection above the general level of the hypodermis, but no further development takes place until the prepupal stage. Early in the prepupal stage, soon after the wings become external structures, these cells develop long cylindrical prolongations, which cause a decrease in the volume of the matrix cells and a migration of the densely stained granule to a position at the base of the scale (Pl. 18, Fig. 41). Just before pupation the scales develop a thick chitinous covering which makes them rigid and effective in raising the old cuticula from the surface of the insect, and allowing the pupa to slide out of its old chitinous coat with ease (Pl. 18, Fig. 42). These spines are present in the pupa, where they become hard and blackened and perhaps serve as protective structures, but they are lost at the final transformation and no trace of them occurs in the adult.

Early in the prepupal stage the exuvial fluid begins to collect about the rapidly growing wings so that during this period they are really suspended in a watery fluid which is secreted by special glands, the behavior of which I have described in another place.

At pupation the exuvial fluid is so abundant that the developing pupa is immersed in it inside of the old larval skin. Finally this is ruptured, and the air entering, the exuvial fluid is in part precipitated upon the surface of the pupa. As ecdysis progresses, contact with

the air and evaporation, cause all of the solid part of the exuvial fluid to coagulate and cement the appendages of the pupa fast to the body and thus effectually prevent any malformation of the delicate pupal organs. While this cementing material is being deposited there is also a rapid deposition of chitin, so that at the end of pupation the pupa possesses a firm covering. If the newly transformed pupa is immersed in pure water for a few moments, this cementing material and some of the primary cuticula are dissolved and the appendages are left free to assume any position, and hence to undergo any amount of malformation. At this time the appendages are full of haemolymph under considerable pressure, and as soon as they are freed from restraint the blood pressure causes them to become malformed, usually bladder-like. After the exuvial fluid has once hardened it is not soluble in water, weak acids or alkalis.

In beetles there is much variation in the amount of exuvial fluid and the cementing of the appendages to the body. In species like the *Coccinellidae* which pass the pupal stage in the open air the appendages are very firmly glued to the surface of the body. In species which pass the pupal stage in a large cell the wings and legs are usually fastened to the body. Species which pass their pupal stage in narrow burrows as do most *Cerambycidae* and *Buprestidae* develop but little exuvial fluid and there is almost no cementing of the appendages to the body.

During these last changes the wings become further differentiated. The elytra are thickened and the hind wings have become much expanded and folded, but both are so much alike that the two are almost indistinguishable in section. The wings are now large thin-walled fluid-filled sacs, extremely delicate and easily malformed, and without trace of adult structures; in this condition they pass on into the final or pupal stage of development.

### 10. Development in the Pupa.

In the pupal stage the most important structures developed are the rods of chitin-like material which pass from lamella to lamella and prevent the wing from becoming malformed at the final transformation. Immediately after pupation the hypodermal cells are found in a single layer with a thin deposit of chitin over the outer ends, and with the proximal ends of these cells prolonged into a delicate structureless, fibre which connects the cell body with the middle or fused basement membranes. In this condition the wing is a weak structure,

easily malformed and in no way fitted for its work as an organ of flight. Soon after pupation each hypodermal cell develops a dense bundle of fibres which are attached to the cuticula by a cone shaped base and are continued down through the length of the cell to the basement membrane, where they are firmly united to corresponding fibres from the other side of the wing (Pl. 18, Fig. 50 *h'drm. rd*). These fibres develop also in the prolongations of the basal ends of the hypodermal cells in the basement membrane. The whole wing is thus bound together from side to side and end to end by a complex system of these strong connectives. These rods, or fibres, are easily demonstrated after killing with sublimate acetic acid, FLEMMING or HERMANN'S, but not after PERENYI, hot water, or any Picric acid mixture. Alum Carmine and Picric acid. or HEIDENHAIN'S Iron Haematoxylin furnish excellent images of these structures.

While this development of the connecting fibres in the elytron is going on the basement membranes separate and between them the cavities of the veins become continuous forming a large middle space, which is simply the cavity of the wing formed by the first evagination reopened, and is in no sense a secondary internal cavity. This middle space is not, however, in communication with the subhypodermal spaces (Pl. 18, Fig. 51 *s'h'drm. sp*), being separated from them by the basement membrane, which, however, is frequently fenestrated. Often, as pupation goes on, the middle space becomes greatly distended with haemolymph which rarely enters the subhypodermal spaces.

In the Lepidoptera, MAYER (1896) has described canals passing across the middle space of the wing and putting the two subhypodermal spaces in connection with each other. In the Coleoptera similar structures are found where some half dozen hypodermal cells become grouped in a ring (Pl. 18, Fig. 49) and have the "grund-membranes" connected, forming a tube between the two subhypodermal spaces. These groups of cells are in some species arranged in definite rows (*L. decemlineata*) and irregularly in others (*O. scabra*). During the pupal stage these structures show no further change, but in the adult they are the places where the chitinous columns of the elytra are developed; in the hind wings they remain in this condition throughout life, as they do in the Lepidoptera.

In the pupal stage each wing is surrounded by a chitinous sac as in the Lepidoptera (MAYER 1896), and at first the surface of the wing and this sac are parallel and in contact, but the wings soon become folded. The wings are also much distended with haemolymph

and leucocytes are fairly abundant. During the pupal stage the glands, scales, hairs and other ornamental structures arise. The development of these I shall take up in the next section.

When the time for the final transformation of the insect arrives the body and appendages become surrounded by a thin layer of exuvial fluid which acts as a lubricator and allows the animal to slip out of the pupal case without injury to the rather delicate body surface. After emergence the wings expand and reach their adult size and shape in a short time. The beetle now has the form and size of the adult but lacks the coloration and firm texture of the body wall, and a considerable period elapses after emergence in which the beetle undergoes considerable development. In this period the coloration, glands, scales, hairs, etc. become completed and functional, the body wall is thickened, the sexual products are matured and the insect brought into condition to exist in the outside world and perform its adult functions. In the following section I shall trace the changes which occur in this period, many of which begin in the pupal stage, but are completed after emergence.

### 11. The Mature Wings.

In the wings the gross changes which occur after the final transformation are few, and consist in the final expansion, a decrease in the thickness, and a stiffening of the wings. These changes are, however, caused by the growth and modification of the hypodermis and the hypodermal structures, so that an account of the changes of these parts will also include the grosser changes.

a) The Elytra. The Chitinous Columns. These structures have been frequently described in the adult elytra, but not accurately, and their mode of growth has not, as far as I know, been studied, although COMSTOCK & NEEDHAM (1899) have figured one rather late stage in their development in *H. 13punctata*.

Early in the pupal stage there are found in the elytra of all of the beetles examined paired groups of hypodermal cells, — one of the pair being in the dorsal and the other in the ventral layer of hypodermis. The groups of cells of the upper and lower layers of hypodermis are so closely united that they appear as a single structure reaching from lamella to lamella of the wing. The cells in the dorsal layer have, however, become differentiated from those of the rest of the hypodermis (Pl. 18, Fig. 49), being larger and having a large nucleus with a well developed chromatin reticulum and a dense granular

cytoplasm. These paired groups of cells are arranged in rows (*L. decemlineata*), irregularly (*O. scabra*), or in a complex pattern (*Chrysomela* and *Calligrapha*). During the pupal stage and until after the wing is completely expanded these groups of cells remain inactive. Wherever they occur the basement membrane of the dorsal and ventral layer of hypodermis passes across the middle space of the wing, forming a tube which puts the two subhypodermal spaces in connection, as in the Lepidoptera.

In the young adult after the wing has become fully expanded the cells at the upper side begin to secrete chitin and form a conical projection on the underside of the cuticula reaching down into a cone-shaped pocket of hypodermis (Pl. 20, Fig. 78). This secretion of chitin continues, the chitinous process growing deeper and deeper into the wing, and at the same time the cells of the dorsal layer of hypodermis have migrated down the sides of this process and completely covered it. The original half dozen cells which started the process have had their numbers increased by additions from the neighbouring hypodermis. Eventually, the column reaches the ventral layer of the wing and fuses with it, thus forming a solid chitinous column connecting the two sides of the elytron and giving it great rigidity. In almost all beetles a small pit is formed above these columns which is due to the contraction on the part of the hypodermal cells of the ventral layer pulling the cells of the dorsal layer down and bringing the soft primary cuticula with them (Pl. 20, Fig. 79).

After the column is fully formed the deposition of chitin may cease for a short time until the pigmentation of the primary cuticula is completed and then all of the cells of the hypodermis begin depositing chitin of another kind, the secondary cuticula, which forms the backing and strength of the wing. Eventually, the column becomes a strong structure occupying a considerable space in the wing.

The fully developed column (Pl. 20, Fig. 79) consists of a central rod which is continuous with the primary cuticula of both sides of the wing, surrounded by another layer of the secondary cuticula which varies much in thickness even in the same wing and also with age. This secondary cuticula is longitudinally stratified and has numerous delicate pore canals running transversely to the line of stratification. These pore canals penetrate as far outward as the primary cuticula, and are occupied during growth by fine processes from

the hypodermal cells. After growth has ceased the protoplasmic processes are withdrawn and the canals are empty or filled with air.

2) Chitinous lamellae. The chitinous lamellae of the elytron vary greatly in thickness in different species, in different individuals of the same species, and at different periods in the life of the same individual. The dorsal and ventral layers are also of different thicknesses. In the pupa the hypodermis secretes a thin homogeneous layer of chitin (Pl. 17, Fig. 33 *cta*<sub>2</sub>; Pl. 19, Fig. 58), the primary cuticula, which remains soft and pliable until the wing has become fully expanded, when it hardens. This primary cuticula is of nearly uniform thickness over the entire wings and body. After the expansion of the wings and the development of the chitinous columns the hypodermis begins to deposit the secondary cuticula which forms the backing and strength of the wing. This characteristic of this layer I have given in a preceding paragraph.

The deposition of this secondary cuticula continues for some time after the beetle begins to fly about and in some species (*Carabidae*) may be carried to the extent of almost obliterating the cavity of the elytron. The deposition of this layer goes on just as long as the hypodermis receives proper nourishment, but when the sexual products begin to develop, the food supply is largely diverted from such non-essential structures as the wing hypodermis, and its cells soon become starved and degenerate rapidly. I have not, however, found any hypodermal cells becoming included in the cuticula, as is recorded by COMSTOCK & NEEDHAM (1899).

3) Fate of the hypodermis. The hypodermis remains active just as long as it is properly nourished, but when the food supply ceases the hypodermal cells become dense, granular, and stain deeply without much nuclear differentiation and form a dense but thin matrix on the lower surface of the chitinous lamellae. I did not find, however, any case where the hypodermis entirely disintegrated.

4) The tracheal system. The tracheation and the tracheae of the adult elytra differ in no way from the condition of the prepupa or pupa and show no modifications of interest. They never disintegrate or become so modified as not to be able to conduct air into the wing. In many species of beetles the taenidia of the larger tracheae develop numerous fine chitinous hairs, (Pl. 17, Fig. 33) the function of which I do not know.

5) Veins. In the elytra of Coleoptera the veins are best seen in the pupal stage or in the early imago, where they exist as relatively

straight sinuses between the basement membranes. Soon, however, the membranes, after reaching the adult stage, draw apart, opening up the whole primitive invagination cavity, so that the position of the veins can now be recognized only by the location and course of the tracheae, which are kept in position by the small branches ramifying from the main trunks into the tissues of the elytron.

6) Glands. The glands of the elytra are numerous, both simple and compound glands being found in varying degrees of complexity. The glandular structures of the elytra of beetles have been studied by HOFFBAUER (1892) who found both simple and compound glands in the elytra and also upon the head and pronotum.

The simplest glands are single hypodermal cells modified for a glandular function, and are uniformly distributed over the entire body surface. In the elytron they arise in the pupal stage by the direct modification of one of the hypodermal cells of the wing lamella. In the formation of one of these glands the body of the hypodermal cells drops below the level of the rest, and becomes larger, with a more densely granular cytoplasm and a large round nucleus having a deeply staining chromatin skein (Pl. 18, Fig. 37). As the pupal stage progresses the body of the cell becomes larger, the basal connection with the basement membrane becomes extremely attenuated or may be lost entirely, and the cytoplasm becomes filled with globules of secreted material (Pl. 18, Fig. 38), which eventually form large vacuoles (Pl. 18, Fig. 39). At the final ecdysis the end of the cell is laid bare and a minute pore is developed through which the secreted contents of the cell escape to the surface.

A more complicated gland is shown in Fig. 47 (Pl. 18) where several of these simple glands open through a series of tubes into a pit on the surface of the cuticula. The individual cells of the gland undergo the same series of changes in development as do the simple glands. These groups of simple glands are usually arranged in rows in the intertracheal spaces. Often instead of opening at the bottom of a pit (Pl. 18, Fig. 40) they open at the top of a cone or stalk situated in a pit (Pl. 20, Fig. 68). From the relatively simple aggregation of gland cells shown in Figs. 40 and 68 all gradations are found leading up to the complex structure shown in Fig. 80 (Pl. 20). This latter structure occurs in regular intertracheal rows on the elytra (Pl. 17, Fig. 36) and also upon the head and pronotum of *L. decemlineata*. This last gland arises as an invagination of a

glandular area, which area usually becomes aggregated into two masses at the inner end of the duct (Pl. 20, Fig. 80).

Concerning the character of the secretion of these glands very little evidence was obtainable from a study of their histology. Many show a mucin reaction, others show numerous granules of secreted material, and others drops of waxy or oily material. I suspect that these large glands of *L. decemlineata* are the cause of the peculiar odor that insect possesses which renders it obnoxious to most insectivorous animals. These glands persist in full functional activity as long as the beetle lives, although the hypodermis and unicellular glands will long since have degenerated.

7) Ornamentation. The elytra of beetles are variously ornamented by pigmental colors and structural effects. These I have described in another paper which it is hoped will appear during the present year. For the sake of completeness I shall give briefly such anatomical results as were derived from that study.

The color of the elytra of beetles is due to a pigment either in the cuticula, or beneath in the hypodermis, or suspended in the haemolymph of the central cavity of the elytron; or it may be due to structural effects, — pits, striae, lamellae or scales, — or it may be due to a combination of these two classes.

The predominant colors of beetles are black, browns and yellow, and these lie in the primary cuticula, as shown in the series of figures (Pl. 19, Figs. 57 to 62 incl.) which shows the development of these colors in the primary cuticula. These colors are very stable, being insoluble in water, alcohol, weak acids or alkalis, ether, essential oils, etc. The colors found in the hypodermis or in the central cavity are red-yellow and rarely white. These are unstable, easily soluble, and fade at death or exposure to light and air.

Structural colors are the metallic blues, greens, violets, golden and most whites and in beetles are most commonly produced by lamellae.

Scales are of common occurrence in beetles and are varied in their form, size and the color effect produced. They have been well studied by DIMMOCK (1883) as adult structures. In development the scales of Coleoptera follow exactly the same course as was found by MAYER (1896) in the Lepidoptera and there can be no doubt as to the complete homology between the scales and the colors produced by them in these two orders. In several *Cerambycidae* an interesting condition was found in the close association of a gland with those scales which are destined to become dark in color (Pl. 20,

Fig. 77), while the scales that were to remain white or yellow did not have this gland associated with them (Pl. 20, Fig. 73).

6) Hind wings. The changes which occur in the hind wings of the adult are not very extensive or significant. At the final transformation all veins, scales, hairs, glands etc. are fully developed and present no differences from those of the same structures of the elytra. The veins, however, instead of becoming degenerate, show an aggregation of the hypodermis, which soon begins to secrete the supporting part of the vein, as described and figured by COMSTOCK & NEEDHAM (1899).

The hypodermis does not degenerate to near the extent that it does in the elytron, and the basement membranes remain in contact (Pl. 18, Fig. 52). Further, in the hind wings the hypodermis secretes only a small amount of secondary cuticula so that the wings remain light and flexible and have at the same time a maximum of strength.

The hind wings of beetles often greatly exceed the elytra in size and yet when not in use are completely hidden beneath the elytra. In some forms the hind wing is not larger than the elytron and in these it is not folded and has a rather characteristic venation (Fig. F).

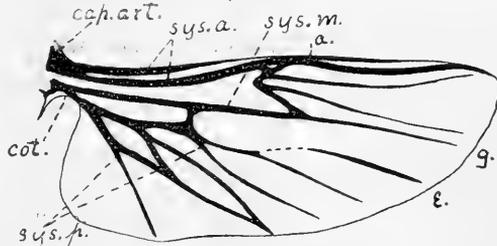


Fig. F. *Chrysobothris* hind wing which is not longer than the elytron and is never folded. Lettering as in Fig. G.

The mechanism by which the wings become folded is simple, but has not, I believe, been described. In Figs. G and H are shown the expanded and folded hind wing of *L. decem-*

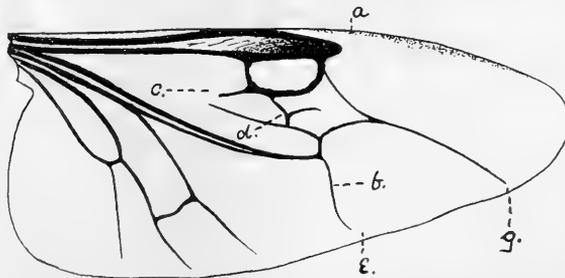


Fig. G. Hind wing of *Leptinotarsa decemlineata* extended; cap.art. articular head, cot cotyla, sys.a anterior system of supporting veins, sys.m median system of supporting veins, sys.p posterior system of supporting veins.

*lineata*. In the wing there are three groups of veins each acting as a unit; an anterior set (*sys. a*) forming a strong costal border for about two thirds of the costal edge and firmly fused with the articular

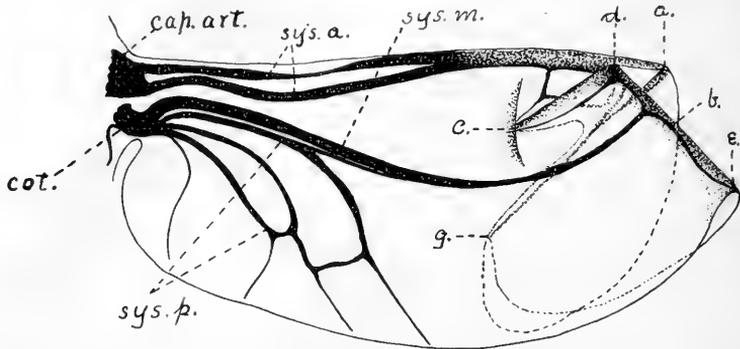


Fig. H. Hind wing of *Leptinotarsa decem-lineata*, folded, showing action of the median system in folding the wing beneath the elytra as in Fig. G.

head (*cap. art.*); a middle system (*sys. m.*) consisting of a single vein which arises from the cotyla (*cot.*) and ends in a transverse vein (*b.*); and a posterior system in the anal angle of the wing (*sys. p.*) which arises from the posterior side of the cotyla and is distributed to the inner posterior part of the wing.

In Fig. H is shown the development in the folded wing of a joint in the costal edge at *a*, a fold in the wing parallel to the transverse vein (*b.*), and a complex joint at *d.* Now by comparing the anterior and posterior systems of Figs. G and H it is seen that they remain unchanged in position in both figures but that the middle system occupies a different position when the wing is closed from that when the wing is expanded. The wing rotates upon the cuticular head and when folded back beneath the wing covers the inner end of the cotyla is brought into contact with a chitinous scelerite of the thorax which stops the further movement of the cotyla medianward, and as the wing swings farther back the middle system of veins is pushed outwards and anteriorly. This motion, combined with the backward movement of the wing as a whole produces the folding of the distal end of the wing as shown in Fig. H. There are no traces of muscles or elastic ligaments in the wing which could aid in the folding. Figs. G and H are camera drawings of wings and show the actual position of the parts in the two conditions.

### III. Conclusion.

In the preceding pages I have described the development of the wings of beetles and of their parts and it now remains to consider briefly the general aspects of this account and its bearing upon the general topic of the origin and development of insect wings.

In an early part of this paper I have shown that the wings and spiracles arise in homologous positions upon the sides of the segments as determined by the attachment of homodynamous muscles, and that the hind wings are without much doubt derived from the degenerate spiracle disc of the metathorax, but in the elytra the case is different. Whether in the migration of the mesothoracic stigma to its larval position only the opening migrates and the disc remains behind, or whether both the spiracular disc and opening are moved forward is a point upon which I was unable to get decisive evidence. My evidence points strongly to the view that it is the spiracular opening alone which migrates and that the spiracular disc remains behind to form the fundament of the elytron. At present I believe that the evidence points strongly to VERNON'S (1890) view that the wings of Coleoptera and Lepidoptera are derived from the rudiments of the mesothoracic and metathoracic spiracles. The question is, however, a decidedly open one, and one upon which studies of the development of the late embryo and early larva of Heterometabola will undoubtedly throw much light.

All of the evidence here presented concerning the condition of the wings of Coleoptera and Heterometabola is most positively opposed to the theory of the origin of the wings of insects as dorsal, backward prolongations of the tergum. When the anatomical position and development of the wings are considered, as far as is known no support for this theory can be derived from these two important sources. Further, the external position and appearance of the wings in larval stages cannot be criteria of value, for it is well known that the wings of Heterometabolous nymphs often shift their position during the larval stages to one that is adapted to the habits and environment of the larva. Thus the wings in *Periplaneta* arise on the sides of the thorax in exactly the same place where they arise in Coleoptera or Lepidoptera, but the wings soon migrate dorsally and posteriorly, and when they become external appear as direct backward prolongations of the tergum. This theory of the origin of insect wings has only the wildest sort of speculation for its support. At present we do not know that

acquired characters, such as the lateral projection from the sides of the thorax of the primitive pterygote insects, are ever inherited and the discussion of the perfection and modification of this as given by PACKARD (1898) is pure speculation, and while use, inheritance, selection and the inheritance of acquired characters may and probably have all played important parts in the genesis of insect wings, there is as yet no evidence to show what part or parts have been taken by these factors even in the later development of insect structures. No evidence has yet been put forward by those who support this theory which gives even a remote clue as to the origin and homology of insect wings.

That the wings are derived from structures like tracheal gills has been advocated by GEGENBAUR and others and is equally wanting in convincing evidence to support it. Thus, according to GEGENBAUR, "The wings of insects must be regarded as homologous with the tracheal gills, for not only do they agree with them in origin, but also in their connection with the body and in structure. Their being limited to the second and third thoracic segments points to a reduction in the number of tracheal gills. It is clear that we must suppose the wings did not arise as such but were developed from organs which had another function, such as tracheal gills; I mean to say such a supposition is necessary, for we cannot imagine that the wings functioned as wings in the lower stages of their development, and that they could have been developed by having such a function."

To this hypotheses two very strong objections at once arise, first: It presupposes that the ancestors of the Pterygote insects were aquatic forms having tracheal gills; but the major part of the evidence as to the ancestry of Pterygota points directly to a terrestrial form, perhaps not unlike *Campodea*; second, tracheal gills, as PACKARD (1898) clearly points out, are secondary, adaptative and temporary larval structures and are not of phylogenetic significance. Moreover the fundamental type of wing tracheation so clearly brought out by COMSTOCK & NEEDHAM (1899) is not the same as the tracheation of any tracheal gill that I have been able to discover, and it is reasonable to suppose that if wings are derived from tracheal gills there should be a fundamental resemblance between the tracheation of the two.

The connection of the wings with the spiracles, as shown by VERNON (1890) and in this paper, does not help the tracheal gill theory, because the spiracles are not developed from or in connection with tracheal gills. MÜLLER (1875) states positively that the "wings of

insects have not arisen from tracheal gills". He bases his assertion largely upon the absence of tracheae in the wing fundament of insects, remarking that "the wing(s) (fundament) are the only parts that lack air tubes". The same view is adopted by PANCRITIUS (1884). MÜLLER further asserts that the wings of insects have arisen as lateral prolongations of the dorsal plates of the segments.

It is probable that the wings of insects are homologous with no other tracheate structure, or at least no evidence has yet been put forward which shows any such homology, and as for their origin according to the Tracheal gill theory of GEGENBAUR or the MÜLLER-PACKARD theory of lateral or dorsal prolongations neither has as yet any evidence to support it. It is futile to hope for palaeontological evidence, and the only way in which we may possibly get certain upon the question of the origin of insects wings is by a careful comparative study of the conditions found in the late embryo and young larva of the more generalized orders of insects, and until we have this knowledge speculation as to the origin and homology of the wings of insects is without foundation and unprofitable.

From the data presented in this paper it follows that the wings of Coleoptera present no very fundamental differences from those of the Lepidoptera or other orders that have been studied, showing only the specialization that is to be expected in any group of animals. The chief stages and processes are in all respects perfectly comparable to the same stages and processes in the Lepidoptera and other Holometabola, although obscured, shortened or prolonged to adapt them to the needs of the particular species. These specializations and adaptations have, however, been described in their proper place, and need not be rehearsed here. It is certain, however, that the elytra are true wings and are homologous to the fore wings of other insects.

As a whole the wings of beetles are specialized by reduction, not only of veins, as shown by COMSTOCK & NEEDHAM, but also of nerves and sense organs and by complexity of ornamentation, the scales, hairs and colors being of the simpler kinds. The wings are then relatively simple in structure and the elytra only show specialization by addition, in adding a thick deposit of chitin. Although relatively simple the ornamentation is extremely significant, and of this I have written fully in another paper.

### Methods.

The material upon which this paper is based was preserved in many ways, but none of the methods usually recommended for insect tissues gave reliable results. Thus PERENYI's fluid used hot or cold, Corrosive Sublimate, any Picric acid or Chromic acid mixture were unsatisfactory. HERMANN's fluid, FLEMMING's fluid and Corrosive Sublimate acetic acid mixtures gave uniform and excellent results. HERMANN's and FLEMMING's fluids gave excellent results with small pieces or young larvae, but were entirely unadapted to older or large larvae or pupae. After much experimentation I have devised these solutions of sublimate acetic acid which gave uniform results and results that are exactly like those given by HERMANN's or FLEMMING's fluid:

No. 1.		
Saturated sol. $\text{HgCl}_2$ in 35% alcohol	70	vols.
Glacial acetic acid (99.5%)	25	"
Nitric acid "c. p."	5	"
No. 2.		
Saturated sol. $\text{HgCl}_2$ in 35% alcohol	95	"
Glacial acetic acid (99.5%)	2	"
Nitric acid "c. p."	3	"
No. 3.		
Saturated sol. $\text{HgCl}_2$ in 35% alcohol	60	"
Glacial acetic acid (99.5%)	10	"
Platinic chloride 2% sol. in Aq. dest.	30	"

For large larvae or pupae I use No. 1, heated to 80° C in a closed flask I poured suddenly over the specimens and allowed the fluid to act for from two to five minutes according to the size of the insect and the thickness of the chitin, then poured off and replaced by No. 2 and kept at a temperature of 30—40° C for several hours. Immediately after the removal from No. 1 the insect should be cut with a sharp knife in as many pieces or places as possible. By this method I have obtained a perfect fixation of the amoeboid processes of the intestinal epithelium of large Scarabaeid grubs when fixed entire. For small larvae and pupae No. 1 is too strong and should be replaced by No. 2 and used as in the case given above. Perhaps the most generally useful is No. 3, which gives excellent results either cold or warm but care should be taken to have as small pieces of tissue as possible.

After killing dehydrate rapidly, clear in cedar oil and preserve in paraffine. If the tissues are to be kept in alcohol remove the sublimate with iodine in 70 % alcohol and preserve the tissue in 80—85 %. I find, however, that insect tissue soon loses its finer structure in alcohol and becomes more difficult to section.

In preparing tissues where there was much chitin I found it impossible to remove or soften the chitin without injuring the tissue so seriously as to destroy the value of the sections. With proper fixation, careful imbedding, sharp knives and patience I have been able to get good series of sections of hard chitinous structures.

Hull Zoological Laboratory  
University of Chicago, Dec. 1, 1901.

### Literature cited.

- COMSTOCK, J. H. and ANNA B., 1895, A Manual for the study of Insects, VII + 701, Ithaca, N. Y.
- and J. G. NEEDHAM, 1899, The Wings of Insects, in: Amer. Naturalist, V. 33.
- DEWITZ, H., 1881, Ueber die Flügelbildung bei Phryganiden und Lepidopteren, in: Berl. entomol. Z., V. 25, p. 53—66, 2 tabb.
- DIMMOCK, G., 1883, Scales of Coleoptera, in: Psyche, V. 4, p. 1—11, 23—27, 43—47, 63—71.
- GONIN, J., 1894, Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères. (De la formation des appendices imaginaires dans la chenille du *Pieris brassicae*), in: Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat., V. 30, No. 115, pp. 89—139, tab. 10—15.
- GRABER, V., 1867, Zur Entwicklungsgeschichte und Reproductionsfähigkeit der Orthopteren, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math. Cl., V. 55, Abth. 1.
- HOFFBAUER, C., 1892, Beiträge zur Kenntniss der Insectenflügel, in: Z. wiss. Zool., V. 54, p. 579—630, tab. 26—27.
- KOLBE, H. J., 1886, Die Zwischenräume zwischen den Punktstreifen der punktiertgestreiften Flügeldecken der Coleoptera als rudimentäre Rippen aufgefasst, in: Jahresber. zool. Sect. Westfäl. Prov.-Ver. Wiss. Kunst, Münster, p. 57—59, tab. 1.
- KRÜGER, E., 1899, Ueber die Entwicklung der Flügel der Insecten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer, Inaug.-Diss. Göttingen; also in: Biol. Ctrbl., V. 19, No. 23 u. 24, p. 797—783.
- LYONET, P., 1760, Traité anatomique de la chenille qui ronge de bois de saule, La Haye.
- MALPIGHI, M., 1669, Dissertatio epistolica de Bombyce, in: Opera omnia, Lugd. Bat.
- MAYER, A. G., The development of the wing scales and their pigments in Butterflies and Moths, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 29, No. 5, p. 209—235, 7 tabb.
- , 1897, On the color and color patterns of Moths and Butterflies, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., V. 27, No. 14, p. 243—330, 10 tabb.
- MEINERT, FR., 1880, Sur l'homologue des élytres des Coléoptères, in: Entomol. Tijdskr., V. 1, Heft 4, p. 168.

- MERCER, W. F., 1900, The development of the wings in the Lepidoptera, in: Journ. New York entomol. Soc., V. 8, No. 1, March.
- NEEDHAM, J. G., 1900, Some general features of the metamorphosis of the Flag Weevil, *Mononychus vulpeculus* FABR., in: Biol. Bull., V. 1, No. 4, p. 179—191.
- PANCRITIUS, P., 1884, Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwicklung bei Insecten, Inaug.-Diss., Königsberg i. Pr.
- PACKARD, A. S., 1898, A text-book of Entomology, VII + 729 pp., New York.
- PRATT, H. S., 1900, The embryonic history of the imaginal discs in *Melophagus ovinus* L., together with an account of the earlier stages in the development of the insect, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., V. 29, No. 13, p. 241—272, 7 tabb.
- RÉAUMUR, 1734, Mémoire pour servir à l'histoire des Insectes, Paris.
- REIBERG, A., 1886, Ueber die Entwicklung des Insectenflügels (an *Blatta germanica*), in: Jahresber. Gymnas. Marienwerder, Programm No. 36, p. 1—12, 1 tab.
- SEMPER, C., 1857, Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 8, p. 326—339, tab. 15.
- SHARP, D., 1896, Exhibitions etc. before entom. Soc. London, in: Proc. entom. Soc. London, V. 8.
- SWAMMERDAM, J., 1738, *Biblia naturae*, Leyden.
- VERSON, E., 1890, La formazione delle ale nella larva del *Bombyx mori*, Padova.
- , Der Schmetterlingsflügel und die sog. Imaginalscheiben derselben, in: Zool. Anz., V. 13, p. 116—117.
- WEISMANN, A., 1864, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*, in: Z. wiss. Zool., V. 14, p. 101—263, tab 8—14.
- , 1866, Die Metamorphose von *Corethra plumicornis*, *ibid.*, V. 16, p. 1—83, 5 tabb.
- WHEELER, W. M., 1889, The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decem-lineata*, in: Journ. Morph., V. 3, No. 2, p. 291—386, tab. 15—19.
-

## Explanation of Plates.

Plates 14—20.

All figures were outlined by the aid of an ABBÉ camera and detail was put in free hand. The figures are arranged on the plates with the dorsal side uppermost; the anterior end to the right; and in the case of sections the observer is in all cases looking at the posterior surface. All figures are from material killed in corrosive sublimate acetic acid mixtures. Exceptions to these general statements are noted in the explanation of individual figures.

### Abbreviations used.

<i>a</i>	anterior	<i>for. al</i>	foramen to wing cavity
<i>al. a</i>	anterior wing or elytron	<i>for. sac</i>	foramen to wing sac
<i>al. p</i>	posterior wing or elytron	<i>gl. exu</i>	exuvial gland
<i>can</i>	pore canal in the cuticula	<i>gl. h'drm</i>	hypodermal gland (unicellular)
<i>cap. cta</i>	hair-like processes from the taenidia	<i>gl. h'drm</i>	hypodermal gland (compound)
<i>cd</i>	heart	<i>gl. put</i>	glandular pit
<i>cl. emb</i>	embryonic cells of Verson	<i>hæ'ly</i>	haemolymph
<i>cl. frm</i>	formative cells of the scales	<i>h'drm</i>	hypodermis
<i>cl. frm. rd</i>	formative cells of the chitinous columns	<i>h'drm<sup>1</sup></i>	hypodermis of dorsal side of wing
<i>cor. ad</i>	fat body	<i>h'drm<sup>2</sup></i>	hypodermis of ventral side of wing
<i>cox</i>	coxa	<i>h'drm. col</i>	hypodermal column
<i>cta</i>	cuticula	<i>lam</i>	lamella
<i>cta<sup>2</sup></i>	primary cuticula	<i>leu'cy</i>	leucocyte
<i>cta<sup>3</sup></i>	secondary cuticula	<i>lum</i>	lumen
<i>cta<sup>4</sup></i>	cuticula secreted by hypodermis of the wing fundament	<i>mbr</i>	membrane
<i>d</i>	dorsal	<i>mbr. m</i>	median membrane
<i>dc. mpg</i>	Malpighian tubule	<i>mbr. pr</i>	basement membrane
<i>dsc. v</i>	ventral disc	<i>ms'drm</i>	mesoderm tissue
<i>fbr</i>	fibre-like process of hypodermal cell	<i>ms'drm. nuc</i>	nuclei of mesoderm tissue
<i>frm</i>	femur	<i>mu</i>	muscle
<i>fl. exu</i>	exuvial fluid		

<i>n. s</i> nervous system	<i>tib</i> tibia
<i>sac. al</i> wing sac	<i>tar</i> tarsus
<i>s<sup>1</sup>-hdrm-sp</i> sub-hypodermal space	<i>tr</i> trachea
<i>sp</i> spiracle	<i>tro</i> trochanter
<i>sq</i> scale	<i>tr<sup>ol</sup></i> tracheole
<i>tr. an</i> anal trachea	} six tracheal trunks after the nomenclature of COM- STOCK & NEEDHAM (1899). Corresponding to these are veins designated <i>ve. an</i> anal vein etc.
<i>tr. cos</i> costal trachea	
<i>tr. s-cos</i> subcostal trachea	
<i>tr. cub</i> cubital trachea	
<i>tr. m</i> median trachea	
<i>tr. rm</i> ramous trachea	
<i>v</i> ventral	

## Plate 14.

To show the development of the wings as seen in surface view by graphic reconstruction from serial sections. Figs. 1—6 *L. decemlineata*, 7—10 *P. variabilis*, 11—13 *O. scabra*.

*Leptinotarsa decemlineata.*

- Fig. 1. Elytron from a larva immediately after ecchysis at the beginning of the third instar. 70 : 1.  
 Fig. 2. Wings at the middle of the third instar. 70 : 1.  
 Fig. 3. Wings at the end of the third instar. 70 : 1.  
 Fig. 4. Wings at the beginning of the prepupal stage. 70 : 1.  
 Fig. 5. Wings at the end of the first day of the prepupal period. 70 : 1.  
 Fig. 6. Wings at the end of the third day of the prepupal period. 40 : 1.

*Phymatodes variabilis.*

- Fig. 7. Wings at the beginning of the prepupal stage. 70 : 1.  
 Fig. 8. Wings about 2 weeks later than Fig. 7. 70 : 1.  
 Fig. 9. Wings about 8 days before pupation. 70 : 1.  
 Fig. 10. Wings about 3 days before pupation. 70 : 1.

*Osmoderma scabra.*

- Fig. 11. Elytron 15—16 weeks before pupation. 50 : 1.  
 Fig. 12. Elytron about 8 weeks before pupation. 50 : 1.  
 Fig. 13. Elytron about 2 weeks before pupation. 50 : 1.

## Plate 15.

To show the position and development of the wing fundament in the early larva.

*Leptinotarsa decemlineata.*

- Fig. 14. Transverse section through mesothorax of larva of the first instar showing wing fundament. 100 : 1.

Fig. 15. Transverse section through the second abdominal segments of the same larva as Fig. 14 showing the position of the spiracular discs.

Fig. 16. Fundament of an elytron in an early stage taken immediately after the second ecdysis. 320 : 1.

Fig. 17. Fundament of an elytron in the third instar about 10 hours later than Fig. 16. 320 : 1.

Fig. 18. Fundament of an elytron near the end of the third instar. 120 : 1.

Fig. 19. Larva in third instar to show position of the spiracles and wings. 20 : 1.

Fig. 20. *O. scabra*. Transverse section through a hind wing from the same larva as Fig. 11. 70 : 1.

#### Plate 16.

##### *Leptinotarsa decemlineata*.

To show development of the wings in the last larval stages.

Fig. 21. Posterior wing of a larva at the beginning of the prepupal period. 150 : 1.

Fig. 22. Elytron of a prepupa where rapid growth has begun. From same series as Fig. 4. 320 : 1.

Fig. 23. Section of an elytron in the same stage as shown in Fig. 6. 120 : 1.

Fig. 24. Section of a hind wing from same series as Fig. 23. 120 : 1.

Fig. 25. Section of an elytron about twelve hours before pupation. 120 : 1.

#### Plate 17.

To show development of the wings during the larval stages.

Figs. 26, 27, 28 and 29. *P. variabilis*, from stages in the development of the elytra. 200 : 1.

Fig. 30. *Buprestis rufipes*. Section of hind wing showing mass of cells about the trachea and closing the wing cavity.

Fig. 31. *Carabus* sp. Elytron at the beginning of the last larval stage. 150 : 1.

Fig. 32. *Leptinotarsa decemlineata*. Hind wing showing posterior part cut off from body wall. 70 : 1.

Fig. 33. *Orthosoma brunneum*. Elytron shortly before emergence of imago. 200 : 1.

Figs. 34 and 35. *Leptinotarsa decemlineata*. Two stages observed in the hypodermis where the cell contents are being rearranged. 690 : 1.

Fig. 36. *Leptinotarsa decemlineata*. Surface view of an elytron showing arrangement of the compound glands, tracheae and stripes of pigment.

## Plate 18.

To show later development and finer structure of the wings.

Figs. 37, 38 and 39. *Leptinotarsa decemlineata*. Three stages in the development of a unicellular hypodermal gland. 400 : 1.

Figs. 40, 41 and 42. *Epilachna borealis*. Three stage in the development of the deciduous spines. Figs. 40 and 41, 640 : 1; Fig. 42, 320 : 1.

Fig. 43. *Coccinella bipunctata*. Section of elytron showing development of tracheoles. 300 : 1.

Fig. 44. *Leptinotarsa decemlineata*. Section of elytron showing formation and entrance of tracheoles. 320 : 1.

Fig. 45. *Chrysobothris femorata*. Section of an elytron showing the formation of a mass of tracheoles. 320 : 1.

Fig. 46. *Osmoderma scabra*. Section of hind wing showing the tracheoles ready to enter the wing. 300 : 1.

Fig. 47. *Prionus laticollis*. A compound hypodermal gland from the elytron. 400 : 1.

Fig. 48. *Hippodamia 13punctata*. Section showing the development of tracheoles. 600 : 1.

Fig. 49. *Leptinotarsa decemlineata*. Reconstruction of an early stage in the formation of a chitinous column of the elytron. 100 : 1.

Fig. 50. *Chrysobothris femorata*. Section of elytron showing development of chitinous fibres in the hypodermal cells. 400 : 1.

Fig. 51. *Chrysobothris femorata*. Section of an elytron showing contraction of chitinous fibres and decreased thickness of the elytron. 200 : 1.

Fig. 52. *Chrysobothris femorata*. Section of hind wing showing thickened costal edge. 185 : 1.

## Plate 19.

Fig. 53. *Chrysobothris femorata*. Prepupa with larval covering removed to show position of appendages as seen in ventral view. 13 : 1.

Fig. 54. *Chrysobothris femorata*. Prepupa about two days older than Fig. 53, ventral aspect. 13 : 1.

Fig. 55. *Chrysobothris femorata*. Same specimen as Fig. 54 seen from the side. 13 : 1.

Fig. 56. *Epilachna borealis*. Prepupa with larval covering removed to show position of appendages. 13 : 1.

Figs. 57, 58, 59, 60, 61 and 62. *Chrysobothris femorata*. Six stages in the development of the cuticula and the cuticula colors. ZEISS apochromatic obj. 2 mm, oc. 12. Drawn free hand.

## Plate 20.

Figs. 64, 65, 66 and 67. *Hippodamia 13punctata*. Four stages in the development of the elytra. 120 : 1.

Fig. 68. *Orthosoma brunneum*. A compound gland from the elytron. 300 : 1.

Figs. 69 to 76 incl. *Leptinotarsa decemlineata*. Stages in the development of a permanent wing trachea. 300 : 1.

Fig. 73. *Phymatodes?* A white or transparent scale from the elytron. 300 : 1.

Fig. 77. *Phymatodes?* A dark scale from the elytron showing a unicellular gland opening at its base. 300 : 1.

Fig. 78. *Leptinotarsa decemlineata*. An early stage in the formation of a chitinous column. 400 : 1.

Fig. 79. *Leptinotarsa decemlineata*. A chitinous column of the elytron when nearly completed 400 : 1.

Fig. 80. *Leptinotarsa decemlineata*. A compound gland from the elytron. 400 : 1.

---

Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren  
und Hymenopteren  
mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede.

Von

Dr. **Otto Schenk.**

(Aus dem Zoologischen Institut zu Jena.)

---

Hierzu Tafel 21—22 und 4 Abbildungen im Text.

**Inhalt.**

Geschichtliches über den sexuellen Dimorphismus der Antennen.  
Material und Methode.

**Lepidoptera.**

I. Die sexuellen Unterschiede im Bau der Antennen.

II. Der Bau der Hautsinnesorgane.

III. Die physiologische Function der Hautsinnesorgane.

**Hymenoptera.**

I. Die sexuellen Unterschiede im Bau der Antennen.

II. Der Bau der Hautsinnesorgane.

III. Die physiologische Function der Hautsinnesorgane.

Zusammenfassung.

Literaturverzeichniss.

Erklärung der Abbildungen.

Obwohl die antennalen Hautsinnesorgane der Insecten schon oft zum Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gemacht worden sind, ist doch ihre physiologische Function noch keineswegs in allen Fällen sicher erkannt. Es hat dies seinen Grund wohl darin, dass der physiologischen Untersuchung besondere Schwierigkeiten im Weg stehen und die bei den Wirbelthieren gebräuchlichen Methoden hier nicht ausreichen. —

Wenn ich von den lediglich auf Analogieschlüssen beruhenden Vermuthungen der ältern Autoren absehe, so sind es vor allem drei Wege, die bei derartigen Studien eingeschlagen werden können. Der älteste, und — in Bezug auf die Insecten — unsicherste ist der experimentell-physiologische. Er vermag nur zu zeigen, dass in einem Körperteil ein bestimmter Sinn localisirt ist. Unsicher nenne ich diese Methode einerseits deshalb, weil die Thiere sich beim Ex-

periment in einer ganz unnatürlichen Situation befinden und weil gewisse Sinnesorgane nur unter ganz bestimmten Voraussetzungen in Thätigkeit zu treten vermögen (so die Grubenkegel z. B. nur beim fliegenden Insect), welche beim Experiment nicht immer erfüllt werden, andererseits aber auch deshalb, weil in der Regel auf einem kleinen Raum des Insectenkörpers Sinnesorgane der verschiedensten Art vorhanden sind, welche man nur schwer getrennt dem Experiment unterwerfen kann. — Die zweite, äusserst wichtige Methode ist die anatomisch-histologische. Ihre Aufgabe ist es vor allem, zu entscheiden, ob ein Organ überhaupt Sinnesorgan ist, und dann, ob es mechanische oder chemische Reize zu percipiren vermag. Da aber in der Regel mehrere Organformen vorhanden sind, deren anatomischer Bau auf eine bestimmte Reizgattung hinweist, so führt auch diese Methode allein nicht zum Ziel. Sie muss vielmehr von der dritten, der empirisch-bionomischen Methode unterstützt werden, deren Aufgabe es ist, zu untersuchen, ob die Zahl der Sinnesorgane mit der beobachteten und erfahrungsgemässen Stärke des betreffenden Sinnes in Einklang steht. — Diese dritte Methode ist von den Autoren entweder überhaupt nicht oder nur in untergeordnetem Maasse berücksichtigt worden. Wie wenig gerade diese bionomische Methode zu Rathe gezogen worden ist, zeigt auch eine Zusammenstellung KRAEPELIN's<sup>1)</sup>, in der sie überhaupt nicht aufgezählt worden ist. Auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. H. E. ZIEGLER, habe ich daher diese Methode in den Vordergrund meiner Untersuchungen gestellt und an einigen concreten Fällen durchzuführen versucht. Da sie aber, wie bereits erwähnt, nur in Verbindung mit der anatomisch-histologischen Methode zu einem sichern Resultat führt, so habe ich auch diese in den Kreis meiner Untersuchungen gezogen.

Unter den Lepidopteren habe ich solche Arten ausgesucht, bei welchen die beiden Geschlechter schon makroskopisch enorme Verschiedenheiten im Bau der Antennen aufweisen. Unter den Hymenopteren habe ich mit den Apiden und der Gattung *Vespa* begonnen und sind meine Studien aus äusserlichen Gründen auf diese Formen beschränkt geblieben. —

Bei diesen Untersuchungen gelang es mir, eine Reihe von histologischen Thatsachen festzustellen, die bei den Lepidopteren noch gar nicht bekannt waren und bei den Hymenopteren zum Theil von dem

1) KRAEPELIN (12) erwähnt die Analogie, das Experiment und den anatomischen Bau.

bisher Bekannten abweichen. — Die Angaben der frühern Autoren werde ich bei den einzelnen Organformen erwähnen.

#### Geschichtliches über den sexuellen Dimorphismus der Antennen.

Ogleich die Systematiker sehr oft bei den Beschreibungen den Unterschied zwischen den Fühlern der beiden Geschlechter erwähnt haben, liegen doch nur wenige Angaben vor, die sich mit der Bedeutung dieses Unterschieds befassen oder die sich mit den auf den Antennen befindlichen Sinnesorganen im Speciellen beschäftigen. Es ist eine schon den ältern Autoren bekannte Thatsache, dass die Fühler zahlreicher Schmetterlingsmännchen bei weitem mehr entwickelt und bedeutend complicirter gebaut sind als die der zugehörigen Weibchen. Darauf bezügliche Angaben finden sich bei SLATER, DARWIN, WERNEBURG, HAUSER und Andern, von denen der Dimorphismus unter der Annahme, dass die Antennen die Träger von Geruchsorganen sind, durch geschlechtliche Zuchtwahl erklärt wird. „Wenn bei Insecten“, sagt DARWIN, „. . . die Sinnesorgane . . . in dem einen Geschlecht vorhanden sind, in dem andern dagegen fehlen, oder wenn sie, wie es häufig der Fall ist, in dem einen Geschlecht höher entwickelt sind als im andern, so ist es beinahe unabänderlich, soweit ich es nachweisen kann, das Männchen, welches derartige Organe behalten oder dieselben am meisten entwickelt hat; und dies zeigt, dass das Männchen während der Bewerbung der beiden Geschlechter der thätigere Theil ist.“

Ausführlichere Nachrichten über die secundären Geschlechtscharaktere in den Antennen von Insecten stammen von HERMANN MÜLLER, der im Jahre 1871 in einer Arbeit über die „Anwendung der DARWIN'schen Lehre auf Bienen“ die Fühler verschiedener anthophilen Hymenopteren auf ihre geschlechtlichen Unterschiede hin untersucht hat. Wenngleich er vorzugsweise die makroskopisch sichtbaren Verhältnisse, wie die Grösse der Fühler und die Zahl und Gestalt ihrer Glieder, berücksichtigt hat, so hat er doch auch die an ihnen befindlichen Sinnesorgane und deren Vertheilung auf die Geschlechter in den Kreis seiner Betrachtungen gezogen und die Befunde mit seinen biologischen Erfahrungen in Einklang zu bringen gesucht. Von Sinnesorganen sind ihm „borstentragende“ und „grössere, borstenlose, mit schlingenbildenden Nerven versehene“ Gruben bekannt geworden. Die „borstentragenden“ Gruben, die besonders zahlreich bei den Weibchen vertreten sind, bei den Männchen dagegen nur in untergeordnetem Maasse ausgebildet sind, ja in extremen Fällen (*Halictus quadricinctus*) diesen sogar ganz fehlen können, fasst MÜLLER als Tastorgane auf;

die „borstenlosen Gruben“ aber, die vorwiegend den Männchen zukommen, deutet er als Riechorgane. Eine Erklärung für diese Auffassung findet er darin, dass sich „bei den Männchen der Bienen im Wettkampf um das Aufsuchen der Weibchen die Riechorgane, bei den Weibchen in Anpassung an die mit der Brutversorgung verbundenen Arbeiten in dunkeln Höhlen die Tastorgane vervollkommen haben“ müssen.

Zu demselben Resultat ist SCHIEMENZ gelangt, der die Fühler von *Apis mellifica* untersucht hat. Ausser den erwähnten Organen beschreibt er noch „kleine, rundliche Gruben mit Papillen“. Diesen (bei den Männchen wenig mehr entwickelten) Organen ertheilt SCHIEMENZ gleichfalls die Riechfunction zu.

Als neueste Angaben über Geschlechtsdifferenzen in den Fühlern finden sich zwei Stellen bei NAGEL, der berichtet, „dass bei *Orgyia gonostigma* ♂ die Zahl der Grubenkegel das Vielfache von der Zahl derselben beim flügellosen Weibchen betrage und dass *Ichneumon luctatorius* ♂ viel weniger Kegel besitze als das Weibchen“.

#### Material und Methode.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf die Fühler folgender Lepidopteren- und Hymenopteren-species, von denen mir sowohl Männchen wie Weibchen und gegebenen Falls auch Arbeiterinnen zur Verfügung standen:

- |                                     |                                    |
|-------------------------------------|------------------------------------|
| Lepidoptera:                        | 3) <i>Panurgus banksianus</i> LTR. |
| 1) <i>Fidonia piniaria</i> L.       | 4) <i>Dasypoda plumipes</i> LTR.   |
| 2) <i>Orgyia antiqua</i> L.         | 5) <i>Saropoda bimaculata</i> LTR. |
| 3) <i>Psyche unicolor</i> HFN.      | 6) <i>Osmia adunca</i> LTR.        |
| 4) <i>Ino pruni</i> ESP.            | 7) „ <i>rufa</i> LTR.              |
|                                     | 8) <i>Bombus</i> sp. var.          |
| Hymenoptera:                        | 9) <i>Apis mellifica</i> L.        |
| 1) <i>Prosopis bifasciatus</i> FBR. | 10) <i>Vespa crabro</i> L.         |
| 2) <i>Sphecodes gibbus</i> LTR.     |                                    |

Die Antennen wurden von den lebenden, mit Aether bêtäubten Thieren abgeschnitten und sofort in die Conservirungsflüssigkeit gebracht. Als solche benutzte ich Pikrinosmiumessigsäure (nach VOM RATH, in: Anat. Anz., 1895), Pikrinsublimatessigsäure (ibid.), Alkohol 94 Proc. und schliesslich eine Mischung von 5 Theilen Aether und 1 Theil Alkohol absolutus. Besonders gut bewährten sich Pikrinsublimatessigsäure und die Aether-Alkohol-absolutus-Mischung, während ich namentlich die Pikrinosmiumessigsäure nur wenig benutzte, da die

mit derselben fixirten Objecte die Farbstoffe sehr schwer annahmen. Die schwarz pigmentirten Fühler, die ganz eingelegt werden sollten, wurden vorher mit freiem Chlor (LEE u. MAYER, p. 265) gebleicht. Ich habe diese Methode der leichtern Controle halber der von NAGEL vorgeschlagenen vorgezogen. NAGEL benutzte ein Gemisch von Pikrinschwefelsäure mit etwas Chromsäure, das er mit den zu bleichenden Objecten 1—2 Tage in den Paraffinofen stellte. Immerhin ist es auch bei der freien Chlorbleiche schwierig, einen bestimmten Bleichegrad zu bekommen. Insbesondere ist in Folge der ungleichen Lichteinwirkung ein allseitig gleichmässig ausgebildetes Bleichen fast nie zu erzielen. — Versuche, das Chitin der zum Schneiden bestimmten Antennen mit Eau de Labarraque und Eau de Javelle zu erweichen, erwiesen sich als vollkommen erfolglos. In Folge dessen war ich genöthigt, meine histologischen Untersuchungen an Puppen auszuführen, die kurz vor dem Ausschlüpfen standen. — Da die Färbungsmittel in die ganzen Antennen nur sehr langsam eindringen, so wandte ich nach einigen zeitraubenden Versuchen ausschliesslich Schnittfärbung an. Boraxkarmin, Bleu de Lyon, Eisenalaun mit Hämatoxylin (DELA-FIELD) und Hämatoxylin (nach EHRLICH) mit Orange G bewährten sich; besonders mit der letztgenannten Doppelfärbung erzielte ich vorzügliche Bilder. —

Wie ich bereits in der Einleitung erwähnt habe, wollte ich bei meinen Untersuchungen die verschiedene Vertheilung und die verschiedengradige Ausbildung der antennalen Sinnesorgane in beiden Geschlechtern zur Grundlage bei Beurtheilung ihrer Function nehmen. Um aber zu einem möglichst sichern Resultat zu gelangen, habe ich auch den anatomischen Bau der Sensillen in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen. Diese beiden Gesichtspunkte veranlassen mich, den Stoff in jeder der beiden Hauptgruppen (Lepidopteren und Hymenopteren) in drei Abschnitte zu zerlegen, von denen der erste dem Dimorphismus, der zweite dem Bau der Sinnesorgane und der dritte einer Besprechung der physiologischen Function gewidmet ist.

Ich wende mich zunächst zu den

## **Lepidoptera.**

### **I. Die sexuellen Unterschiede im Bau der Antennen.**

Die geschlechtlichen Unterschiede im Bau der Antennen sind bei den von mir untersuchten Lepidopteren-Arten hauptsächlich quanti-

tativer Natur, indem es sich, mit Ausnahme eines einzigen Falls, nur um eine verschiedene Menge der Sinnesorgane handelt. Die Unterschiede stehen in inniger Beziehung zur Lebensweise der beiden Geschlechter und können sich in Folge dessen nur bei solchen Schmetterlingsarten finden, die in Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse zur Ausbildung dieser Verschiedenheiten haben schreiten müssen. (Hierauf komme ich im 3. Abschnitt zurück.) Die Unterschiede im makroskopischen Bau der Antennen stehen daher in inniger Beziehung zur Ausbildung gewisser Sinnesorgane. Wäre KRÄPELIN die enorme Entwicklung der Grubenkegel an den gefiederten Antennen bekannt gewesen, so hätte er sicherlich nicht die DARWIN'sche Anschauung hier angewandt, dass „die geschlechtliche Zuchtwahl auch in rein kosmetischer Hinsicht recht wunderbare Organveränderungen hervorrufen“ kann. Die Bedeutung der grossen gefiederten Antennen der Männchen liegt darin, dass sie eine grosse Zahl von Sinnesorganen tragen.

Von Sinnesorganen finden sich an den Lepidopterenfühlern:

- 1) *Sensilla coeloconica*<sup>1)</sup>, Grubenkegel (in Gruben stehend)
- 2) „ *basiconica*, ebenständige Sinneskegel,
- 3) „ *styloconica*, Endzapfen, Kolben,
- 4) „ *chaetica*, borstenartige Sinnesorgane,
- 5) „ *trichodea*, haarartige Sinnesorgane.

Ich bespreche nunmehr die geschlechtlichen Unterschiede bei den einzelnen Arten.

### 1. *Fidonia piniaria* L. Kiefernspanner.

(Fam. *Geometridae*; Taf. 21, Fig. 1—11.)

Die stark gefiederte Antenne des Männchens besteht aus 41 Gliedern, von denen nur die beiden basalen der Fiederchen entbehren. Wie Fig. 1 zeigt, nehmen die Fiedern, am 3. Glied beginnend, zunächst bis zur Mitte der Antenne ziemlich rasch an Grösse zu (bis 1,34 mm); von da an werden sie allmählich wieder kleiner, bilden in der Nähe der Spitze nur noch Höcker, um schliesslich ganz zu ver-

1) Da schon verschiedene deutsche Namen für die Sinnesorgane der Antennen vorliegen, welche nicht immer ganz scharf bezeichnend sind und auch nicht stets in gleichem Sinne gebraucht werden, schien es mir nützlich, schärfer definirte Begriffe einzuführen und dieselben mit internationalen Namen zu belegen. Die Stämme der oben erwähnten Namen sind folgende: *κοίλον* Vertiefung, *κωνικός* kegelförmig, *βάσις* Fläche, *στύλος* Säule, *χαιτή* Borste, *τριχώδης* haarartig. Das Wort *Sensillum* (Sinnesorgan) ist schon von frühern Autoren (HAECKEL u. A.) gebraucht worden.

schwinden. Die Dorsalseite des Fühlerstammes ist mit Schuppen bedeckt; die übrigen Theile der Antenne zeigen besonders gut eine durch kleine Chitinschüppchen erzeugte Sculptur, die sich am ganzen Fühler vorfindet (an Fig. 7 bei *chs* gezeichnet).

Fig. 2 stellt die ungefederte, fadenförmige Antenne des Weibchens dar. Diese setzt sich aus 38 Gliedern zusammen. Die enorm entwickelte Beschuppung beginnt an der Antennenspitze zunächst auf der dorsalen Fläche, greift allmählich auf die Seiten über und umfasst schliesslich vom 31. Glied an bis zur Basis die Antenne allseitig, mit Ausparung weniger Stellen, an denen sich Sensilla coeloconica befinden.

*Sensilla coeloconica*. Was zunächst das Vorkommen derselben beim Männchen anbetriift, so sind sie hier reichlich vorhanden. HAUSER hat betont, dass die Zahl der Sinnesorgane für die Grösse der Functionsfähigkeit maassgebend sei; ich füge dem hinzu, dass auch ihrer Lage und ihrer Vertheilung an der Antenne eine hohe Bedeutung beizulegen ist. In der Anordnung der Sinnesorgane ist nämlich eine bestimmte Tendenz nicht zu verkennen. Gewisse Sinnesorgane werden auf den Fiedern möglichst weit nach aussen gelagert, wodurch eine möglichst grosse Oberfläche erzielt wird. Wie die Figg. 3, 6 und 7 zeigen, liegen die Sensilla coeloconica an der Fühlerspitze nur auf der distalen Hälfte der Glieder, an den mit Höckern versehenen Gliedern nur an diesen, und an den Fiedern gehen sie nicht über die Mitte nach der Basis zu hinaus. An den genannten Stellen sind sie unregelmässig vertheilt. KRÄPELIN hat bemerkt, dass bei den Tagfaltern die ventrale Fühlerfläche der alleinige Sitz der Sensilla coeloconica sei, und auch bei den von NAGEL untersuchten Arten zeigte sich dies (auch bei Nachtschmetterlingen). Für *Fidonia* ♂, ebenso wie für alle übrigen von mir untersuchten Schmetterlingsmännchen, jedoch gilt dieses Verhalten im Allgemeinen nicht. Nur an der Fühlerspitze liegt die Mehrzahl der Sensilla coeloconica ventral, und nur wenige befinden sich dorsal; an den Fiedern dagegen (Fig. 3) schliesst schon die grosse Zahl der Sensilla trichodea eine ventrale Lage aus. An diesen sitzen sie vielmehr an den lateralen Flächen, von denen sie sehr häufig sogar bis zur rein dorsalen Lage verschoben sind. Wahrscheinlich steht die Lage dieser Sinnesorgane in Beziehung zur Function, vermuthlich in der Weise, dass sie beim Fliegen des Thieres dem Luftstrom entgegen gerichtet sind. Ihre Zahl beläuft sich an jeder Antenne auf ungefähr 350. An der nach aussen gerichteten Fiederreihe sind sie zahlreicher als an der andern.

Beim Weibchen sind die *Sensilla coeloconica* auch in grosser Zahl ausgebildet — ich schätze sie an jeder Antenne auf ca. 100 — im Verhältniss zum Männchen jedoch ist ihre Zahl gering. Sie liegen vorwiegend ventral; nur an den Endgliedern, an denen sie in grösserer Zahl ausgebildet sind, greifen sie auf die Seiten über (Fig. 8). Ihre Lage steht in gewisser Hinsicht in Correlation mit der Verbreitung der Schuppen. Denn da die Schuppen die Functionsfähigkeit der *Sensilla coeloconica* ungünstig beeinflussen würden, so finden sich diese da, wo die Schuppen fehlen und umgekehrt. Die Zahl der genannten Sinnesorgane nimmt nach der Antennenbasis zu sehr rasch ab. Auf dem 21. Glied, bis zu dem ich ihr Vorhandensein nachzuweisen vermochte, sind nur noch 2 vorhanden. Von den 38 Fühlergliedern tragen also nur die 17 Endglieder *Sensilla coeloconica*, so dass sich auch hier das Princip geltend macht, gewisse Sinnesorgane als Vorposten möglichst weit vorzuschieben.

*Sensilla styloconica*. An der Antenne des Männchens finden sich 22—24 *Sensilla styloconica*. Die 25 basalen Glieder beharren derselben vollkommen. Was ihre Lage anbetrifft, so stehen sie an den distalen Enden der Glieder, an den Spitzen der Höcker und der Fiedern (Fig. 3, 6, 7). Sie vertheilen sich auf die 16 Endglieder in der Weise, dass auf die eine Fiederreihe 15—16, auf die andere dagegen nur 7—8 Organe kommen. Die grössere Zahl steht auf der nach aussen gerichteten Fiederreihe der Antenne.

Beim Weibchen tragen nur die 12 Endglieder des Fühlers *Sensilla styloconica*. Sie stehen ventro-lateral am distalen Ende der Glieder, von denen sie in Folge Mangels der Fiederung scharf abgesetzt sind. In ihrer Vertheilung auf die genannten Glieder verhalten sie sich ähnlich wie die des Männchens, indem auf die Spitzenglieder je 2 Organe entfallen (Fig. 8), die 8 folgenden Glieder dagegen nur mit je einem versehen sind. Die grössere Zahl steht auch hier auf der Aussenseite der Antenne.

*Sensilla chaetica*. Am Ende eines jeden Fieders steht beim Männchen ein *Sensillum chaeticum* (Fig. 3). Sie sind die einzigen Sinnesorgane, die auch auf dem Stamm der Antenne vorkommen. Fig. 7 zeigt einige solcher rückenständiger Borsten.

Beim Weibchen treten die *Sensilla chaetica* in der Dreizahl an jedem Glied auf. Wie aus Fig. 9 hervorgeht, sitzen 2 von ihnen ventro-lateral am distalen Ende eines jeden Gliedes und entsprechen somit den endständigen Borsten des Männchens; das dritte *Sensillum chaeticum* liegt in der Regel dorsal, ungefähr in der Mitte eines jeden Gliedes, ist aber bisweilen auf eine der Fühlerseiten verschoben.

Die *Sensilla trichodea* stehen beim Männchen in enormer Ausbildung auf der ventralen Fiederfläche, von der sie, wie Fig. 3 besonders schön zeigt, fast rechtwinklig abstehen.

Beim Weibchen sind sie, wie aus Fig. 9 zu ersehen ist, bedeutend kleiner als beim Männchen; auch ihre Zahl ist beträchtlich geringer als bei jenem. Sie stehen ganz vereinzelt auf der ventralen Fühlerfläche.

Zu diesen Organen kommen beim Weibchen noch die *Sensilla basiconica* hinzu. Ich habe sie nur an 5 Gliedern, und zwar am 12., 14., 15., 18. und 20. finden können, an denen sie in der Einzahl auf der ventralen Fläche stehen. Fig. 9 zeigt ein solches Organ (mit *b* bezeichnet).

Dem Männchen fehlen sie.

## 2. *Orgyia antiqua* L. Bürstenspinner.

(Fam. *Bombycidae*; Taf. 21, Fig. 12—14; Taf. 22, Fig. 18—20).

Die aus 29 Gliedern zusammengesetzte Antenne des Männchens ist kräftig gefiedert. Wie Fig. 12 zeigt, haben die Fiedern von der Basis bis zur Spitze der Antenne nahezu die gleiche Grösse. 0,031 mm unter der Spitze eines jeden Fieders befindet sich eine rechtwinklig zu demselben stehende, nach der Basis des Fühlers zu gerichtete Borste von 0,345 mm Länge (Fig. 18). Mittels dieser Gebilde greifen die einzelnen Fiedern in einander, wodurch der Antenne ein einheitliches, massives Gepräge verliehen wird. Es ist sehr wohl möglich, dass die Männchen, die bekanntlich die Weibchen im Fluge begatten, die Fühler zum Festhalten derselben benutzen und dass durch die erwähnten Haare ein besseres Festhalten ermöglicht wird. Die Dorsal-seite des Fühlerstamms ist mit überaus starken, dicht an einander gedrängten Schuppen bedeckt, die auch auf die Seiten der Antenne übergreifen.

Die schwach gefiederte Antenne des Weibchens setzt sich aus 21 Gliedern zusammen. Wie aus den Figg. 14, 19 und 20 zu ersehen, sind die Fiedern ein und derselben Seite unter einander nahezu gleich gross; dagegen weichen die Fiedern der beiden Seiten nicht nur an Grösse, sondern auch an Dicke beträchtlich von einander ab. So fand ich, dass das eine Fiederchen eines Gliedes 0,145 mm lang und 0,031 mm dick war, das andere desselben Gliedes besass dagegen nur eine Länge von 0,08 mm und eine Dicke von 0,026 mm. — Schuppen finden sich auf der dorsalen Fläche des Stammes, wo sie namentlich an den basalen Gliedern stark entwickelt sind. Im Innern der An-

tenne liegt eine grosse Anzahl stark lichtbrechender Körper (Fig. 20 *k*); diese sind wahrscheinlich den im Kolben der Antennen von Tagfaltern gefundenen Concrementen gleichwerthig und würden demnach, wie NAGEL gezeigt hat, aus einem Urat bestehen.

*Sensilla coeloconica*. Alle Fiedern der männlichen Antenne, mit Ausnahme der beiden basalen, tragen *Sensilla coeloconica*. Ihre Vertheilung an den Fiedern ist etwas anders als bei *Fidonia* ♂. Während nämlich bei diesem die *Sensilla coeloconica* an den angegebenen Stellen unregelmässig vertheilt sind, liegen sie bei *Orgyia* ♂ stets nur auf einer, und zwar auf der der Antennenspitze zugewandten Fiederseite (Fig. 18 *k*), wo sie in vereinzelt Fällen bis zur Fiederbasis herabreichen. NAGEL hat bei den gefiederten Bombyciden-Arten auch am Stamm *Sensilla coeloconica* gefunden. Bei keiner der von mir untersuchten Spinnerarten ist dies der Fall, ebenso wenig wie bei den übrigen von mir untersuchten Schmetterlingen mit gefiederten Fühlern. Die Zahl besagter Organe wechselt mit den einzelnen Fiedern. In der Nähe der Antennenbasis zählte ich an einem Fieder 4, in der Mitte der Antenne schwankte ihre Zahl zwischen 12 und 16 und im Maximum fand ich 23 *Sensilla coeloconica* an einem Fiederchen. Mehrere Rechnungen ergaben für eine jede Antenne die stattliche Zahl von ca. 600 solchen Organen. Auch hier sind an der äussern Fiederreihe mehr Grubenkegel vorhanden als an der andern.

Beim Weibchen sind die *Sensilla coeloconica* nur spärlich vorhanden; eine gesetzmässige Anordnung an den Fiedern — sie kommen auch beim Weibchen nur an diesen vor — lassen sie nicht erkennen. Ihre Lage wechselt vielmehr an den angegebenen Fühlertheilen (Fig. 20). Eine genaue Zählung ergab für die Reihe der grössern Fiedern 44 und für die andere 30 Grubenkegel; an jeder Antenne würden demnach im Maximum nur 75 *Sensilla coeloconica* vorhanden sein.

*Sensilla styloconica*. Beim Männchen sind die *Sensilla styloconica* gut entwickelt; sie stehen an den Spitzen der Fiederchen und zeigen, wie bei *Fidonia*, Unterschiede in der Vertheilung auf beide Fiederreihen. Diese Unterschiede sind jedoch nicht so gross wie bei der vorigen Species; während auf die äussere Fiederreihe 26 *Sensilla styloconica* entfallen, sind auf der innern 24 vorhanden.

Beim Weibchen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, indem an der Reihe der grössern Fiedern 16, an der der kleinern 14 *Sensilla styloconica* zu finden sind.

*Sensilla chaetica*. An der Spitze eines jeden Fieders der männlichen Antenne steht ein *Sensillum chaeticum* (Fig. 18 *s*) und ungefähr

0,031 mm unter demselben die schon oben erwähnte, rechtwinklig zum Fiederchen stehende und nach der Antennenbasis zu gerichtete Borste. An der Fühlerspitze steht auch auf der dorsalen Fläche eines jeden Gliedes ein solches Organ von der Grösse der endständigen.

Beim Weibchen stehen die *Sensilla chaetica* gleichfalls an der Spitze der Fiedern und auf der dorsalen Fläche des Antennenstammes. Ihre Zahl beläuft sich auf ca. 42.

*Sensilla trichodea*. Wie Fig. 18 zeigt, sind die *Sensilla trichodea* beim Männchen ausserordentlich gut und zahlreich ausgebildet. Sie stehen wie bei *Fidonia* ♂ auf der ventralen Seite der Fiedern.

Beim Weibchen sind sie klein und relativ spärlich entwickelt. Fig. 20 zeigt sie an den Gliedern der Antennenspitze.

Die *Sensilla basiconica* fehlen.

### 3. *Psyche unicolor* HFN. Sackspinner.

(Fam. *Bombycidae*; Taf. 21, Fig. 15—17).

Die gefiederte Antenne des Männchens besteht aus 30 Gliedern. In ihrem makroskopischen Bau gleicht sie sehr der Antenne von *Fidonia* ♂. Wie aus Fig. 15 zu ersehen, nehmen die Fiedern von der Basis der Antenne bis nicht ganz zur Fühlermitte sehr schnell an Grösse zu, um dann nach der Spitze zu allmählich wieder kleiner zu werden. An den Endgliedern der Antenne verschwinden sie doch nicht ganz, wie es bei *Fidonia* der Fall ist, sondern sie behalten immer noch die ansehnliche Grösse von 0,26 mm. Schuppen finden sich auf der dorsalen Seite des Fühlerstammes und der Fiederspitzen.

Das Weibchen entbehrt der Fühler vollkommen.

*Sensilla coeloconica*. Die Grubenkegel liegen vorzugsweise in der Nähe der Fiederspitzen. In Folge der dunklen Pigmentirung der Fühler vermochte ich ihre Zahl nicht festzustellen. Mit diesen Sensillen verwandt und durch Uebergänge mit ihnen verbunden sind Organe, die sich nur durch ihre Grösse von den echten *Sensilla coeloconica* unterscheiden. Wie ich in Fig. 16 abgebildet habe, sitzen sie in ausserordentlicher Zahl auf der der Fühlerspitze zugewandten Fiederseite. Sie ersetzen functionell zugleich die bei *Psyche* fehlenden *Sensilla styloconica*, wie unten gezeigt werden wird.

*Sensilla chaetica*. Die borstenartigen Sinnesorgane stehen bei *Psyche* gleichfalls an den Spitzen der Fiedern. An den basalen Fiedern finden sich zwei, an den übrigen nur ein einziges (Fig. 16 s).

*Sensilla trichodea* sind beim Männchen vortrefflich entwickelt und stehen in enormer Zahl an der ventralen Fiederfläche (Fig. 17).

4. *Ino pruni* ESP. (= *Atychia pr.* OCHS) Schlehenspanner.  
(Fam. *Zygaenidae*; Taf. 22, Fig. 21—28).

Die Antenne des Männchens besteht aus 40 Gliedern. Da die 29 basalen gefiedert sind, die Endglieder dagegen, wie Fig. 22 deutlich zeigt, den für die Tagschmetterlinge charakteristischen Endknopf bilden, so zeigt diese Form sehr schön den Uebergang von den *Diurna* zu den *Nocturna*. Die Dorsalseite des Stammes ist mit dünnen Schuppen bedeckt, die vereinzelt auch auf den Fiedern vorkommen. Die Chitindecke zeichnet sich durch eigenthümliche Verdickungen und Faltungen aus, die man in den Schnitten (Fig. 24, 25) gut erkennen kann. In diesen Falten und zwischen den Zacken stehen die Sinnesorgane.

Die Antenne des Weibchens besteht gleichfalls aus 40 Gliedern. Diese nehmen von der Basis nach der Fühlerspitze allmählich an Dicke zu. Die dorsale Fläche ist mit starken Schuppen versehen. Die Chitindecke zeigt ebenso wie bei dem Männchen Verdickungen und Zacken, die jedoch nicht den Ausbildungsgrad wie bei jenem erreichen (Fig. 26).

*Sensilla coeloconica*, wie sie in Fig. 25 abgebildet sind, scheinen beim Männchen nur in geringer Zahl vorhanden zu sein. Die Chitinzacken, zwischen denen sie versteckt liegen, setzen ihrem Auffinden grosse Schwierigkeiten entgegen, so dass es mir nicht möglich ist, ihre Zahl auch nur annähernd festzustellen. Mit ihnen verwandt sind die in Fig. 24 abgebildeten Sensillen, die sich zu den echten Grubenkegeln ebenso verhalten, wie dies bei *Psyche* der Fall ist. Sie sind beim Männchen gut entwickelt und finden sich besonders zahlreich an den den Endknopf bildenden Gliedern.

Beim Weibchen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich, indem auch hier die Grubenkegel in zwei Modificationen auftreten. Im Uebrigen gilt genau dasselbe wie beim ♂.

*Sensilla chaetica* stehen beim Männchen an den Spitzen der Fiedern (Fig. 23) und an den den Endknopf bildenden Gliedern nehmen sie eine ventro-laterale Lage am distalen Gliede ein. Ihre Zahl beträgt ca. 120 an jeder Antenne.

Beim Weibchen verhalten sich die borstenartigen Sinnesorgane wie die an den Endgliedern der männlichen Antenne befindlichen.

**Sensilla trichodea.** Die haarartigen Sinnesorgane sind beim Männchen weniger zahlreich ausgebildet. Im Vergleich zu denselben Organen der Männchen anderer Arten sind sie sehr klein. Sie stehen auf der ventralen Fläche der Fiedern, rücken aber nicht selten auf die Seiten derselben.

Beim Weibchen sind die Sensilla trichodea äusserst spärlich entwickelt, sowohl in Bezug auf ihre Zahl als auf ihre Ausbildung.

Fasse ich zum Schluss der leichtern Uebersicht halber die bei den einzelnen Species erhaltenen Befunde tabellarisch zusammen, so ergibt sich Folgendes: an jeder Antenne finden sich bei

	<i>Fidonia</i>		<i>Orgyia</i>		<i>Psyche</i>		<i>Ino</i>	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
<i>S. coeloconica</i>	350	ca. 100	ca. 600	75	zahlreich	0	zahlreich	zahlreich
<i>S. styloconica</i>	22	16	50	30	0	0	0	0
<i>S. chaetica</i>	ca. 117	ca. 105	ca. 80	42	vorhanden	0	ca. 120	ca. 120
<i>S. trichodea</i>	zahlreich	spärlich	zahlreich	spärlich	zahlreich	0	w. zahlreich	spärlich
<i>S. basiconica</i>	0	5	0	0	0	0	0	0

Wie aus dieser Tabelle hervorgeht, zeichnen sich die Männchen namentlich durch eine enorme Ausbildung der Sensilla coeloconica und der Sensilla trichodea vor den Weibchen aus. Zu dieser Ueberlegenheit in der Zahl kommt aber noch die grössere Oberfläche der männlichen Antenne, welche eine günstigere Lagerung der Sinnesorgane ermöglicht. Auf dieser Oberfläche sind nämlich die Sensillen möglichst weit aus einander gerückt, so dass sie dem umgebenden Medium eine grosse Fläche zur Berührung darbieten. Bei den Sensilla trichodea kommt beim ♂ noch die bessere Ausbildung hinzu, die sich durch die Grösse der Organe zu erkennen giebt. Die Sensilla chaetica und styloconica zeigen nicht so grosse Unterschiede in den beiden Geschlechtern.

## II. Der Bau der Hautsinnesorgane.

Was den Bau der im vorigen Abschnitt erwähnten Hautsinnesorgane anbetrifft, so sind zunächst zwei principielle Verschiedenheiten zu constatiren, die auf einer verschiedengradigen Ausbildung des Chitingebildes beruhen. In dem einen Falle ist letzteres dickwandig, wodurch es geeignet wird, mechanische Reize aufzunehmen und dieselben durch Zug oder Druck auf das Nervenende zu übertragen; im andern Falle besteht das Chitingebilde aus einer dünnen Membran, so dass es für chemische Reize, die unmittelbar auf das Nervenende einwirken müssen, durchlässig ist.

Sicherlich sind die einfachen Haare die ursprünglicheren Sinnesorgane, aus denen sich erst durch Umbildung und Functionswechsel, in Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen, die übrigen Formen entwickelt haben.

Ich wende mich daher zunächst zur Betrachtung der dickwandigen Chitingebilde.

*Sensilla chaetica.* Die an den distalen Enden der Glieder und an den Spitzen der Fiedern stehenden *Sensilla chaetica* sind in der Literatur noch nicht erwähnt worden. Es sind spitz ausgezogene, borstenartige, hohle Gebilde, die sich durch eine relativ dicke Chitinmembran auszeichnen. Ihre Grösse schwankt bei den verschiedenen Species beträchtlich. Bei *Orgyia* sind sie äusserst kräftig entwickelt, bei *Fidonia*, *Psyche* und *Ino* dagegen sind sie kleiner und dementsprechend auch zarter. Im Chitinpanzer sind sie beweglich eingelenkt, wie dies Fig. 11 zeigt.

Den nervösen Endapparat habe ich nicht genau verfolgen können, da ich in Folge der technischen Schwierigkeiten keine brauchbaren Schnitte durch dieses Organ erhalten habe. Sinneszellen habe ich mit Sicherheit an einigen Stellen unter den Borsten gesehen. Ihr Inhalt besteht jeden Falls aus einem nervösen Theile und aus Ausläufern von Hypodermiszellen.

*Sensilla trichodea.* Den haarartigen Sinnesorganen hat man gleichfalls in der Literatur wenig Beachtung geschenkt. Nur NAGEL erwähnt an einer Stelle diese Organe an den Sphingidenfühlern. Es sind gleichfalls hohle und, wie die Abbildungen Fig. 3, 17 u. 18 zeigen, etwas gebogene, dunkel pigmentirte Haare. In Folge der fast doppelten Grösse bei nahezu gleichem Durchmesser an der Basis erscheinen sie nicht so spitz ausgezogen wie die *Sensilla chaetica*, sondern haben eher die Gestalt nahezu gleich weiter Chitinröhrchen. Beim ♂ erreichen sie eine Grösse von 0,12 mm, beim ♀ sind sie beträchtlich kleiner. Im Chitinpanzer sind sie gleichfalls beweglich eingelenkt. Zwischen ihnen stehen kleinere, etwas hellere Haare, die sich sonst genau so verhalten wie die grossen *Sensilla trichodea*.

Den Bau des Nervenapparats vermochte ich am besten bei *Fidonia* ♂ zu studiren. Fig. 5 stellt ihn dar. Zu einem jeden Haar gehört nur eine einzige Sinneszelle. Diese hat eine lang gestreckte Gestalt und enthält einen ziemlich grossen Kern. An diese Zelle tritt der dem Sinnesorgan zukommende Nerv heran, und die Zelle entsendet einen feinen Fortsatz, den Terminalstrang (VOM RATH), in das Haar. Die Sinneszelle tritt aus der sehr flachen Hypodermis heraus.

*Sensilla basiconica.* Die an 5 Gliedern der weiblichen Antenne von *Fidonia* vorhandenen, ebenständigen Sinneskegel sind 0,066 mm lange, in der Mitte ca. 0,007 mm dicke und aus dickem Chitin bestehende Gebilde, die an der Spitze abgerundet sind. In der Chitindecke sind sie beweglich eingelenkt.

Den nervösen Endapparat habe ich nicht verfolgen können.

Ich gehe nun zu den dünnwandigen Sinnesorganen über.

*Sensilla coeloconica.* In der Literatur werden an den Schmetterlingsfühlern zuerst von LESPÈS Gruben erwähnt; er beschreibt sie als mit einer Membran (tympañule) überspannte Gebilde. HAUSER untersuchte die Verhältnisse bei den Tagfaltern, besonders bei *Vanessa io*. Hier fand er auf jedem Glied des Fühlerkolbens meist einfache Gruben, deren Grund das von einem Chitinborstenkranz umgebene „Nervenstäbchen“ durchbricht. Bei allen übrigen Familien der Schmetterlinge ist es ihm nicht gelungen, Fühlergruben zu finden. Auch KRÄPELIN hat nur bei den Diurna, speciell bei *Vanessa urticae*, die in Rede stehenden Organe studiren können. RULAND entdeckte die Grubenkegel bei Spannern und Kleinschmetterlingen, und VOM RATH gelang es, das allgemeine Vorkommen dieser Gebilde bei den Lepidopteren nachzuweisen. NAGEL hat die VOM RATH'schen Angaben bestätigt. —

In den Figg. 4 und 25 habe ich verschiedene *Sensilla coeloconica* abgebildet. Ich rechne zu ihnen auch die bei *Psyche* vorkommenden Grubenhaare und die bei *Ino* sich findenden, in Fig. 24 abgebildeten Kegel, die beide im Princip genau so gebaut sind wie die den betreffenden Arten zukommenden echten *Sensilla coeloconica* und sich nur durch die Grösse von diesen unterscheiden.

Den Bau der *Sensilla coeloconica* vermag man am besten an Schnitten zu studiren. Was zunächst die Form der Gruben anbetrifft, so ist ihre Mündung enger als ihre Basis (Fig. 25). In die Chitinwand sind sie so eingelassen, dass der darin befindliche Kegel nach der Antennen- resp. Fiederspitze zu gerichtet ist. Dieser Kegel, der von einer äusserst dünnen Chitinmembran gebildet wird — so dünn bisweilen, dass sie kaum eine doppelte Grenzlinie erkennen lässt — sitzt einem kugligen Chitinbläschen oder Klöppel, wie es KRÄPELIN genannt hat, auf. Was seine Gestalt angeht, so ist er bald mehr haarförmig, zugespitzt (wie bei *Psyche*), bald ist er an seinem Ende abgerundet. NAGEL ist wohl der Erste gewesen, der überzeugend nachgewiesen hat, dass diese Kegel an der Spitze geschlossen sind, während die frühern Autoren eine Oeffnung als unerlässliche Be-

dingung für ein Geruchsorgan — und ein solches ist, wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, dieser Kegel — forderten. Ich kann mich den Ausführungen NAGEL's vollkommen anschliessen, da ich an meinen Schnitten selbst bei den stärksten Vergrösserungen keine Oeffnung erkennen konnte. Diese Thatsache gilt nicht nur für die Grubenkegel, sondern überhaupt für alle bekannten Sinnesorgane an den Fühlern der Insecten. Auch vom theoretischen Standpunkt aus hat NAGEL dieses Factum so eingehend beleuchtet, dass ich an dieser Stelle nicht näher darauf einzugehen brauche. — Zum Schutz gegen mechanische Insulte sind die Sensilla coeloconica bei *Fidonia* und *Orgyia* von einem Kranz solider Borsten umgeben (Fig. 6, 20), die nach der Grubenöffnung zu convergiren. Bei *Ino* bieten die über die ganze Fühleroberfläche verbreiteten Chitin Zacken den Sensillen, die sie an Länge beträchtlich überragen, hinreichend Schutz. Bei *Psyche* werden die kleinern Sensilla coeloconica durch den Grubenrand reichlich geschützt. Die aus der Grube hervorragenden Grubenhaare von *Psyche* und die in Fig. 24 abgebildeten Kegel von *Ino* entbehren dagegen mehr oder weniger des Schutzes, da es für ihre Function, wie ich im nächsten Abschnitt zeigen werde, eine unerlässliche Bedingung ist, dass sie möglichst mit der Luft in Berührung kommen.

Den Bau des zu den Sensilla coeloconica gehörenden nervösen Endapparats habe ich am besten bei *Fidonia* ♂ und *Ino* ♀ verfolgen können. In den Figg. 4 und 28 habe ich die Verhältnisse abgebildet. Bei *Fidonia* zweigt sich von dem das Fiederchen durchziehenden Hauptnerven ein zarter Strang ab, der zu einer allem Anschein nach zweizelligen Sinneszellengruppe führt. Dieser Verbindungsnerv ist bisweilen so kurz, dass die Sinneszellengruppe dem Hauptnerven anzuliegen scheint. Die Kerne der Sinneszellen zeichnen sich durch ausserordentliche Grösse und durch Chromatinreichthum aus und gleichen den Kernen der Hypodermis in auffallender Weise. Da die Hypodermis sehr niedrig ist, so liegt die Sinneszellengruppe ausserhalb derselben. Die von den Sinneszellen ausgehenden Nervenfasern legen sich zum Terminalstrang oder Axenfaden zusammen und führen zu den Sinneskegeln. Bis zur Mitte der Kegel vermochte ich den Strang deutlich zu verfolgen. — Bei *Ino pruni* liegen die Verhältnisse in so fern anders, als der vom Hauptnerven sich abzweigende Strang die Nerven Elemente für mehrere Sinnesorgane enthält. Wie Fig. 28 zeigt, geht er zunächst eine Reihe von Theilungen ein, und diese Theiläste erst treten an die Sinneszellengruppen heran. Letztere setzen sich aus mehr als zwei Zellen zusammen; die Kerne derselben unter-

scheiden sich deutlich in der in den Fig. 27 und 28 angegebenen Weise von den Hypodermiskernen. Da die Sinneszellengruppen direct unter den zugehörigen Organen liegen, so sind die Terminalstränge sehr kurz (bei Fig. 28 hat sich die Hypodermis mit den Sinneszellengruppen von dem Chitin abgelöst). Die Sinneszellen liegen, im Gegensatz zu *Fidonia*, mehr neben einander als hinter einander, so dass die Zellengruppen sehr niedrig sind.

Sensilla styloconica werden zuerst von LEYDIG erwähnt, der bei *Catocala* und *Acherontia* neben blassen, feinen Härchen noch eigenthümliche, stumpfe Kegel am Vorderrand der letzten Antennenglieder beschreibt. RULAND bestätigt diese Angaben; auch er hat an den von LEYDIG bezeichneten Stellen Kegel gefunden, und zwar bei Männchen und Weibchen aller Gruppen der Schmetterlinge mit Ausnahme der Tagfalter. Nach NAGEL zeigen die Endzapfen, wie er diese Organe nennt, hochgradige Unbeständigkeit der Form, die durch auf die mannigfachste Weise ausgebildete Schutzzacken bedingt ist. Er hat sie, mit Ausnahme der Tagfalter, an den Enden der Fühlerglieder „aller“ Schmetterlinge gefunden.

Was zunächst das Vorkommen der Sensilla styloconica betrifft, so muss ich bemerken, dass sie auch bei den Abend- und Nachtschmetterlingen nicht so allgemein verbreitet sind, wie es NAGEL anzunehmen scheint. So fehlen sie unter den von mir untersuchten Arten vollkommen bei *Ino* und *Psyche*; und auch bei *Euprepia aulica*, einem Spinner, den ich auf diese Verhältnisse hin untersuchen konnte, zeig sie dies.

Was den Bau der Sensilla styloconica betrifft, so präsentiren sie sich als 0,0035 mm lange Kegelchen, die auf 0,024—0,028 mm langen Zapfen sitzen (Fig. 10). Die Oberfläche dieser Zapfen ist genau so gestaltet wie die der übrigen Antenne. Alle frühern Autoren, denen die Gebilde bekannt waren, haben die Zapfen selbst für Sinnesorgane gehalten. In Folge der geringen Grösse der Kegelchen ist es auch leicht erklärlich, dass sie übersehen worden sind. Erst NAGEL hat gezeigt, dass die Zapfen weiter nichts als hohle Auswüchse der Fühlerglieder sind, auf denen nun erst die eigentlichen percipirenden Organe in Gestalt von kleinen Kegeln sitzen. Die Zapfen selbst dienen also nur als Hilfsorgane, indem sie die Sinnesorgane möglichst über die Oberfläche der Antennen erheben. Hierdurch wird die physiologische Leistungsfähigkeit, wie ich im nächsten Abschnitt zeigen werde, bedeutend erhöht. — Schutzzacken, die NAGEL beobachtet hat, sind an den Sensilla styloconica von *Fidonia* und *Orgyia* nicht ausgebildet.

Sie sind hier den Kegelchen auch vollkommen entbehrlich, da letztere schon durch die neben den Zapfen stehenden Borsten (Fig. 18) hinreichend gegen mechanische Eingriffe geschützt sind.

Den zu den *Sensilla styloconica* gehörenden nervösen Endapparat habe ich nicht untersuchen können, da ich auch durch diese Organe keine günstigen Schnitte erhalten habe.

### III. Die physiologische Function der Hautsinnesorgane der untersuchten Schmetterlinge.

Nachdem ich in den beiden vorhergehenden Abschnitten die Vertheilung der Sinnesorgane auf die Geschlechter, ihre Topographie und ihren anatomischen Bau erörtert habe, komme ich nunmehr zur Deutung ihrer physiologischen Function. Wie schon erwähnt, sollen dabei die eben erwähnten Thatsachen die Grundlage bilden. Ich beginne meine Betrachtungen mit den

*Sensilla coeloconica*, den Grubenkegeln. Mit Ausnahme von LESPÈS, der sie für Hörorgane hält, haben alle spätern Autoren, wie HAUSER, KRÄPELIN, RULAND, VOM RATH und NAGEL, die *Sensilla coeloconica* als Geruchsorgane angesprochen. Auch ich muss mich dieser Ansicht anschliessen. Prüfe ich zunächst, ob sich diese Annahme mit dem anatomischen Bau der Organe vereinbaren lässt!

Wie aus dem vorigen Abschnitt hervorgeht, wird der Kegel von einer ausserordentlich dünnen, vollkommen geschlossenen Chitinmembran gebildet. Eine Anzahl der Autoren hat nun zwar geltend gemacht, dass selbst durch eine solche dünne Membran hindurch die Perception chemischer Reize nicht stattfinden könne; um aber dennoch eine Aufnahme solcher Reize durch die Kegel sich vollziehen zu lassen, nahmen sie an, dass dieselben an der Spitze durchbohrt seien. Nun hat aber, wie schon erwähnt, NAGEL nachgewiesen, dass eine Oeffnung sicherlich nicht vorhanden ist; und dennoch halte ich — mit NAGEL — die Perception von Riechreizen durch die Membran hindurch nicht für ausgeschlossen. Findet sich doch im organischen Reiche eine ganze Reihe von Fällen, welche zeigen, dass Gasmoleküle durch Membranen hindurch diffundiren können; ich erinnere nur an die Vorgänge bei der Kohlenstoffassimilation der Pflanzen und an den Gasaustausch durch die Zellmembranen der Lungenbläschen in den Lungen der luftathmenden Wirbelthiere. Diese Beispiele zeigen aufs deutlichste, dass der Annahme vom anatomischen Standpunkt aus durchaus nichts im Wege steht, daß die Moleküle des gasförmigen Riechstoffes durch die dünne Chitinmembran der *Sensilla coeloconica* hindurch dringen können.

Wie verhält sich nun die Vertheilung der Sinnesorgane auf die Geschlechter zu meiner Annahme? — Da die Ausbildung der Sinnesorgane eines Thieres in inniger Beziehung zu dessen Lebensweise steht, so muss ich zunächst auf diese eingehen.

Die Lebensweise aller Organismen wird von zwei maassgebenden Factoren beeinflusst; der eine ist das Streben nach der Erhaltung des Individuums, der andere das Streben nach der Erhaltung der Art. Der erste Factor spielt bei den meisten Schmetterlingen eine sehr geringe Rolle, da sie in der Regel schon bald nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe zur Fortpflanzung schreiten, nach der sie dann sehr bald zu Grund gehen. In Folge dessen ist die Imago nur als das kurze, der Fortpflanzung dienende Stadium im langen Entwicklungszyclus der Lepidopteren anzusehen. Im Zusammenhang mit der kurzen Lebensdauer der Imagines müssen aber um so zahlreicher und besser Sinnesorgane ausgebildet sein, die die Geschlechter zusammenführen und eine Fortpflanzung ermöglichen, soll anders die Erhaltung der Art nicht in Frage gestellt werden. Dass in dieser Hinsicht der Geruchssinn eine hervorragende Rolle spielt, ist eine längst bekannte und durch zahlreiche Beispiele gestützte Thatsache. Weiter ist festgestellt, und zwar durch Experimente, dass der Geruchssinn in den Antennen localisirt ist. Von den 5 Organformen kommen nur die Sensilla coeloconica und die Sensilla styloconica in Betracht, denn nur der anatomische Bau dieser Sensillen entspricht den Anforderungen, die für ein Geruchsorgan nothwendig sind. Welcher von diesen beiden Organformen bei der Auffindung der beiden Geschlechter die Hauptrolle zufällt, entscheidet die Lebensweise der Thiere; denn es ist sicher, dass die Geruchsorgane bei den Männchen derjenigen Schmetterlingsarten am besten entwickelt sein müssen, deren Weibchen träge sind und versteckt sitzen. Wie verhalten sich nun in dieser Hinsicht die Geschlechter der von mir untersuchten Arten?

Die Weibchen von *Psyche* stehen auf einer sehr niedrigen Stufe der Ausbildung; sie sind madenförmig und verlassen nie die Puppenhülle, in der sie entstanden sind. Das geflügelte und äusserst lebhaftes Männchen muss in Folge dessen das still in seinem Sacke sitzende Weibchen aufsuchen und innerhalb desselben begatten.

Ganz ähnlich ist das Verfahren bei *Orgyia*. Die Weibchen haben verkümmerte Flügel und sind durch Ausbildung eines starken Eierstocks so schwerfällig, dass sie nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe das dieselbe umhüllende Gespinst nie verlassen. Sie müssen daher gleichfalls von den geflügelten Männchen aufgesucht werden, von

denen sie innerhalb des Gespinstes oder auf demselben sitzend begattet werden.

Bei *Fidonia* sind die Unterschiede in der Lebensweise von Männchen und Weibchen schon geringer. Beide Geschlechter haben gut ausgebildete Flügel; doch macht das Weibchen nur wenig Gebrauch davon, indem es sich nur in kleinem Umkreise von seinem Entstehungsort bewegt<sup>1)</sup>. Das Männchen dagegen schwärmt nach Art mancher Spinner zum Aufsuchen des Weichens wirr umher.

Bei *Ino* sind die Unterschiede in der Lebensweise der beiden Geschlechter äusserst gering. Sie sitzen gesellig auf Blumen und fliegen trotz der gut ausgebildeten Flügel nur wenig und ungerne.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass die Lebensweise von *Psyche* der Vereinigung der Geschlechter grössere Schwierigkeiten entgegengesetzt als die von *Ino pruni*, und dass in Folge dessen *Psyche* eines besser ausgebildeten Geruchsorgans bedarf als *Ino*, während *Orgyia* und *Fidonia* zwischen beiden stehen. Es müssen also diejenigen antennalen Hautsinnesorgane Geruchsorgane sein, die einerseits die geringsten sexuellen Unterschiede aufweisen bei *Ino* und die grössten bei *Psyche*, die andererseits aber auch am besten bei *Psyche* und am geringsten bei *Ino* ausgebildet sind. Durchblicke ich zu diesem Zweck den 1. Abschnitt dieser Betrachtung und insbesondere die Tabelle auf S. 585, so zeigt sich, dass die *Sensilla coeloconica* bei der Zusammenführung thätig, d. h. Geruchsorgane sein müssen, denn diese allein entsprechen den Bedingungen, die nicht nur der anatomische Bau, sondern auch die Lebensweise der Thiere an ein solches stellen.

*Sensilla styloconica*. Alle Autoren, denen diese Organe bekannt waren, haben sie für Geruchsorgane gehalten. Meine Untersuchungen haben mich zu derselben Ansicht geführt.

Was zunächst den Bau der *Sensilla styloconica*, die aus einer zarten Chitinmembran gebildet sind, betrifft, so deutet derselbe, wie schon erwähnt, auf eine Perception chemischer Reize hin. Ihre gegen mechanische Eingriffe geschützte Lage an der Antenne schliesst ja auch jede andere Function von vorn herein aus.

Wie aus der Tabelle auf S. 585 hervorgeht, sind besagte Organe bei den äusserst lebhaften Männchen und bei den zugehörigen, wenn

1) Diese Angabe der Autoren stimmt mit meinen Erfahrungen überein; unter ca. 60 von mir eingefangenen Exemplaren befand sich nur 1 Weibchen.

auch fast unbeweglichen Weibchen in nahezu gleicher Weise entwickelt. Hieraus erhellt, dass die Sensilla styloconica für beide Geschlechter von nahezu gleicher Bedeutung sind und dass ihre Ausbildung nicht allein ein Product der geschlechtlichen Zuchtwahl sein kann, sondern dass hier vor allem die natürliche Zuchtwahl eine Rolle spielt. Es ist ja leicht begreiflich, dass den Schmetterlingen eine Kenntniss von der chemischen Beschaffenheit ihrer Umgebung oder ihrer Nahrung — so fern sie solche zu sich nehmen — von grosser Wichtigkeit ist<sup>1)</sup>. Diese Aufgabe fällt den Sensilla styloconica zu. Dass die Sensilla coeloconica, die in dieser Hinsicht noch in Betracht kommen könnten, besagte Function nicht auszuüben vermögen, ist bereits von NAGEL in eingehender Weise erörtert worden. Er hat gezeigt, dass nur beim fliegenden Thiere die in den Gruben verborgenen Kegel in Thätigkeit treten können, da nur durch die Bewegung der Thiere ein ausgiebiger Luftstrom an den Organen vorüber geführt wird. Dass in der That die Sensilla coeloconica eine solche Function nicht haben können und dass sich thatsächlich die Sensilla coeloconica und die Sensilla styloconica in der angegebenen Weise in die Riechfunction theilen, geht schon daraus hervor, dass bei denjenigen Schmetterlingsarten, denen die Sensilla styloconica fehlen, die Sensilla coeloconica die den Sensilla styloconica zufallende Function mit übernommen haben, indem sich ein Theil derselben um ein Beträchtliches verlängert hat, wodurch auch dem sitzenden Thier eine hinreichende Berührung der Sinnesorgane mit den in der Luft suspendirten Riechstoffpartikelchen gewährleistet wird. — Auch die geschlechtliche Zuchtwahl mag für die Ausbildung der Sensilla styloconica von hoher Bedeutung sein. Dass ein Männchen, z. B. von *Orgyia*, auf der Suche nach einem Weibchen, das seinen Riechstoff nach allen Richtungen aussendet, direct bis zu demselben fliegt, ist nicht gut denkbar. Es ist vielmehr anzunehmen, dass es sich niedersetzt, sobald es in die Riechstoffsphäre gekommen ist, und sich dann nach und nach dem Ausstrahlungspunkt nähert. Dasjenige Männchen wird nun zur Begattung und somit zur Vererbung seiner gut entwickelten Sensilla styloconica kommen, welches dieselben eben am besten ausgebildet hat.

*Sensilla trichodea.* Der anatomische Bau der Sensilla trichodea deutet mit Sicherheit auf eine mechanische Function hin. Berührungssreize von festen Körpern kommen aber nur in so fern in Be-

1) Bei der Eiablage wird von den Weibchen die Nahrungspflanze der Raupe wahrscheinlich meist auch durch den Geruch erkannt.

tracht, als es sich um zufällige Berührungen handelt, da die Schmetterlinge mit den Antennen keine Bewegungen ausführen. Welcher Art sind dann nun jene mechanischen Reize?

Schon NAGEL hat auf die Möglichkeit hingewiesen, dass gewisse Haare an den Antennen als Druckpunkte dienen, durch die das Thier eine Empfindung von der Bewegungsgrösse der Luft oder seiner selbst gewinnt. Dies gilt sicherlich für die Sensilla trichodea der Lepidopterenantennen. NAGEL scheint dieselben jedoch nicht im Sinn gehabt zu haben, da er an einer andern Stelle ausführt: „Die Bedeutung der Fühlhaare an manchen Stellen, wo sie sehr gross und zahlreich sind, ist noch unklar, so an den Fühlern der Sphingiden“ etc. Weiter bringen sie wohl den Thieren auch eine Empfindung von der Nähe von Gegenständen bei, indem sie ähnlich wirken wie gewisse Organe bei den Fledermäusen; man denke nur daran, mit welcher Geschwindigkeit manche Schmetterlinge zwischen Zweigen und Aesten umherfliegen, ohne sich zu verletzen! GUENTHER hat zwar gewisse Sinneschuppen für diese Function in Anspruch genommen; es wäre aber immerhin möglich, dass auch den in Rede stehenden Sensillen diese Function zukommt. — So viel ist sicher, dass die Ausbildung der Sensilla trichodea in Correlation mit der Bewegungsfähigkeit der Thiere steht, und zwar in der Weise, dass die am schnellsten fliegenden Thiere die am besten entwickelten Sensilla trichodea besitzen. So sind dieselben unter den von mir untersuchten Arten am besten ausgebildet bei den äusserst lebhaften, in unstemem Flug umher schwirrenden Männchen von *Fidonia*, *Orgyia* und *Psyche*, bei den zugehörigen trägen Weibchen und bei beiden Geschlechtern der fast nie fliegenden *Ino* dagegen sind sie klein und spärlich.

Die Vertheilung besagter Organe auf die Geschlechter und ihre Ausbildung macht also die ihnen vindicirte Function höchst wahrscheinlich.

*Sensilla chaetica*. Der Bau der Sensilla chaetica spricht gleichfalls für eine mechanische Function. Ihre exponirte Lage an den Antennen macht es höchst wahrscheinlich, dass sie Berührungsreize von festen Körpern percipiren. Doch kann es sich auch hier nur um zufällige Berührungen handeln, da, wie schon erwähnt, ein Tasten mit den Antennen nicht stattfindet. Organe zur Perception solcher Eindrücke sind ja auch unbedingt nothwendig; würden sie die Thiere nicht auf gewisse Gegenstände aufmerksam machen, so würden die zarter gebauten Organe, wie z. B. die Sensilla styloconica, die ja durch solche Borsten geschützt werden, grossen Gefahren ausgesetzt sein. Die Vertheilung genannter Organe auf beide Geschlechter spricht nicht gegen eine solche Auffassung.

*Sensilla basiconica*. Wozu die an den Antennen der *Fidonia*-Weibchen vorhandenen, nur an wenigen Gliedern auf der ventralen Fläche sich befindenden *Sensilla basiconica* dienen, vermag ich nicht anzugeben. So viel ist sicher, dass sie, wie aus dem anatomischen Bau der Organe hervorgeht, nur mechanische Reize percipiren können.

### Hymenoptera.

Die Hautsinnesorgane der Hymenopteren sind schon oft zum Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gemacht worden. Jedoch gehen die Ansichten der Autoren, von denen besonders LEYDIG, H. MÜLLER, HAUSER, KRÄPELIN, RULAND, VOM RATH und NAGEL zu verzeichnen sind, über ihre Function zum Theil noch immer recht aus einander. Es hat dies seine Ursache einerseits in der grossen Mannigfaltigkeit der Organe, andererseits aber sind auch unsere Kenntnisse von der Biologie der Hymenopteren noch so lückenhaft, dass bei Bestimmung der Function der Sensillen ihr anatomischer Bau maassgebend sein musste. Im Gegensatz zum vorigen Capitel habe ich daher bei den Sinnesorganen der Bienen und Wespen das Hauptgewicht auf die Resultate der histologischen Untersuchungen gelegt, während ich die biologischen Momente nur dann herbeigezogen habe, wenn sie eine befriedigende Erklärung für den Dimorphismus geben.

#### I. Die sexuellen Unterschiede im Bau der Antennen.

Die geschlechtlichen Unterschiede im Bau der Antennen sind bei den Hymenopterenarten, die mir zur Verfügung standen, theils nur quantitativer, theils auch qualitativer Natur. Letzteres gilt für die Gruppe der Apiden, in welcher die beiden Geschlechter nicht nur Unterschiede in der Zahl der Organe, sondern auch zum Theil verschiedenartige Sensillen aufweisen. Weibchen und Arbeiterinnen der socialen Formen zeigen keine auffallenden Verschiedenheiten; sie stimmen vielmehr, so weit ich es verfolgen konnte, abgesehen von kleinen individuellen Abweichungen, vollkommen überein, wie ein Blick auf vorstehende Fig. A lehrt.

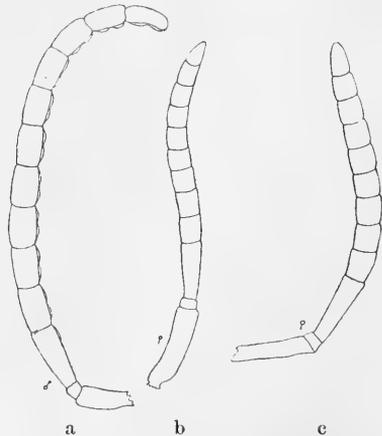


Fig. A. Antennen von *Vespa crabro*. 5 : 1. a vom Männchen, b von der Arbeiterin, c vom Weibchen.

Die sexuellen Unterschiede sind bei den untersuchten Species so übereinstimmend, dass es überflüssig ist, die Verhältnisse bei den einzelnen Arten gesondert zu betrachten. Ich werde daher die Unterschiede für alle Formen zunächst gemeinsam behandeln und dann eine Tabelle anfügen, in welche die Angaben für die einzelnen Arten eingetragen werden sollen.

Schon H. MÜLLER hat die geschlechtlichen Unterschiede bei den Apiden untersucht und die Resultate in seiner „Anwendung der DARWIN'schen Lehre auf Bienen“ niedergelegt. Während sich aber seine Ansicht über die mikroskopischen Unterschiede mit der allmählichen Erkenntniss des feinern Baues der Antennen geändert hat, haben die von ihm aufgestellten makroskopischen Unterschiede bis auf den heutigen Tag ihre Gültigkeit behalten. Ich citire daher die betreffende Stelle MÜLLER's mit dem Bemerken, dass sie auch auf die Vespiden Anwendung findet. Er sagt: „1) Die Fühler der Männchen bestehen aus 13<sup>1)</sup>, die der Weibchen nur aus 12 Gliedern; 2) das erste Fühlerglied des Männchens ist ziemlich kurz und legt sich mit den folgenden in eine ununterbrochene krumme Linie; dagegen ist das erste Fühlerglied der Weibchen verlängert (bildet einen Schaft), und die folgenden stellen sich unter einem spitzen Winkel gegen dasselbe, bilden eine Geissel; . . . . 3) Die Fühlergeissel der Männchen ist in der Regel erheblich länger als die der Weibchen; ihre einzelnen Glieder sind in der Regel auf der Vorderseite bauchig erweitert und dadurch weit schärfer von einander abgesetzt als bei den Weibchen“.

Von Sinnesorganen finden sich an den Hymenopterenfühlern:

Sensilla placodea, Porenplatten (KRÄPELIN), Membrancanäle (VOM RATH).

Sensilla trichodea (varia), (verschiedene) haarartige Gebilde.

Sensilla basiconica, Kegel, Kolben.

Sensilla coeloconica, Grubenkegel, Champagnerpfropfgane.

Sensilla ampullacea<sup>2)</sup>, FOREL'sche Flaschen.

Beachten wir nun die Vertheilung dieser Organe bei den beiden Geschlechtern der untersuchten Arten:

Vespiden: *Vespa crabro* L.;

Solitäre Apiden: *Prosopis bifasciatus* FBR., *Sphecodes gibbus*

1) Dies gilt insbesondere auch für die Männchen von *Apis mellifica*, bei denen MÜLLER nur 12 Glieder fand.

2) Stämme: *πλακώδης* plattenartig; ampullaceus flaschenartig. In Bezug auf die andern Namen vgl. S. 578.

LTR., *Panurgus bancsianus* LTR., *Dasypoda plumipes* LTR., *Saropoda bimaculata* LTR., *Osmia adunca* LTR., *Osmia rufa* LTR.;

Sociale Apiden: *Bombus* sp. var., *Apis mellifica* L.

Sensilla placodea finden sich sowohl bei den Apiden wie auch bei den Vespiden in beiden Geschlechtern. Bei den Vespiden und bei den solitären Apiden sind sie im männlichen Geschlecht nur wenig zahlreicher als im weiblichen entwickelt; sie finden sich bei diesen Arten nur auf der dorsalen Seite der Fühler und nehmen in der Regel an der weiblichen Antenne 1—2 Glieder weniger ein als an der männlichen.

Von den socialen Apiden schliesst sich *Bombus* in Bezug auf die Sensilla placodea eng an die solitären an. Bei *Apis mellifica* hingegen

Fig. B.

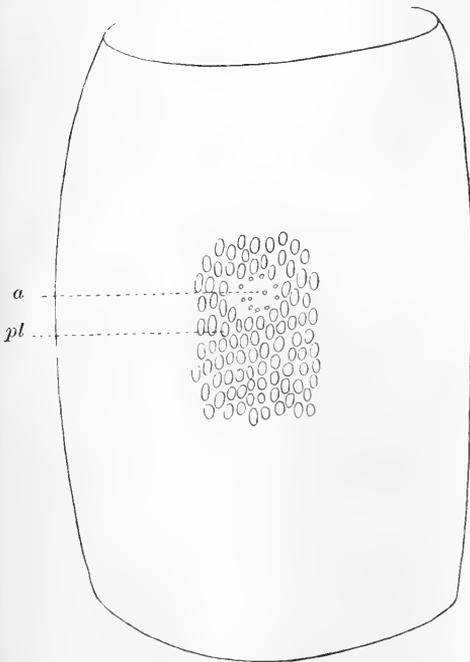


Fig. C.

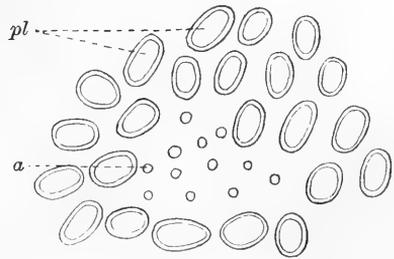


Fig. D.

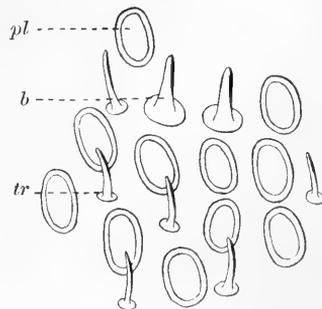


Fig. B. Glied der männlichen Antenne von *Apis mellifica*. 150 : 1. *pl* Sensilla placodea; *a* Mündungen der Sensilla ampullacea. Das Glied ist ringsum mit Sensilla placodea bedeckt, wie es in der Figur nur für ein kleines Stück angegeben ist.

Fig. C. Ein Stückchen Fühleroberfläche von *Apis mellifica* ♂. 600 : 1. *pl* Sensilla placodea; *a* Sensilla ampullacea.

Fig. D. Ein Stückchen Fühleroberfläche von *Apis mellifica* ♀ (resp. ♀). 600 : 1. *pl* Sensilla placodea; *b* Sensilla basiconica; *tr* Sensilla trichodea.

erreichen die in Rede stehenden Sensillen im männlichen Geschlecht eine so starke Ausbildung, dass die Fühlerglieder in ihrem ganzen Umfang mit ihnen besetzt sind. Eine Schätzung der Organe ergab für die beiden Antennen des Männchens ca. 31 000, für beide Antennen des Weibchens ca. 4000; doch sind die Organe bei diesem grösser als bei jenem<sup>1)</sup>.

*Sensilla basiconica*. Der sexuelle Unterschied in Bezug auf die *Sensilla basiconica* ist bei den untersuchten Arten sehr deutlich ausgesprochen. Bei den Männchen der Apiden habe ich die besagten Organe nie gefunden. Bei den Weibchen dagegen scheinen sie durchweg ausgebildet zu sein. Besonders schön sind sie bei *Apis* (♀ und ♂) und *Panurgus* (♀) ausgeprägt; bei einigen andern Arten dagegen sind sie so wenig entwickelt, dass sie nur schwer von den *Sensilla trichodea* zu unterscheiden sind. In der Regel stehen sie an den distalen Enden der Glieder auf der vom Körper abgewandten, also dorsalen Seite der Antennen. Bei den Vespiden sind die *Sensilla basiconica* in beiden Geschlechtern vorhanden; doch sind sie im weiblichen Geschlecht bedeutend zahlreicher entwickelt als im männlichen.

Die *Sensilla trichodea* sind bei den solitären Apiden und den Vespiden in beiden Geschlechtern so zahlreich entwickelt, dass es unmöglich ist, zu entscheiden, welchem Geschlecht die grössere Zahl zukommt. Bei *Apis mellifica* ♂ dagegen entbehren die Antennen der *Sensilla trichodea* fast ganz, wohingegen sie wiederum bei den Weibchen gut ausgebildet sind (Fig. C u. D).

Die *Sensilla coeloconica* zeigen in ihrer Zahl keine auffallenden Verschiedenheiten bei beiden Geschlechtern; bei den Männchen scheinen sie etwas zahlreicher zu sein. Ihre Kleinheit und besonders der Umstand, dass ich von den Fühlern der solitären Apiden keine Schnitte besass, setzten dem Auffinden genannter Organe grosse Schwierigkeiten entgegen.

Für die *Sensilla ampullacea* gilt dasselbe wie für die *Sensilla coeloconica*. Hinzufügen muss ich noch, dass sie bei den Männchen zu Bündeln vereint liegen, während dies bei den Weibchen nicht so deutlich zu erkennen ist. Fig. B zeigt die Mündungen der vereint

1) Die Zahlen sind auf folgende Weise zu Stande gekommen:

$$\begin{array}{r}
 67 \text{ (Organe in einer Querreihe)} \times 26 \text{ (Organe in einer Längsreihe)} \\
 \quad \times 9 \text{ (Zahl der Glieder)} \times 2 \text{ (Antennen)} = 31\,356 \\
 19 \text{ (Organe in einer Querreihe)} \times 12 \text{ (Organe in einer Längsreihe)} \\
 \quad \times 8 \text{ (Zahl der Glieder)} \times 2 \text{ (Antennen)} = 3648.
 \end{array}$$

liegenden Sensilla ampullacea der Drohnen. In der Ausbildung dieser Organe zeigen die einzelnen Arten kleine Abweichungen.

Fassen wir die besprochenen Unterschiede der Geschlechter übersichtlich zusammen, so ergibt sich folgende Tabelle<sup>1)</sup>:

	<i>Vespa</i>		solit. Apiden		<i>Apis</i>	
	♂	♀ (♀)	♂	♀	♂	♀ (♀)
S. placodea	zahlreich	w. zahlr.	zahlreich	w. zahlr.	sehr zahlr.	w. zahlr.
S. basiconica	w. zahlr.	zahlreich	0	zahlreich	0	zahlreich
S. coeloconica	mässig	> mässig	mässig	> mässig	mässig	> mässig
S. ampullacea	"	>	"	>	"	>
S. trichodea	zahlreich	zahlreich	zahlreich	zahlreich	fast 0	zahlreich

## II. Der Bau der Hautsinnesorgane.

Sensilla basiconica werden in der Literatur zuerst von LEYDIG erwähnt; dieser beschreibt bei *Vespa gallica* „neben schmälern stäbchenförmigen“ Gebilden „kegelförmige Körper, die ein gewisses, helleres und weiches Ende haben“. Bei Hummeln, Bienen und Ameisen fand er dasselbe. HAUSER berichtet eingehend über die Kegel bei *Vespa crabro*, an deren Spitze er eine Oeffnung zu sehen glaubt. Alle folgenden Autoren, wie KRÄPELIN, SCHIEMENZ, SAZEPIN, VOM RATH, RULAND und NAGEL, bestätigen das Vorkommen von Kegeln bei einer Reihe von Hymenopteren.

Die Sensilla basiconica unterscheiden sich von den ebenso genannten Organen von *Fidonia* ♀ durch die Beschaffenheit der Chitinmembran, die bei den Hymenopteren, besonders an der Spitze der Organe, äusserst zart ist. Sie gleichen in ihrem Bau vollkommen den Sensilla coeloconica der Lepidopteren, von denen sie sich nur durch ihre flächenständige Lage unterscheiden. Es ist in Folge dessen nicht nöthig, an dieser Stelle näher auf den Bau einzugehen. Hervorheben will ich jedoch, dass auch hier freie Nervenendigungen nicht vorhanden sind (ebenso wenig wie bei den Lepidopteren). FOREL und NAGEL sind wohl die einzigen Autoren, die sich in Bezug auf die Kegel der Hymenopteren entschieden gegen eine Oeffnung an der Spitze aussprechen. Die Kegel von *Vespa crabro* scheinen bei flüchtiger Betrachtung die gegentheilige Ansicht zu unterstützen. Bei starker Vergrösserung zeigt sich jedoch, dass auch diese Sensillen an der Spitze durch eine zarte Chitinmembran verschlossen sind, so zart allerdings,

1) Die Abkürzung w. bedeutet weniger. Das Zeichen > zeigt an, dass die Sinnesorgane beim Männchen immerhin zahlreicher sind als beim Weibchen.

dass sie dem an und für sich robusten Kegel gegenüber schwer zu sehen ist (Fig. 30, 37).

Meine Befunde betreffend den Bau des nervösen Endapparats stimmen mit den Beschreibungen von KRÄPELIN, VOM RATH und NAGEL im Wesentlichen überein. *Vespa crabro* zeigte mir die Verhältnisse am Klarsten (Fig. 30). Der dem Sinnesorgan zukommende Nerv vertheilt sich hier an eine ausserhalb der Hypodermis gelegene Sinneszellengruppe, die den Terminalstrang nach dem Kegel entsendet. An meinen Präparaten zeigte sich dieser Terminalstrang nicht in der von RULAND angegebenen Weise scharf abgesetzt, sondern er verjüngt sich ganz allmählich. Er ist von Hypodermiszellen umgeben, deren Kerne ausserhalb des Porencanals liegen. Erwähnen möchte ich noch, dass der Terminalstrang, kurz bevor er in den Kegel eintritt, eine Structur aufweist, die an die von HAUSER beschriebenen Stäbchenkränze erinnert. Ich halte diese Structur, die übrigens von den spätern Autoren nicht gefunden worden ist, nicht für besondere dem Terminalstrang anliegende Gebilde, sondern nur für die an dieser Stelle etwas aus einander weichenden Nervenfasern.

Sensilla placodea. Was den anatomischen Bau der von KRÄPELIN als Porenplatten bezeichneten Integumentalgebilde angeht, so haben die verschiedenen Autoren, die diese Organe untersucht haben, recht verschiedene Ansichten geäussert. ERICHSON berichtet über „pori“, die an der Innenseite mit einer feinen Haut überspannt sind. LEYDIG unterscheidet „gewöhnliche Gruben“ bei Bienen und Wespen und spaltförmige, in der Tiefe in runde Oeffnungen übergehende Gruben bei Schlupfwespen. HERMANN MÜLLER schildert bei den Apiden „borstenlose Gruben“, die er den Gruben der Lamellicornier homologisirt. HAUSER hat bei Hymenopteren Gruben gefunden, die von einer mit einem Loch versehenen Membran überspannt sind, unter der ein Nervenende frei gelegen sei. Neben diesem liege eine Zelle, die die Membran zu bilden scheine. KRÄPELIN hat vor allem gefunden, dass die Membranen keine Oeffnungen besitzen. Ueber die Natur der Platte ist er sich nicht klar geworden; er ist geneigt, sie für umgebildete Nervensubstanz zu halten, da chemische Sinnesperception durch solch eine dicke Membran nicht gut denkbar sei. RULAND hat unter der Verschlussmembran einen Hohlraum gefunden. NAGEL führt diesen Befund auf Schrumpfung zurück und bestätigt im Wesentlichen die KRÄPELIN'schen Angaben.

Meine an Apiden und Vespiden angestellten Untersuchungen haben zu einem Resultat geführt, das hinsichtlich des Baues der chitinösen

Gebilde im Wesentlichen mit den Befunden der letzt genannten Autoren übereinstimmt, in Bezug auf die histologischen Verhältnisse aber an die HAUSER'sche Darstellung erinnert.

In den Figg. 30, 35 und 36 habe ich die Sensilla placodea von *Apis* und *Vespa* nach Längsschnitten dargestellt. Mit wenig Worten gesagt, charakterisiren sie sich als mehr oder weniger dicke Platten, die durch eine ringförmige, dünne Membran allseitig mit der Fühlerdecke fest verbunden sind. Im Besondern gestalten sich die Verhältnisse bei *Vespa crabro* folgendermaassen: Die Sensilla placodea der Vespiden sind nicht direct mit der allgemeinen Chitindecke der Antennen verbunden, sie sind vielmehr in einen Chitinring eingespannt, der sich aus einer Grube erhebt. Fig. 32 zeigt dies im Querschnitt. Der ganze Apparat lässt sich daher am besten mit einem niedrigen, im gleichen Niveau mit der Fühleroberfläche abschliessenden, an der Spitze abgeplatteten Grubenkegel vergleichen, dessen in die Längsrichtung des Fühlers fallender Durchmesser sich um das Mehrfache verlängert hat. — Bei den Apiden ist die Platte direct mit der Fühlerdecke verbunden, mit deren Oberfläche sie in gleichem Niveau liegt. Entsprechend der Form des Porenkanals nehmen die Sensilla placodea eine ovale Gestalt an. Bei den verschiedenen Gattungen der Apiden zeigt der Bau der genannten Organe kleine Abweichungen. In ihrer einfachsten Form präsentiren sie sich bei *Apis* (Fig. 35, 36 u. Fig. C u. D); hier ist die relativ dicke Platte durch einen zarten Chitinring mit der Chitinwandung des Fühlers verbunden; bei *Bombus* gestalten sich die Verhältnisse in so fern complicirter, als der dünne Chitinring — wie KRÄPELIN gezeigt hat — durch Einschaltung eines dickern Ringes in zwei zerlegt wird.

Für eine richtige Deutung der Function genannter Sinnesorgane ist eine genaue Kenntniss des nervösen Endapparats von grosser Wichtigkeit. Meine Befunde stehen besonders mit denen von RULAND in starkem Widerspruch. — Die die Fühler durchziehenden Hauptnervenstränge geben kleine Aeste an die Sinneszellengruppen ab; diese sind, entsprechend der Zahl der Sensilla placodea, so zahlreich ausgebildet und liegen so dicht gedrängt, dass man bisweilen kaum entscheiden kann, zu welchem Sinnesorgan irgend eine Ganglienzellengruppe gehört. Eine jede dieser Gruppen entsendet einen Terminalstrang nach einer Porenplatte, mit der er in Verbindung tritt. Dies zeigte sich mir am klarsten an den Präparaten von *Vespa crabro* (Fig. 30), wohingegen die Verhältnisse bei *Apis* allem Anschein nach durch Schrumpfung entstellt zu sein schienen (Fig. 35, 36). RULAND hat gerade bei *Vespa*

*crabro* den Porencanal unterhalb der Verschlussplatte leer gefunden. Da sich meine Präparate wie geschildert verhielten, so dürfte der Hohlraum an den RULAND'schen durch Schrumpfung entstanden sein, worauf übrigens schon NAGEL aufmerksam gemacht hat. — Im Porencanal wird der Terminalstrang von Hypodermiszellen umgeben, unter denen eine einzelne besonders auffällt. Sie liegt auf der distalen Seite im Porencanal (Fig. 30, 35 *mz*) und ragt bei *Apis* aus demselben heraus. Sie zeichnet sich durch ein feinkörniges Plasma aus und besitzt einen äusserst chromatinreichen Kern, dessen Lage in den Figuren angegeben ist<sup>1)</sup>. Schon HAUSER hat eine „höchst merkwürdig gestaltete Zelle“ erwähnt, deren Lage vollkommen mit der in Rede stehenden Zelle übereinstimmt. Er nennt sie „membranbildende Zelle“, da es „in der That scheint, als ob sie eine die Spaltöffnung schliessende Membran erzeugt“. Von den folgenden Autoren ist diese Zelle entweder überhaupt nicht wieder erwähnt worden, oder man hat ihre Anwesenheit in Abrede gestellt, wie es SCHIEMENZ gethan hat. Ich vermag mich der HAUSER'schen Ansicht, dass besagte Zelle die Membran ausscheidet, vollkommen anzuschliessen. Durch Combination der Befunde an den Puppen von *Apis* (Fig. 35, 36) und an den ausgebildeten Individuen von *Vespa* (Fig. 30) lassen sich die Veränderungen im Porencanal der Sensilla placodea folgendermaassen darstellen: Nachdem die Platte von der erwähnten Zelle ausgeschieden ist, wächst der Terminalstrang zwischen die im Porencanal gelegenen Hypodermiszellen hinein und tritt mit der Membran in Verbindung, und zwar Anfangs nur an einer Stelle. Indem er sich dann allmählich an die Platte in ihrer ganzen Ausdehnung anlegt, drängt er die membranbildende Zelle, die in den Figg. 35, 36 — wenn ich von der Schrumpfung absehe — noch vollkommen mit der Platte verwachsen ist, immer mehr zurück, bis sie nur noch die in Fig. 30 dargestellte Ausdehnung einnimmt.

*Sensilla coeloconica*. Unter den Hymenopteren sind Grubenkegel zuerst bei den Ameisen bekannt geworden. Im Jahre 1859 beschrieb HICKS (in: Trans. Linn. Soc. London) genannte Organe an den Fühlern von *Myrmica rufa*. FOREL fand, unabhängig von HICKS, dieselben Organe gleichfalls bei Ameisen und bei Bienen; er bezeichnete sie wegen ihrer charakteristischen Gestalt als Champagnerpfropforgane. Das Vorhandensein von Nerven haben beide Autoren nicht mit Sicherheit nachweisen können. Auch KRÄPELIN hat hinzutretende Nerven

1) Man vergleiche den Längsschnitt Fig. 30 mit den der Oberfläche parallelen Schnitten Fig. 33 u. 34.

nicht zu beobachten vermocht. Er fasst die Organe als einfache Chitingruben auf und reiht sie den „Gruben mit Kegeln“ der übrigen Insecten an. Unter den folgenden Autoren bestätigen RULAND, VOM RATH und NAGEL das Vorkommen der in Rede stehenden Organe an den Hymenopterenantennen. Besonders NAGEL berichtet bei *Vespa crabro* über Grubenkegel, die deutliche Nervenendorgane seien.

Meine Untersuchungen an *Apis mellifica* und *Vespa crabro* haben zu demselben Resultat geführt wie die NAGEL's. Die Sensilla coeloconica von *Apis* sind bisher nicht abgebildet worden. Fig. 40 stellt ein solches Organ dar. Wie aus derselben ersichtlich, erinnert das ganze Gebilde auffallend an einen Champagnerpfropfen. Aus dem Grunde der Grube erhebt sich ein spitzer Kegel, dessen Chitinwand an der Basis relativ dick ist, die aber nach der Spitze zu allmählich dünner wird, wie die Abbildung deutlich zeigt. Der zugehörige Nervenendapparat unterscheidet sich in nichts von dem anderer Sinneskegel. — Fig. 29 stellt ein Sensillum coeloconicum von *Vespa crabro* dar. Im Princip ist es genau so gebaut wie das von *Apis*.

Sensilla ampullacea. Die als „FOREL'sche Flaschen“ bekannten Organe sind von sämtlichen Autoren im Zusammenhang mit den Sensilla coeloconica besprochen worden. Es hat dies seinen Grund wohl darin, dass beide Organformen eine grosse morphologische Aehnlichkeit haben, wie ein Vergleich der Figg. 29, 31 und 38, 40 zeigt. Eine Anzahl der Autoren hat von dieser morphologischen Aehnlichkeit auf eine physiologische Gleichwerthigkeit geschlossen, so z. B. HICKS und FOREL, die Entdecker der S. ampullacea, und vor allem RULAND. Genannte Autoren beschreiben die in Rede stehenden Organe als im Innern der Antenne gelegene Chitintuben, die sich zu einem zarten Canal verjüngen, an der Oberfläche des Fühlers bläschenartig erweitert münden und die wahrscheinlich an der Basis mit einem Nerven in Verbindung stehen. KRÄPELIN sieht die FOREL'schen Flaschen als Drüsenorgane an, da er unterhalb derselben mehrfach eine blass conturirte Masse von drüsiger Natur gefunden hat. RULAND schliesst sich in seinen Angaben den FOREL'schen an; er hat in allen Fällen Nervenfasern zu dem im Grunde des Organs befindlichen Kegel treten sehen, dessen Spitze er übrigens durchbohrt gefunden hat. Die übrigen Autoren — wie VOM RATH und NAGEL — schliessen sich der KRÄPELIN'schen Ansicht an, indem sie den Organen jegliche Sinnesfunction absprechen.

Meine eignen Befunde zeigen in Bezug auf die chitinösen Gebilde keine principiellen Unterschiede von denen der ältern Autoren. Die

Sensilla ampullacea von *Apis* und *Vespa* unterscheiden sich von denen der Ameisen vielmehr nur durch ihre Kürze. Hervorheben will ich besonders, dass auch an der Spitze dieser Haare Oeffnungen nicht vorhanden sind, wie RULAND durch Auskochen der Organe in Kalilauge nachgewiesen haben will. Von den Grubenkegeln unterscheiden sich die besagten Organe, abgesehen von der Länge, noch dadurch, dass das Chitin der Haare gleichmässig dick ist. — Ueber die Structur des darunter liegenden Gewebes haben mir vor allem die Präparate von *Vespa crabro* Aufschluss gegeben. Die Zellen dieses Gewebes unterscheiden sich, wie Fig. 31 zeigt, vor allem durch die Grösse von den Sinneszellen. Drüsiger Natur scheinen sie nicht zu sein, wie es KRÄPELIN annimmt. Ich vermüthe vielmehr, dass es sich um eine andere Ausbildung von Sinneszellen handelt, die durch Functionswechsel der Organe aus andern Zellen sich umgebildet haben. Hierfür spricht nicht nur die Anordnung der Zellen, als vielmehr der Umstand, dass ich an manchen Stellen deutlich einen Terminalstrang in die Organe habe eintreten sehen (Fig. 38).

Sensilla trichodea (varia). In den Figg. 35 u. 39 sind zwei verschiedene haarartige Sinnesorgane von *Apis mellifica* abgebildet. Es sind hohle Gebilde, die aus mehr oder weniger dickem Chitin bestehen. An der Spitze sind sie bald etwas abgerundet, bald sind sie spitz ausgezogen und erinnern dann an die Sensilla chaetica der Lepidopteren. An ihrer Basis stehen sie mit einem Terminalstrang in Verbindung.

### III. Die physiologische Function der Hautsinnesorgane der untersuchten Hymenopteren.

Sensilla placodea. Ueber die Function der Porenplatten gehen die Ansichten der Autoren aus einander. Ein Theil derselben nimmt für sie die Riechfunction in Anspruch, ein anderer weist sie der Gehörfuction zu. Ich führe zunächst die Ansicht einiger Autoren und deren Begründung an.

H. MÜLLER schreibt: „Für die Deutung dieser zweiten Art von Sinnesorganen [gemeint sind die Porenplatten] scheint mir der Gebrauch, welchen manche andere Insecten, die ebensolche Organe in ausgeprägtester Form besitzen, in unzweideutiger Weise von ihren Fühlern machen, entscheidend zu sein; ich meine namentlich die mistfressenden Lamellicornia . . . . . Wenn in diesem Falle die Lebensverrichtungen der Thiere kaum einen Zweifel übrig lassen, dass sie sich der in Frage stehenden Organe zum Riechen bedienen, so können auch die

ebenso beschaffenen Organe der Bienenfühler nur als Riechorgan gedeutet werden.“

KRÄPELIN berichtet: „Die Annahme, dass es sich hier vielleicht um ein Gehörorgan handle, scheint mir aus verschiedenen Gründen sehr wenig Wahrscheinlichkeit zu haben, so dass ich lieber . . . . jene Endplatte als modificirte Nervensubstanz selbst auffassen und den ganzen Apparat der Geruchswahrnehmung zuweisen möchte.“

Bei VOM RATH findet sich eine ähnliche Stelle: „Es ist nach den morphologischen Befunden nicht unmöglich, die Membrancanäle als Gehörorgane aufzufassen, da die Membran durch Schallwellen in Schwingungen versetzt werden könnte; aber in Anbetracht, dass eine Gehörfuction der Antenne nicht nachgewiesen wurde, ist es wahrscheinlicher, dass die Membrancanäle der Perception bestimmter Gerüche dienen oder eine unbekannt Function erfüllen.“

RULAND hält die Porenplatten für Gehörorgane. „Die Form und namentlich die Befestigung jener Platten ist für Vibrationsbewegungen in hohem Maasse zweckentsprechend. Denken wir uns dazu noch den bei *Vespa* von mir deutlich gesehenen Hohlraum zwischen Porenplatte und der den Porenkanal ausfüllenden Substanz mit Flüssigkeit gefüllt, in welche etwa ein aufsteigender Nerv mit feinsten Spitze endigte, so müssen wir zugeben, dass die Deutung als Gehörorgane mindestens eine grosse Wahrscheinlichkeit besitzt.“

NAGEL äussert folgende Ansicht: „Da bei manchen nachweisbar fein riechenden Hymenopteren die Porenplatten die einzigen einigermaassen zahlreichen Antennalorgane sind, müssen sie für Riechwerkzeuge gelten. Sie besitzen aber sicher auch eine andere uns unbekannt Function neben der Riechfunction: dieselbe tritt bei den Ichneumoniden sehr zurück, gewinnt bei den Vespiden an Bedeutung und erfährt eine enorme Entwicklung bei den Apiden. Dies zeigt sich darin, dass die bei Ichneumoniden zarte Membran bei den Vespiden in der Mitte eine charakteristische Anschwellung trägt, bei den Apiden aber zu einer soliden dicken Platte wird, die den Gedanken an ein Riechorgan nicht leicht aufkommen lässt. Hörorgane, für die sie mehrfach gehalten worden sind, können diese Organe bestimmt nicht sein, und so ist ihre Function noch ziemlich dunkel; so viel scheint mir sicher, dass ihr adäquater Reiz ein mechanischer ist.“

Keiner von diesen Ansichten vermag ich mich vollkommen anzuschliessen. Dass MÜLLER's Beweisführung auf schwachen Füßen ruht, zeigt eine genaue Untersuchung der anatomischen Verhältnisse. MÜLLER hat irrthümlicher Weise die Porenplatten der Apiden mit

den Gruben der Lamellicornier homologisirt und aus dem gleichen Bau auf eine gleiche Function geschlossen. Spätere Autoren haben deutlich gezeigt, dass die Porenplatten der Hymenopteren nichts mit den Fühlergruben der Lamellicornier gemein haben, sondern dass sie als Gebilde sui generis aufzufassen sind (KRÄPELIN). Dieser Umstand schon lässt die Richtigkeit des MÜLLER'schen Schlusses auf eine gleiche Function sehr zweifelhaft erscheinen. — Merkwürdig ist es, dass auch KRÄPELIN die Porenplatten der Apiden der Geruchswahrnehmung zuweist; denn obwohl ihm die geringe Ausbildung des Geruchsvermögens dieser Thiere bekannt ist, die mit der enormen Zahl der Organe in Widerspruch steht, kommt er doch zu jenem Schluss. In seinem kritischen Theil sagt er nämlich bei Besprechung der HAUSER'schen Arbeit: „Die 2—5000, wenn auch noch so langen ‚Geruchsgruben‘ an dem Fühler einer Schlupfwespe sind gegen die 14000 Gruben und 700 Kegel von *Vespa crabro*, die 20000 Gruben der notorisch schlecht riechenden Honigbiene oder die 2000 Kegel von *Sirex gigas* schon ein recht übles Ding.“ — Da VOM RATH sich nicht für eine bestimmte Function äussert, so wende ich mich sogleich zu RULAND's Ansicht von einer Gehörfuction, die sich, wie erwähnt, darauf stützt, dass zwischen Porenplatte und der den Porencanal ausfüllenden Substanz ein Hohlraum bestehe. Ganz abgesehen davon, dass ein Hohlraum überhaupt nicht existirt, sondern dass er vielmehr, wie ich im vorigen Abschnitt erwähnt habe, auf Schrumpfung beruht, ist auch an und für sich eine Gehörfuction nicht gut denkbar. Schon NAGEL hat RULAND's Auffassung widerlegt, indem er sagt: „Wäre ein Hohlraum vorhanden, so wäre die Gegenwart von Flüssigkeit das sicherste Mittel, etwaige Schwingungen der Membran zu hindern. Es handelt sich ja nicht um die Fortpflanzung eines Stosses durch einen Raum, an dessen anderm Ende eine Membran Ausweichen des Inhalts gestattet, wie im menschlichen Labyrinth. Wohin sollte im Porenkanal Ausweichen erfolgen? Ich halte die Deutung der Porenplatten als Hörorgane für unmöglich.“ Nach Anführung der NAGEL'schen Begründung würde es überflüssig sein, eine weitere Widerlegung zu versuchen, wäre nicht vor kurzer Zeit eine Arbeit erschienen, die principiell ebenso gebauten Organen eine Hörfuction vindicirt hätte. Ich meine eine Arbeit GÜNTHER's: Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Der Verfasser beschreibt in derselben sog. „Sinneskuppeln“, Organe, die „aus einem dunklen Chitiring und einer sich darüber wölbenden, zarten Chitinkuppel“ bestehen. GÜNTHER identificirt diese Gebilde mit den Membran-

canälen<sup>1)</sup> VOM RATH's und nimmt für sie Hörfunction in Anspruch; denn da „der nervöse Fortsatz der Sinneszelle so dicht an die Kuppel anstösst, müsste schon die geringste Erschütterung der Kuppel auf ihn einwirken und auf diese Weise den Nerven reizen. Auch erhält der feste Chitinring die zarte Kuppel immer in der gehörigen Spannung.“ Wie aus der NAGEL'schen Begründung ersichtlich, kann durch solch ein Organ nie eine Gehörempfindung zu Stande kommen. Denn die anhaftenden Gewebestücke würden das Entstehen eines Tones verhindern, da ja ein Schwingen der Membran ein wechselweises Dehnen und Zusammendrücken des Gewebes im Gefolge haben müsste.

NAGEL ist zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Sensilla placodea nicht nur als Geruchsorgane zu deuten sind, sondern dass sie noch der Perception anderer Reize, wahrscheinlich mechanischer, dienen. Er fasst sie also als Wechselsinnesorgane auf und spricht somit auch den Porenplatten der Apiden und Vespiden die Perception von Geruchsreizen nicht ab. Was diese Auffassung der Porenplatten als Wechselsinnesorgane anbetrifft, so scheint es mir schon aus rein theoretischen Gründen gewagt, einem Sinnesorgan zwei adäquate Reizgattungen zuzuweisen, die gar nicht mit einander verwandt sind. Geschmacks- und Geruchsreize können wohl eher von einem Organ percipirt werden, aber chemische und mechanische?

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Sensilla placodea sicherlich keine Gehörorgane sind. Die für eine Riechfunction angeführten Beweise sind auch nicht einwurfsfrei, wie oben gezeigt wurde. Insbesondere scheinen mir die recht beträchtliche Dicke der chitinösen Platte und das auffallende Missverhältniss, das zwischen der grossen Zahl der Organe und der erfahrungsgemäss geringen Geruchsschärfe der Bienen besteht, gegen diese Deutung zu sprechen. Möglich ist es ja, dass die ursprüngliche Reizform chemischer Natur gewesen ist, wie es noch heute, nach Angabe der Autoren, bei einem Theile der Hymenopteren der Fall ist, und dass nur bei den Vespiden und den Apiden, die von den Grabwespen abstammen, ein Functionswechsel sich vollzogen hat. Welcher Art diese neue Reizform ist, lässt sich jedoch nur annähernd feststellen. Sicherlich ist es eine mechanische, denn hierauf weist der Bau der Organe hin. Die Biologie lässt uns hier leider ganz und gar im Stich; denn das Leben der trägen Drohnen, bei denen die in Rede stehenden Organe in ganz enormer

1) VOM RATH hat den Ausdruck „Membrancanal“ für die Sensilla placodea eingeführt.

Zahl ausgebildet sind, wird nur schwerlich zur Lösung der Frage beitragen. NAGEL hat die Möglichkeit ausgesprochen, dass „der Druck der Luft bei der Bewegung der letzteren oder der Fühler der adäquate Reiz der Porenplatte sei“, dass ihnen also dieselbe Function zukäme wie den *Sensilla trichodea* der Schmetterlinge. In wie fern aber gerade eine Kenntniss dieser Vorgänge für die Drohnen von Wichtigkeit ist, die die Stöcke fast nie verlassen, ist schwer einzusehen. — Trotzdem scheint die Ansicht, dass die Porenplatten Druckpunkte darstellen, durch eine biologische Thatsache gestützt zu werden, die ich wiederholt zu beobachten Gelegenheit hatte. Ist z. B. eine Biene oder eine Wespe in einem Zimmer eingeschlossen und fliegt sie, einen Ausgang suchend, an den verschlossenen Fenstern umher, so stösst sie nie mit ihrem Körper an die Scheiben, wie man es z. B. bei den Fliegen beobachten kann. Es ist nun sehr wohl denkbar, dass die *Sensilla placodea* die Thiere von der Anwesenheit der Fensterscheibe in Kenntniss setzen, indem die Luft, die das Thier verdrängen muss, an den Scheiben comprimirt wird und so auf die Porenplatten einwirkt. Dass eine solche Einrichtung für die in dunklen Höhlen lebenden Thiere von hoher Bedeutung ist, leuchtet ohne weiteres ein.

*Sensilla basiconica*. Die Kegel sind von sämmtlichen Autoren, mit Ausnahme von SCHIEMENZ, als Geruchsorgane anerkannt worden. SCHIEMENZ deutet sie als Tastorgane, augenscheinlich, weil sie an der Spitze geschlossen sind. Der Bau der *Sensilla basiconica* spricht jedoch entschieden gegen SCHIEMENZ's Annahme; denn solch eine dünne Membran, wie sie die Spitze der genannten Sensillen überzieht, würde für ein Tastorgan sehr unzweckmässig sein, da sie schwerlich den von aussen auftreffenden mechanischen Reizen lange Widerstand leisten würden. Uebrigens werden auch die Kegel in der Regel durch überragende Haare gegen mechanische Einwirkungen geschützt. Dass aber die dünne Chitinmembran dem Eindringen von Gasen keine Hindernisse bietet, sondern vielmehr eine augenblickliche Diffusion ermöglicht, ist schon an mehreren Stellen betont worden.

Dass die Männchen der Apiden keine *Sensilla basiconica* besitzen, spricht nicht gegen eine Deutung genannter Organe als Geruchsorgane; denn 1) findet sich an ihren Antennen (ebenso wie bei den ♀ und ♂) noch eine andere Organform, die sicherlich Riechreize percipirt, und 2) scheint beim Aufsuchen des Weibchens der Geruchssinn erst in zweiter Linie in Betracht zu kommen, indem dem Gesichtssinn die Hauptrolle zufällt. Dass der Geruchssinn bei den Hymenopteren in dieser Beziehung nicht dieselbe Rolle spielt wie bei den Lepidopteren,

speciell bei den von mir untersuchten Arten, darf nicht Wunder nehmen, da eben die Lebens- und Existenzbedingungen in beiden Fällen ganz verschieden sind. Die Weibchen der solitären und die Arbeiter der socialen Hymenopteren bedürfen aber zur Ausführung der mannigfachen Arbeiten eines ausgezeichneten Riechorgans; und so bedienen sich denn die Bienen der Kegel zur Perception von Gerüchen in der Nähe. Der Arbeit v. BUTTEL-REEPEN's entnehme ich ein Beispiel, das die hohe Bedeutung der Sensilla basiconica illustriert, das zugleich aber auch zeigt, dass beim fliegenden Thier der Gesichtssinn die führende Rolle spielt. „Während unter den gewöhnlichen Verhältnissen der Gesichtssinn der Biene allein zum Auffinden ihres Heims genügt, bedarf sie unter folgenden Umständen auch noch des Geruchssinns. Lässt man sich ein Volk aus einem andern Flugkreis kommen und öffnet nach der Aufstellung den Fluglochschieber, so werden die abfliegenden Bienen ohne weitere Orientirung davon eilen, da sie natürlich von der Veränderung ihres Standorts nichts wissen können und sich in bekannter Gegend wähnen . . . . . Nach meinen Beobachtungen finden auch solche ohne Orientirung Abgeflogene oft in überraschend kurzer Zeit wieder zurück . . . . . Steht der neu herbeigeschaffte Stock zwischen andern, gleichartig ausschauenden, so tritt . . . . bei den wieder zurück Gefundenen ‚ein Tasten mit dem Geruchssinn ein, das sich bis auf die Nachbarstöcke erstreckt‘. Dieses Einfinden mittels des Geruchs ist eine auffällige und leicht zu beobachtende Erscheinung.“

*Sensilla coeloconica.* Ueber die Function der Champagnerpfropforgane sprechen sich nur wenige Autoren mit Bestimmtheit aus. Es kommt dies daher, weil die Untersucher einen Zusammenhang mit Nerven entweder überhaupt nicht oder doch nur undeutlich nachzuweisen vermocht haben. FOREL möchte die Organe wohl als Sinnesorgane, doch nicht als Riechorgane angesehen wissen. HAUSER hält sie für Geruchsorgane, da sie „wahrscheinlich ein Riechstäbchen enthalten“. Derselben Ansicht scheint KRÄPELIN zu sein, der diese Sensillen den „Gruben mit Kegeln“ anderer Insecten anreihet. RULAND spricht sich mit aller Entschiedenheit für eine Riechfunction aus. Maassgebend ist für ihn besonders der Umstand, dass die Organe an der Spitze durchbohrt seien; daher seien „genannte Organe mindestens ebenso sicher als Geruchsorgane zu deuten wie die Kegel und einfachen Gruben“. FOREL scheint diese Arbeit RULAND's übersehen zu haben; denn, obgleich letzterer das Vorhandensein von Champagnerpfropfen an den Fühlern von *Vespa* nachgewiesen hat, findet sich noch in dem letzten

FOREL'schen Vortrag<sup>1)</sup> die Bemerkung, dass die in Rede stehenden Organe „in ihrer Bedeutung noch völlig unklar, jedoch ohne Bezug zum Geruchssinn“ seien, „da sie bei sehr gut riechenden Insecten (Vespiden) fehlen und bei stumpf riechenden (Bienen) massenhaft vorkommen“.

Was zunächst den Bau der *Sensilla coeloconica* betrifft, so spricht derselbe in keiner Weise gegen die Annahme, dass diese Sensillen Riechorgane seien. Die Gründe hierfür sind dieselben, wie sie bereits wiederholt angegeben wurden. Dass die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen so gering sind, spricht auch nicht dagegen, ebenso wenig wie die geringe Zahl der Organe; denn wiederholte Beobachtungen haben, wie bereits erwähnt, gezeigt, dass für das fliegende Thier der Gesichtssinn eine höhere Bedeutung hat als der Geruchssinn. So werden z. B. die Blumen von den Bienen nach der Farbe unterschieden, und erst wenn sie in die Nähe der Blumen gekommen sind, sagt ihnen der Geruchssinn, ob die Blumen Nektar enthalten oder nicht. — Dass FOREL's Einwand nicht stichhaltig ist, sondern auf einem Irrthum beruht, haben also meine Untersuchungen von Neuem gezeigt, die zu dem Resultat geführt haben, dass auch bei den Vespiden *Sensilla coeloconica* (Fig. 29) vorhanden sind. Der ausgezeichnete Geruchssinn der Vespiden wird allerdings durch die *Sensilla basiconica* bedingt, die an den Antennen derselben in enormer Zahl entwickelt sind; dies ist aber keineswegs ein Grund, den Grubenkegeln diese Function abzuspochen.

*Sensilla ampullacea*. Ueber die Function der FOREL'schen Flaschen gehen die Ansichten der Autoren weit aus einander. Während HICKS die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen hält, dass es Hörorgane seien, nimmt FOREL zu ihnen dieselbe unentschiedene Stellung ein wie zu den *Sensilla coeloconica*. KRÄPELIN sieht die Flaschen als Drüsenorgane an, wohingegen SCHIEMENZ und RULAND sie für Geruchswerkzeuge halten, SCHIEMENZ deshalb, weil „sie zum Tasten untauglich und beim Männchen stärker als beim Weibchen entwickelt sind“, RULAND aus demselben Grunde, der auch bei der vorigen Organform für ihn bestimmend war. LUBBOCK betrachtet die Organe als „microscopic stethoscops“, und auch NAGEL theilt die Ansicht, dass man die Flaschen als Hörorgane ansehen könne, wenn man Beziehungen zu Nerven gefunden hätte.

Die Ansicht, dass die *Sensilla ampullacea* Hörorgane seien, scheint

---

1) Litteraturverzeichniss No. 7.

mir die grösste Wahrscheinlichkeit zu haben. Zur Stütze dieser Auffassung führe ich Folgendes an: Der Bau der FOREL'schen Flaschen entspricht vollkommen den Anforderungen, die wir an ein Hörorgan bei den Insecten stellen müssen. Was zunächst das Chitingebilde selbst anbetrifft, so hat man zwar betont, dass die Insecten nicht eines so complicirt gebauten Apparats bedürfen, dass vielmehr schon ein jedes beliebiges Sinneshaar die Hörfunction übernehmen könne. Dem ist jedoch nicht so. Vor Allem muss ein Hörhaar gegen mechanische Insulte geschützt sein, denn ein jedes dieser Organe ist so zu sagen für einen bestimmten Ton abgestimmt. Wird nun z. B. ein solches Haar durch Abstossen gekürzt, so vermag es den üblichen Ton nicht mehr zu percipiren — sondern einen höhern, der vielleicht für das Thier gar keine biologische Bedeutung hat —; in Folge dessen ist auch das ganze Haar für das Thier nutzlos geworden. Und so ist denn in der Verlagerung genannter Organe in das Innere der Antenne nur eine Stütze für die Auffassung zu finden, dass sie Hörorgane sind. — Wie es sich mit dem Nervenendapparat verhält, habe ich schon im vorigen Abschnitt erwähnt.

Dass genannte Sensillen an den Antennen der beiden Geschlechter keine auffallenden Unterschiede in der Zahl zeigen, ist ein Beweis dafür, dass das Hörvermögen für beide Geschlechter eine gleich hohe Bedeutung hat. Es kommen natürlich nur solche Töne in Betracht, die für die Thiere von biologischem Interesse sind. Bei *Apis mellifica* unterscheidet v. BUTTEL-REEPEN z. B. einen Heulton, Sterzelton, Schwarmton u. s. w.<sup>1)</sup>

1) Da von einigen Autoren das Mittheilungsvermögen durch Töne bei Bienen etc. geleugnet wird — wie z. B. von LUBBOCK — so führe ich eine Stelle aus einer Arbeit v. BUTTEL-REEPEN's an, die zugleich zeigt, dass in gewissen Fällen der Gehörsinn eine wichtigere Rolle spielt als der Geruchssinn: „Entweiset man z. B. ein sehr starkes Volk, das 50—60 000 Bienen und mehr enthält, so geht . . . eine auffällige Veränderung vor sich, die sog. ‚Weiselunruhe‘ bricht aus. Der behaglich summende Ton eines Volkes verwandelt sich in einen tiefen, langgezogenen, klagenden. Die Bienen heulen, wie der Imker sagt . . . . Befindet sich das Volk in stärkster Aufregung, so schiebe man den Weiselkäfig mit der Königin oben in den Honigraum einer von hinten zu öffnenden Wohnung und beachte dann schnell das Verhalten der Bienen an dem am entgegengesetzten Ende des Stockes unten im Brutraum befindlichen Flugloch. Fast in demselben Augenblick wird man eine Aenderung in dem Benehmen der unruhig suchenden Bienen wahrnehmen; sowie der Heulton im Stocke verstummt, ziehen die aussen an der Stockwand beim Flugloch Umherirrenden sterzelnd

*Sensilla trichodea* (varia). Die verschiedenen haarartigen Sinnesorgane stehen sämmtlich im Dienste des Tastsinns. Für diese Function spricht nicht nur der Bau der Organe, sondern vor Allem der Umstand, dass sie bei manchen Species — wie z. B. bei *Apis* — im weiblichen Geschlecht bedeutend besser entwickelt sind.

### Zusammenfassung.

Fasse ich zum Schluss die Resultate meiner Betrachtungen noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich:

1) Die Entwicklung der Antennen steht in inniger Beziehung zur Ausbildung gewisser Sinnesorgane.

2) Für die Grösse der Functionsfähigkeit eines Fühlers ist nicht nur die Zahl, sondern auch die Vertheilung der Sinnesorgane auf demselben maassgebend.

3) Bei den von mir untersuchten Schmetterlingen und Hymenopteren konnte über die Function der antennalen Hautsinnesorgane Folgendes festgestellt werden:

#### a) *Lepidoptera*:

α) Die *Sensilla coeloconica* oder Grubenkegel sind als Geruchsorgane zu deuten, da sie bei den Männchen derjenigen Arten ihre grösste zahlenmässige Ausbildung und die günstigste Vertheilung an der Antenne zeigen, bei welchen die Lebensweise eine derartige

in den Stock hinein. Von einer Geruchswirkung kann hier absolut nicht die Rede sein, da der Geruch der Königin in einem so stark besetzten Stock durch den fast ganz vom Brutraum abgetrennten Honigraum bis zum Flugloch nicht in dem Moment dringen kann. Sollte auf den ungemein weit sich verbreitenden Geruch der Insectenweibchen hingewiesen werden, wie er z. B. bei einigen Schmetterlingen (Sphingiden etc.) zu Tage tritt, so verweise ich auf das Hineinhalten und Nichtbeachten einer gefangenen Königin in den Schwarmtumult . . . . Es unterliegt für mich daher nicht dem geringsten Zweifel, dass die Bienen sich durch Töne mit einander verständigen. Der Ton der ‚Freude‘ lockt die Genossen an oder beruhigt sie, der heulende Klage-ton bringt das Volk in Aufregung, er schwindet sofort, wenn die Königin zurückgegeben wird . . . . Wir müssen daher den Bienen ein Mittheilungsvermögen durch Töne zugestehen, also Gehörsvormögen und Tonempfindung. Jede einzelne Biene hat den Instinct, wenn sie von andern Bienen den Ton der Weiselunruhe hört, selbst alsbald auch in diesen Ton zu verfallen. Wenn also von einigen Bienen das Fehlen der Königin bemerkt wird, so pflanzt sich die Weiselunruhe sehr rasch durch den ganzen Stock hindurch fort . . .“

ist, dass die Männchen die Weibchen nach dem Geruch auffinden müssen.

β) Die *Sensilla styloconica* oder Endzapfen sind gleichfalls Geruchswerkzeuge. Sie spielen vor allem eine Rolle bei dem ruhig sitzenden Thier, bei dem die *Sensilla coeloconica* in Folge Mangels der Bewegung nicht in der genügenden Weise mit den in der Luft suspendirten Riechstoffpartikeln in Berührung kommen.

γ) Die Ausbildung der *Sensilla trichodea* oder haarartigen Sinnesorgane steht in Correlation mit der Bewegungsfähigkeit der Thiere, in so fern als sie bei den äusserst lebhaften Männchen der untersuchten Arten vorzüglich entwickelt sind, bei den ruhig sitzenden oder nur wenig beweglichen Weibchen dagegen fast ganz rückgebildet sind. Sie bringen dem Thier eine Empfindung von der Bewegungsgrösse der Luft oder ihrer selbst bei.

δ) Die *Sensilla chaetica* oder borstenartigen Sinnesorgane und die *Sensilla basiconica* percipiren sonstige mechanische Reize.

#### b) Hymenoptera.

α) Die *Sensilla placodea* oder Porenplatten der Apiden und Vespiden sind schwerlich als Geruchswerkzeuge aufzufassen (vergl. S. 604 u. f.). Der anatomische Bau dieser Sensillen weist vielmehr auf eine mechanische Function hin, die vermuthlich mit der der *Sensilla trichodea* der Lepidopteren identisch ist. Der ausgezeichnete Geruchssinn der Vespiden wird durch die *Sensilla basiconica* bedingt.

β) Die *Sensilla coeloconica* oder Champagnerpfropfgänge und die *Sensilla basiconica* oder flächenständigen Kegel theilen sich in derselben Weise in die Function des Geruchssinns, wie die *Sensilla coeloconica* und die *Sensilla styloconica* der Lepidopteren. Da aber, wie beobachtet, im Gegensatz zu den Schmetterlingen beim fliegenden Hymenopter der Gesichtssinn die Hauptrolle spielt, der Geruchssinn dagegen nur von untergeordneter Bedeutung ist, so sind die *Sensilla coeloconica* nur in relativ geringer Zahl ausgebildet. Die beim sitzenden Thier wirkenden *Sensilla basiconica* sind von besonderer Wichtigkeit für die Weibchen und die Arbeiterinnen. Den Männchen fehlen sie daher entweder ganz (Apiden) oder sind bei ihnen nur in geringer Zahl ausgebildet (Vespiden).

γ) Die *Sensilla ampullacea* oder FOREL'schen Flaschen sind vermuthlich Hörorgane. Wie aus dem Bau des Nervenapparats hervorgeht, sind sie wahrscheinlich durch Functionswechsel aus andern

Organen hervorgegangen. Der Bau der Organe und ihre Vertheilung auf die beiden Geschlechter sprechen nicht gegen eine solche Deutung. Dass die Hymenopteren in der That ein Mittheilungsvermögen durch Töne besitzen, das ihnen sehr viele Autoren vollkommen abgesprochen haben, hat v. BUTTEL-REEPEN für *Apis mellifica* deutlich bewiesen.

δ) Die Sensilla trichodea (varia) dienen der Perception der verschiedenen mechanischen Reize.

---

Es sei mir zum Schluss gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER für die Anregung und Unterstützung, die er mir bei dieser Arbeit zu Theil werden liess, meinen innigsten Dank auszusprechen. Ferner bin ich Herrn HEINRICH FRIESE für seine freundliche Anleitung bei der Bestimmung der Hymenopteren sowie Herrn Dr. VON BUTTEL-REEPEN für Ueberlassung von conservirtem Material zu herzlichem Dank verpflichtet.

Jena, Zoologisches Institut, Februar 1902.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) ALTUM, Forstzoologie, Theil 3, Berlin 1881.
- 2) v. BUTTEL-REEFEN, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900 (auch in: Biol. Ctrbl., V. 20).
- 3) DARWIN, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Uebersetzt von J. V. CARUS, 5. Aufl., Stuttgart 1899.
- 4) ERICHSON, Dissertatio de fabrica et usu antennarum in insectis, Autorreferat, in: Arch. Naturg., V. 14, 1848.
- 5) FOREL, Les fourmis de la Suisse, Bâle 1874.
- 6) —, Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes, in: Rec. zool. Suisse, V. 4, No. 1 et 2, 1886/87.
- 7) —, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insecten; mit einem Anhang über die Eigenthümlichkeiten des Geruchsinnens bei jenen Thieren. Vortr. 5. intern. Zool.-Congr. Berlin 1901.
- 8) FRIESE, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenwespen, in: Zool. Jahrb., V. 5, Syst.
- 9) GÜNTHER, Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel, Inaug.-Diss., in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901.
- 10) HAUSER, Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 34, 1880.
- 11) JÄGER, Ueber die Bedeutung des Geschmacks- und Geruchstoffes, ibid. V. 27, 1876.
- 12) KRÄPELIN, Ueber die Geruchsorgane der Gliederthiere, Hamburg 1883.
- 13) LESPÈS, Mémoire sur l'appareil auditif des insectes, in: Ann. Sc. nat., (4) Zool., V. 9, 1858.
- 14) LEYDIG, Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insecten, in: Arch. Anat. Physiol., 1860.
- 15) LUBBOCK, On the senses, instincts and intelligence of animals with special reference to Insects, London 1891.
- 16) MÜLLER, HERMANN, Anwendung der DARWIN'schen Lehre auf Bienen, Lippstadt 1871.
- 17) NAGEL, Die niedern Sinne der Insecten, Tübingen 1892.
- 18) —, Vergleichend physiol. und anat. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, in: Bibl. zool., Heft 18, 1894.

- 19) RULAND, Beiträge zur Kenntniss der antennalen Sinnesorgane bei Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.
- 20) SCHIEMENZ, Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Bienen, nebst einem Anhang über das Riechorgan, ibid., V. 38, 1883.
- 21) SLATER, Ueber die Function der Antennen bei den Insecten, in: FRORIEP, Notizen, V. 3, No. 155, 1848.
- 22) VOM RATH, Ueber die Hautsinnesorgane der Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.
- 23) —, Zur Conservirungstechnik, in: Anat. Anz., V. 11, 1895.
- 24) —, Zur Kenntniss der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden, in: Z. wiss. Zool., V. 61, 1896.
- 25) WERNEBURG, Der Schmetterling und sein Leben, Berlin 1874.

Auf die Arbeit von CHARLES MANNING CHILD: Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insecten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden, Inaug.-Diss., in: Z. wiss. Zool., V. 58, 1894 wurde ich erst nachträglich aufmerksam und konnte sie deshalb nicht mehr berücksichtigen. —

---

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 21 22.

Die Buchstaben haben überall die folgende Bedeutung:

<i>a</i> Sensillum ampullaceum, FOREL- sche Flasche	<i>pl</i> Sensillum placodeum, Porenplatte (Membrancanal)
<i>af</i> Fiederstummel	<i>ps</i> Porencanal der Schuppen
<i>b</i> Sensillum basiconicum, Kolben, Kegel	<i>r</i> Borstenkranz
<i>bz</i> Blutzelle	<i>s</i> Sensillum chaeticum, Sinnesborste
<i>ch</i> Chitin	<i>sch</i> Schuppen
<i>chs</i> Chitinschüppchen	<i>st</i> Sensillum styloconicum, Endzapfen
<i>chz</i> Chitinzacken	<i>sty</i> Träger des Sensillum styloconicum
<i>h</i> Hypodermis	<i>sz</i> Sinneszelle
<i>k</i> Sensillum coeloconicum, Gruben- kegel	<i>szg</i> Sinneszellengruppe
<i>kr</i> krystallinische Gebilde	<i>t</i> Terminalstrang
<i>mz</i> membranbildende Zelle	<i>tb</i> Terminalstrang eines Sens. basi- conicum
<i>n</i> Nerv	<i>tp</i> Terminalstrang eines Sens. placo- deum
<i>p</i> Porencanal	<i>tr</i> Sensillum trichodeum, Sinneshaar.

### Tafel 21.

Die Figg. 1—11 beziehen sich auf *Fidonia piniaria*.

Fig. 1. Bild der männlichen Antenne. 10 : 1.

Fig. 2. Bild der weiblichen Antenne. 10 : 1.

Fig. 3. Fiederchen der männlichen Antenne. 290 : 1.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein Sens. coeloconicum. 1140 : 1.

Fig. 5. „ „ mehrere Sensilla trichodea. Halb-  
schematisch.

Fig. 6. Endglieder der männlichen Antenne, von der ventralen  
Fläche gesehen. 290 : 1.

Fig. 7. Endglieder der männlichen Antenne, von der dorsalen  
Fläche gesehen. 290 : 1.

Fig. 8. Endglieder der weiblichen Antenne, von der Seite ge-  
sehen. 290 : 1.

Fig. 9. Glieder aus der Mitte der weiblichen Antenne, von der  
Seite gesehen. 290 : 1.

Fig. 10. Zwei Sensilla styloconica nebst ihrem Träger. 440 : 1.

Fig. 11. Ein Sensillum chaeticum im Schnitt. 440 : 1.

Die Figg. 12—14 beziehen sich auf *Orygia antiqua*.

Fig. 12. Bild der männlichen Antenne. 10 : 1.

Fig. 13. „ „ weiblichen „ 10 : 1.

Fig. 14. Endglieder der weiblichen Antenne von der Innenseite  
gesehen. 70 : 1.

Die Figg. 15—17 beziehen sich auf *Psyche unicolor*.

Fig. 15. Bild der männlichen Antenne. 10 : 1.

Fig. 16. Spitze eines Fiederchens der männlichen Antenne (bei hoher Einstellung). 290 : 1.

Fig. 17. Spitze eines Fiederchens der männlichen Antenne (bei tiefer Einstellung). 290 : 1.

Tafel 22.

Die Figg. 18—20 beziehen sich auf *Orgyia antiqua*.

Fig. 18. Spitze eines Fiederchens der männlichen Antenne. 290 : 1.

Fig. 19. " " " " weiblichen Antenne, von aussen gesehen. 290 : 1.

Fig. 20. Spitze eines Fiederchens der weiblichen Antenne, von der Innenseite gesehen. 290 : 1.

Die Figg. 21—28 beziehen sich auf *Ino pruni*.

Fig. 21. Bild der weiblichen Antenne. 10 : 1.

Fig. 22. " " männlichen " 10 : 1.

Fig. 23. Sensillum chaeticum. 880 : 1.

Fig. 24. Schnitt durch ein Sensillum coeloconicum, var. maj. 1100 : 1.

Fig. 25. " " " " " var. min. 1100 : 1.

Fig. 26. Tangentialschnitt durch die weibliche Antenne. 640 : 1.

Fig. 27. Desgl., etwas tiefer. 640 : 1.

Fig. 28. Längsschnitt durch die weibliche Antenne. 640 : 1.

Die Figg. 29—34 beziehen sich auf *Vespa crabro*.

Fig. 29. Sensillum coeloconicum der Arbeiterin im Längsschnitt. 1060 : 1.

Fig. 30. Ein Sensillum placodeum und ein Sens. basiconicum der Arbeiterin im Längsschnitt. 610 : 1.

Fig. 31. Zwei Sensilla ampullacea der Arbeiterin im Längsschnitt. 610 : 1.

Fig. 32. Ein Sens. placodeum im Querschnitt. Schematisch.

Fig. 33. Tangentialschnitt in der Richtung a—b der Fig. 30. 1060 : 1.

Fig. 34. " " " " c—d der Fig. 30. 1060 : 1.

Fig. 35—40 beziehen sich auf *Apis mellifica*.

Fig. 35. Längsschnitt durch ein Sensillum placodeum der ♀. 750 : 1.

Fig. 36. " " " " " des ♂. 750 : 1.

Fig. 37. " " " " " basiconicum. 750 : 1.

Fig. 38. " " " " " ampullaceum. 750 : 1.

Fig. 39. " " " " " trichodeum. 750 : 1.

Fig. 40. " " " " " coeloconicum. 750 : 1.

# Beiträge zur Kenntniss der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefsee-Decapoden.

Von

Dr. **Erich Kotte** aus Auersbach i. Voigtl.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Hierzu Tafel 23—27.

## Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung.
- II. Beiträge zur Morphologie von *Plesionika cottei*.
  1. Antenne.
  2. Antenne.
  - Die Mandibeln.
    1. Maxille.
    2. Maxille.
  1. Kieferfuss.
  2. Kieferfuss.
  3. Kieferfuss.
  - Die 5 Pereiopoden.
  - Pleopoden und Schwanzflosse.
- III. Hautsinnesorgane von *Plesionika*.
  - 1) Untersuchungsmethode.
  - 2) Organe des Tastsinns.
    - a) Fiederborsten und ihre Innervirung.
    - b) Einfache Haare.
  - 3) Organe des Geschmackssinns.
- IV. Sinnespinsel an den Rumpffüssen von *Nematocarcinus undulatifipes*.

Literaturverzeichniss.  
Erklärung der Abbildungen.

## Einleitung.

Seit längerer Zeit beschäftigte ich mich mit dem Studium der Hautsinnesorgane der Crustaceen. Ich untersuchte zunächst einheimische Vertreter dieser Thierklasse aus den Gruppen der Copepoden (*Cyclops coronatus*), Phyllopoden (*Branchipus stagnalis*), Cladoceren (*Daphnia pulex*), Amphipoden (*Gammarus pulex*), Isopoden (*Asellus aquaticus*), zumeist mit Hülfe der EHRlich'schen Methylenblaumethode. Wenn

ich sofort eingangsweise diese Versuche erledige, so kann ich dem, was unter Anwendung dieser und der gewöhnlichen Tinctionsmethoden bereits in der Literatur bekannt geworden ist, nichts wesentlich Neues hinzufügen. Die Behandlung erfolgte in der Weise, dass ich die lebenden Thiere auf 1—2 Tage in eine schwach gefärbte Methylenblaulösung brachte. Ohne Ausnahme ertragen dieselben den Aufenthalt sehr gut. Hierauf spült man die Thiere in reinem Wasser ab und kann sie dann bei ihrer zarten Durchsichtigkeit sofort lebend unter dem Deckglas beobachten. Bei Daphniden erhielt ich prachtvolle Färbungen des antennalen Sinnesorgans; auch trat die Bauchganglienke, die sonst nur sehr schwer zur Anschauung gelangt, immer sehr deutlich hervor. Regelmässig zeigten sich auch die beiden grossen, auf dem Postabdomen der Daphniden entspringenden Borsten, deren wahre Natur als Tastorgane früher mehrfach bestritten, aber bereits von CLAUS nachgewiesen wurde, gefärbt. Immer lässt sich dann der herantretende Nerv, der vor seinem Eintritt in die Borste zu einem spindelförmigen Ganglion anschwillt, deutlich beobachten, wie dies bereits von CLAUS beschrieben worden ist<sup>1)</sup>.

Mit der GOLGI'schen Methode habe ich ebenfalls Versuche angestellt, und zwar wandte ich das rasche, von RAMON Y CAJAL beschriebene Verfahren an. Indessen sind meine Versuche bei *Gammarus pulex* fast vollkommen fehlgeschlagen. Mag man bei dieser Methode auch erst nach längerer Erfahrung Aussicht auf gute Erfolge haben, so will ich doch erwähnen, dass auch VOM RATH über Misserfolge bei diesem Amphipoden klagt, so dass derselbe überhaupt weniger für diese Behandlung geeignet erscheint.

Meine eigentliche Aufgabe galt der Untersuchung des peripheren Nervensystems von Tiefseeformen, und zwar interessirten mich jene merkwürdigen Pinsel von Sinneshaaren, die an den Endgliedern der letzten Rumpffüsse einiger *Nematocarcinus*-Arten auftreten und durch ihre enorme Länge und monströse Entfaltung den Blick auf sich lenken und lebhaftes Interesse hervorrufen. Vor allem kam es mir darauf an, den anatomischen Bau derselben, ihre Einlenkung und mögliche Verbindung mit Muskeln, welche ein Zusammenlegen und Spreizen des Pinsels veranlassen könnten, sowie den im Propodus des Fusses zu suchenden Innervationsapparat kennen zu lernen. Bei der Anfertigung von Schnittserien stellte sich indessen heraus, dass leider die Gewebe

1) Zur Kenntniss der Organisation und des feinern Baues der Daphniden, in: Z. wiss. Zool., 1876, p. 379.

so stark macerirt waren, dass eine feinere Untersuchung unmöglich wurde. Dies blieb um so bedauerlicher, als das Material eigens für Nervenuntersuchungen mit Osmiumsäure conservirt worden war. Ich wandte mich daher der Gattung *Plesionika* zu, von der mir eine grössere Anzahl wohl erhaltener Exemplare zur Verfügung stand, beschränkte mich aber hier nicht auf die zu Pinseln angeordneten Haare, die in ähnlicher Weise wie bei *Nematocarcinus*, wenn auch bedeutend kleiner, am 2. Rumpffuss auftreten, sondern studirte nach und nach die Innervationsverhältnisse der Tasthaare an sämtlichen Theilen des Körpers. Ich fühle mich an dieser Stelle verpflichtet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. CHUN für die gütige Ueberlassung des kostbaren, von der deutschen Tiefsee-Expedition gefischten Materials sowie für die mannigfache Anregung und Unterstützung, durch welche er meine Arbeit förderte, meinen ergebensten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Dr. ZUR STRASSEN und Herrn Privatdocenten Dr. WOLTERECK bin ich für mannigfachen Rath zu lebhaftem Dank verpflichtet.

Bei dem Studium des reichen Haarbesatzes, der sich an den verschiedensten Extremitäten findet, konnte es nicht ausbleiben, dass ich auf diese selbst und ihre morphologische Ausgestaltung aufmerksam wurde. Ich werde daher in dem ersten Theil meiner Arbeit die morphologischen Verhältnisse dieser neuen, bis jetzt noch nicht beschriebenen Art schildern, beabsichtige indessen nicht, die weitem systematischen Merkmale, welche die vorliegende Gattung und Art auszeichnen, zu besprechen. Bezüglich der genauen Artanalyse, die wesentlich mit durch die Gestaltung des Cephalothorax, des Rostrums etc. bestimmt wird, verweise ich hier auf die Darstellung, die Herr Prof. PFEFFER in Hamburg in seiner in nächster Zeit erscheinenden Bearbeitung der von der deutschen Tiefsee-Expedition gefischten Macruren liefern wird. Der zweite Theil der Arbeit wird dann meinem eigentlichen Zweck gewidmet sein.

## I. Beiträge zur Morphologie von *Plesionika cotti*.

### Allgemeines.

Die vorliegende Tiefseegarneele gehört der Familie der *Pandalidae* und dem Genus *Plesionika* an. Die Challenger-Expedition hat uns mit 5 Arten dieser Gattung bekannt gemacht<sup>1)</sup>. Die vorliegende Species

1) SPENCE BATE, 1888, p. 640—650.

stimmt indessen mit keiner der bekannten Arten vollkommen überein und ist daher als eine neue Art anzusehen. Herr Professor PFEFFER wird dieselbe als *Plesionika cottei* beschreiben. In ihrem Gesamthabitus steht sie am nächsten der von SPENCE BATE als *Plesionika semilaevis* beschriebenen Art. Sie stammt aus dem Indischen Ocean von der Suaheliküste und wurde auf Station 253 der Deutschen Tiefsee-Expedition aus einer Tiefe von 630 m in zahlreichen Exemplaren erbeutet.

### Die 1. Antennen.

(Fig. 2.)

Bekanntlich kann nach den Untersuchungen von CLAUS (1885, p. 5) und BOAS (1883, p. 490 ff.) das 1. Antennenpaar der Decapoden nicht ohne weiteres auf die Grundform der Crustaceengliedmaasse, einen 2gliedrigen Stamm, einen in der Fortsetzung desselben gelegenen 5gliedrigen Endopoditen und einen vom 2. Gliede entspringenden Exopoditen zurückgeführt werden. Die 1. Antennen sind mit andern Worten den oralen und postoralen Extremitäten nicht homolog, sondern stellen eine Bildung sui generis dar. Auch im vorliegenden Fall zeigt die 1. Antenne den für die Malakostraken allgemein geltenden Bauplan: sie besteht aus einem 3gliedrigen Schaft und 2 an denselben sich ansetzenden Geisseln. Das 1. Schaftglied ist das längste und übertrifft die beiden folgenden Glieder zusammengenommen noch an Grösse. Auf seiner dorsalen Seite ist es nach aussen zu ausgehöhlt und bildet so den innern und untern Abschluss der Höhlung, in der das Auge gelegen ist. An seiner Basis entspringt aussen ein breiter, lamellöser, zugespitzter Anhang, den SPENCE BATE als Stylocerit bezeichnet. Er übertrifft bei *Plesionika* das 1. Schaftglied noch ein wenig an Länge und giebt ein gutes Gattungsmerkmal ab, da er bei dem nächst verwandten Genus *Heterocarpus* kurz und rudimentär bleibt. Die beiden folgenden Schaftglieder, ungefähr an Grösse übereinstimmend, sind walzenrund gestaltet. Die Behaarung des Schaftes ist sehr reichlich. Der gesammte Innenrand ist mit langen, zweizeilig gefiederten Haaren ausgestattet, die sich auch noch auf den Anfangstheil der Innengeissel fortsetzen; im Uebrigen sind die Glieder mit kurzen, einfachen Haaren besetzt.

Von den beiden Flagellen ist das äussere etwas höher inserirt. Sie erreichen bei unserer Art eine beträchtliche Länge, wenn sie auch durch die Geisseln des 2. Antennenpaares bedeutend übertroffen werden. So ermittelte ich für ein ausgewachsenes Männchen von 6 cm Körper-

länge (einschliesslich des Rostrums) die Länge der Innengeissel zu 6 cm, die der Aussengeissel zu 14 cm, während die Geissel der 2. Antenne 24 cm mass. Hinweisen möchte ich auf ein Merkmal, was zuerst CHUN nachdrücklich als für alle Malakostraken geltend hervorgehoben hat und das ich auch für die vorliegende Art bestätigen kann: das Fehlen von Muskeln in den Flagellen. Die zur Bewegung der Geisseln dienenden Muskeln durchsetzen fast das ganze 3. Schaftglied und greifen mit ihren distalen Enden an der Basis der Geisseln an. An der Basis der Aussengeissel sind 2 Muskeln nachweisbar, ein stärkerer, der das 3. Schaftglied quer durchsetzt und durch dessen Contraction die nach aussen gewendete Geissel medianwärts gezogen wird, während ein schwächer entwickelter die entgegengesetzte Bewegung vermittelt. An der Basis der Innengeissel findet sich nur ein Muskel. Er greift derart an, dass bei seiner Contraction die Innengeissel sich der äussern anzuschmiegen vermag.

Erhöhtes Interesse beansprucht nun vor allem die Aussengeissel, da sie, wie ganz allgemein bei den Decapoden, auch bei unserer Species der Sitz von eigenthümlichen Sinnesorganen ist. Ihre genauere Schilderung werde ich im zweiten Teil geben.

## Die 2. Antennen.

(Fig. 3.)

Die 2. Antennen bauen sich aus einem 4gliedrigen Schaft, einer an denselben sich ansetzenden Geissel, die somit dem distalen Ende des Endopoditen entspricht, und der Fühlerschuppe auf, welch letztere vom 2. Schaftglied entspringt. Das 1. Schaftglied weist auf seiner Innenseite, etwas dorsalwärts, einen kleinen Vorsprung auf, auf dem die Antennendrüse ausmündet (*tu*). Das 2. Schaftglied ist bei weitem das grösste. Auf seiner Ventralseite bildet es am distalen Rand einen kräftigen Dorn. Nach aussen articulirt an ihm die mächtig entwickelte Squama, nach innen das 3. Schaftglied. Dem entsprechend sind in seinem Innern auch zwei Muskelgruppen nachweisbar, die sich nahezu rechtwinklig durchkreuzen. Der Hauptmuskel, der das Glied in der Richtung seiner grössten Länge durchsetzt und zum Theil auch noch in das 1. Schaftglied übergreift, vermittelt die Bewegung der Schuppe. Das 3. Schaftglied ist dadurch auffällig, dass es in seiner Längsrichtung eine Einschnürung in zwei selbständige Theile einzuleiten beginnt, wenn auch ein vollständiger Zerfall nicht nachweisbar ist, ein Verhalten, das auch sonst, z. B. bei *Pagurus*, beobachtet wird. Das 4. Schaftglied ist cylindrisch gebaut und enthält 2 lange, zur Be-

wegung der Geissel dienende Muskelbündel. In der Geissel selbst, die sich aus einer grossen Anzahl cylindrischer Glieder aufbaut, sind Muskeln nicht nachweisbar. Auf ihre bedeutende Länge wurde bereits hingewiesen. Die Fühlerschuppe ist ein mächtig entwickeltes Organ, das mit breiter Basis articulirt und an seinem Aussenrand, nahe unterhalb der Spitze, in einen Stachel ausläuft, der diese indes nicht überragt. Der gesammte Aussenrand ist nackt, während der Innenrand mit einer Reihe langer Fiederhaare besetzt erscheint.

### Die Mandibeln.

(Fig. 4.)

Die Mandibel, die bei allen Decapoden als der eigentliche Kaukiefer fungirt, besteht aus einem umfangreichen Corpus von concav-convexer Form, das nach den Untersuchungen von CLAUS dem 1. oder Coxalglied der Crustaceengliedmaasse entspricht. Das Mandibelcorpus gliedert sich auf der Innenseite deutlich in eine vordere, distalwärts gelegene Partie, das Psalidom, welches als der greifende und schneidende Theil anzusprechen ist und am Innenrand mit spitzen, in 2 Reihen zu je 7 hinter einander gelegenen Höckern ausgestattet ist, und in eine hintere, mahlende Partie, den Molartheil, dessen Endfläche aus stumpfen, von ausserordentlich starkem Chitin gebildeten Höckern besteht. Die Bewaffnung ist bei beiden Mandibeln keine vollkommen symmetrische, wie aus der Abbildung ersehen werden mag. Der Palpus der Mandibel, der in der Gruppe der Phyllobranchiata den grössten Schwankungen unterliegt, oft vollkommen reducirt ist, ist im vorliegenden Fall wohl entwickelt. Er ist an der Aussenseite des Coxalgliedes inserirt und besteht aus 3 Gliedern, von denen das letzte die beiden vorausgehenden bedeutend an Grösse übertrifft. Er ist mit zahlreichen langen Borstenhaaren besetzt, die wie der gesammte Palpus keine unwesentliche Rolle spielen dürften, um die Nahrung in die richtige Lage zwischen die Molartheile zu bringen, bezw. von allerlei Fremdkörpern zu reinigen. Die Mandibel ist ausserordentlich tief in der Mundgegend inserirt. Die stark entwickelten Mandibelmuskeln, welche die seitliche Bewegung veranlassen, strahlen nach der convexen Seite der Apophysis des Coxalgliedes in mehreren Bündeln aus.

### Die 1. Maxillen.

(Fig. 5.)

Von allen Gliedmaassen zeigt die 1. Maxille die weitest gehende Reduction. Sie ist im Vergleich mit dem Oberkiefer von geringer

Grösse und zarterer Consistenz; nur die auf der Innenseite gelegenen Kauladen nehmen eine etwas derbere Beschaffenheit an. Die *Lacinia externa* ist breiter als die leicht gebogene und zugespitzte hintere Kaulade (*Lacinia interna*). Die Bewaffnung ist eine doppelte; sie setzt sich aus grössern Dornen und zugespitzten, mit feinen Widerhäkchen versehenen Stacheln zusammen. SPENCE BATE (1888, p. XXXV) glaubt, dass die 1. Maxille der Decapoden im Allgemeinen bei der eigentlichen Zerkleinerung der Nahrung eine unwesentliche Rolle spiele. Sie sei vielmehr bestimmt, zu verhüten, dass die Nahrung durch die seitlichen Mundwinkel entschlüpft. Bei der immerhin kräftigen Bewaffnung möchte ich mich, wenigstens für die vorliegende Gattung, nicht ohne weiteres dieser Ansicht anschliessen.

An der Aussenseite der Maxille entspringt ein kurzer, eingliedriger Palpus, der dem distalen Ende des Endopoditen entspricht. Er endet mit zwei kleinen, höckerartigen Vorsprüngen. Ich finde den innern derselben immer mit einem langen, stachelähnlichen Haar und 3 Fiederborsten besetzt, während der äussere derselben eine Reihe von zweizeilig gefiederten Haaren trägt. Die Andeutung eines Exopoditen fehlt vollkommen, wie allgemein an der 1. Maxille der erwachsenen Decapoden.

## Die 2. Maxillen.

(Fig. 6.)

Die gesammte 2. Maxille ist dünn und blattförmig gestaltet. Sie stimmt mit der vorausgehenden darin überein, dass vom 1. und 2. Glied des Endopoditen ebenfalls zwei Kauladen entspringen, welche indessen in der Regel zweigetheilt sind, so dass vier Ladenstücke entstehen. Die bei vielen Garneelen eintretende Reduction spricht sich auch bei unserer Art darin aus, dass das Basalglied nur eine einzige Lade anweist, mit einer leichten Andeutung einer Zweitheilung, an der sich einige mit Widerhäkchen versehene Haare finden, während es im Uebrigen sehr spärlich mit langen, dünnen Haaren besetzt ist. Dieses Basalglied wird immer nach innen zu weit überragt durch den 2. Stammabschnitt, der durch eine tiefe Einschnürung sich deutlich in die beiden, dicht mit Borsten besetzten Ladenstücke zerlegt. Der distale Abschnitt des Endopoditen wird repräsentirt durch einen kleinen, eingliedrigen Palpus, der von geringerer Grösse ist als jener an der 1. Maxille und an seiner Spitze mehrere Haare trägt.

An das 2. Stammglied setzt sich nach aussen eine halbmondförmige, segelartige Lamelle an. Sie erscheint nach vorn zu einer

schmälern, abgestumpften Partie ausgezogen und verbreitert sich allmählich nach hinten zu. Ihr freier Rand ist dicht mit langen Wimperhaaren besetzt. Ueber die morphologische Auffassung derselben gehen die Anschauungen der Autoren noch aus einander. HUXLEY (1881, p. 144) bezeichnet dieselbe als Scaphognathit und neigt der Auffassung zu, dass sie entweder ein Epipodit mit sehr vergrössertem vordern basalen Fortsatz sei oder das Aequivalent eines Epipoditen und Exopoditen zugleich darstellt. BOAS (1883, p. 498) und CLAUS (1876, p. 34 ff.) dagegen betrachten dieselbe als einen mächtig entfaltenen Exopoditen, für welche Deutung vor allem der Ursprung des 2. Stammglieds spricht. Offenbar hat diese „Athemplatte“ auch nie als Epipodit, also als Kieme fungirt; sie erscheint vielmehr speciell angepasst, um den Abschluss der Kiemenhöhle nach vorn zu bewirken und durch ihre Bewegungen die Circulation des Athemwassers in der Kiemenhöhle zu veranlassen. Auf diese ihr eigenthümliche physiologische Rolle deuten auch die Muskelbündel hin, die vom Aussenrande des 2. Stammgliedes radiär in dieselbe einstrahlen.

#### Die 1. Maxillarfüsse.

(Fig. 7.)

Die 1. Kieferfüsse stimmen mit den 2. Maxillen noch in der Ausbildung von Kauladen an den beiden Stammgliedern überein, stellen sich aber im Uebrigen als eine Uebergangsbildung zum 2. Kieferfuss dar. Das Coxalglied<sup>1)</sup> ist nur im obern Drittel mit längern Haaren besetzt, während die ungetheilte Basis sich mächtig entfaltet und durch ihren dicht beborsteten Schneidenrand eine wesentliche Rolle als Kauwerkzeug spielt. Eine Reihe von Haaren, die nach unten an Länge zunehmen, zieht sich immer quer über das Glied, wie auch die Coxa mit kleinen Härchen zahlreich besetzt ist. Der Palpus ist ansehnlicher entwickelt als bei den vorausgehenden Gliedmaassen und zeigt 3—4 leichte Einschnürungen des Chitins, dagegen keinen vollkommenen Zerfall in einzelne Glieder. Am distalen Ende trägt er eine ansehnliche Tastborste; sein Innenrand ist reich mit Haaren besetzt. Der Exopodit ist an seiner Basis zu einer umfangreichen, lamellosen Platte verbreitert, deren Aussenseite mit langen Fiederborsten geziert ist, und läuft in einen langen, geisselförmigen Anhang aus. Nach den Abbildungen im „Challenger-Report“ zu

1) Ich bezeichne die 7 Glieder des Endopoditen in der Folge wie üblich als Coxa, Basis, Ischium, Merus, Carpus, Propodus, Dactylus.

schliessen, ist dieser bei *Plesionika uniproducta* nicht in einzelne Glieder zerfallen. Das Flagellum der vorliegenden Art ist deutlich in eine grössere Anzahl einzelner Glieder, gegen 25, zerfallen und reichlich mit Haaren besetzt.

Der von der Coxa entspringende Epipodit hat eine für das Genus *Plesionika* charakteristische Ausgestaltung erfahren. Während er bei dem nächst verwandten Genus *Heterocarpus* gänzlich mangelt, hat sich die bei dem Genus *Hetairus* aus der Familie der *Hippolytidae* anbahnende Differenzirung hier so weit vollendet, dass er deutlich in einen grössern, beilförmig zugespitzten vordern Lappen und einen kleinern, abgestumpften hintern zerfällt. Wir haben hier ein Merkmal vor uns, das sehr wohl bei der Aufstellung der Gattungsmerkmale Verwendung finden könnte. In ähnlicher Weise dürften sich bei einem vergleichend-morphologischen Studium noch andere Merkmale ergeben, die für den Systematiker werthvolle Fingerzeige zur Umgrenzung der Gattungen und Arten liefern dürften, wie denn überhaupt, abgesehen von dem Mandibelpalpus, die charakteristischen Ausprägungen der folgenden Extremitäten noch zu wenig für die Systematik bisher ausgebeutet worden sind.

## Die 2. Maxillarfüsse.

(Fig. 8.)

Von allen Beinpaaren der Brust hat wohl der 2. Kieferfuss die originellste Umgestaltung erfahren, wenn er auch die ursprüngliche Form der Spaltgliedmaasse am besten bewahrt hat. Er ist ungefähr von derselben Grösse wie der 1. Kieferfuss, aber gedrungner und zeigt deutlich die bereits bei den Euphausiden sich anbahnende und für alle Decapoden so charakteristische, knieförmige Haltung des Hauptastes, indem Propodus und Dactylus retrovertirt sind. Während die Grenze zwischen Coxa und Basis nur unvollkommen zu erkennen ist, sind letztere und Ischium vollkommen mit einander verschmolzen, wenn auch die Chitingrenze angedeutet erscheint. Eine eigentliche Lacinia ist am Basalglied nicht mehr entwickelt, wohl aber ist der gesammte Innenrand der 3 Glieder reichlich mit Haaren besetzt. Basis, Ischium und Merus sind ungefähr gleich lang, während der Carpus ausserordentlich klein ist. An ihm articulirt der mächtig entwickelte Propodus, an den sich ein kleiner, ovaler Dactylus ansetzt. Die von SPENCE BATE für *Plesionika uniproducta* gegebene Abbildung des 2. Kieferfusses (tab. 113, fig. 1 h) giebt die Verhältnisse nur sehr oberflächlich wieder. Die dort fehlende Grenze zwischen Carpus und

Propodus ist immer scharf ausgeprägt, die Abductoren und Adductoren für die beiden Terminalglieder sind kräftig entwickelt. Der Propodus erreicht die Länge der 3 vorausgehenden Glieder zusammengekommen. Seine mediane Seite ist sammt dem Dactylus dicht mit zahlreichen Borsten besetzt. Allgemein wird der 2. Kieferfuss als ein Greifapparat gedeutet, bestimmt, die Nahrung den eigentlichen Kiefern zuzuführen. Dieser Aufgabe erscheint er auch im vorliegenden Fall gut angepasst.

Die übrigen Verhältnisse des Fusses sind durchsichtig. Der Exopodit, hier nicht in Schaft und Geißel gegliedert, wie am 1. Kieferfuss, stellt sich dar als eine schlanke, peitschenförmige Geißel, die namentlich am Ende bewimpert ist. Vom Coxalglied entspringt ein Epipodit, in seiner Figuration an den hintern Lappen des vorausgehenden Epipoditen erinnernd, und eine aus zahlreichen, etwa 30 bis 40 Kiemenschläuchen bestehende Podobranche.

### Die 3. Maxillarfüsse.

(Fig. 9.)

Der 3. Kieferfuss erinnert in seiner Gesamterscheinung bereits durchaus an die folgenden Gehfüsse. Er ist lang, dünn und fussförmig gestaltet, erreicht indessen nicht ganz die Länge des 1. Rumpffusses. Er besteht nur aus 6 Gliedern, da der Dactylus fehlt, wie auch SPENCE BATE hervorhebt. Die Grenzen zwischen dem 2., 3. und 4. Glied sind aber sehr undeutlich. Das 2. kennzeichnet sich dadurch, dass von ihm ein Exopodit entspringt. Dieser besteht aus einem kurzen Basalglied und einer mit Wimpern besetzten Geißel, die nahezu die halbe Länge des Merus erreicht. Merkwürdiger Weise scheint derselbe von SPENCE BATE vollständig übersehen worden zu sein, da er angiebt (1888, p. 640), dass das 2. Paar der Gnathopoden, die unsern 3. Kieferfüssen entsprechen, bei *Plesionika* keine Basephyse trage, welche Bezeichnung synonym ist mit unsern Exopoditen. Am Coxalglied findet sich ein sehr reducirter Epipodit. Carpus und Propodus sind auf der vordern Seite dicht mit kurzen, borstenartigen Haaren besetzt, der Merus dagegen sehr spärlich behaart. Die Aehnlichkeit des 3. Kieferfusses mit den folgenden Rumpffüssen ist so auffällig, dass der unbefangene Beobachter unserer vorliegenden Garneele 6 Beinpaare zuschreiben möchte. CLAUS hat bereits vor langer Zeit darauf hingewiesen (1876, p. 43), dass bei vielen Garneelen der Name „Decapoda“ als ein Zugeständniss erscheint, das man „der Theorie zuliebe“ bringt, dass es z. B. für *Penaeus* und seine Verwandten zu-

treffender wäre, ihnen 6 Beinpaare zuzuschreiben, ein langes vorderes mit wohl entwickelter Geißel, 3 nachfolgende, mit Scheeren bewaffnete und 2 kürzere, mit Klauen endigende. Aehnlich könnte man auch in der *Pandalus*-Gruppe verfahren, da am 3. „Kieferfuss“ von den Beziehungen zur Nahrungsaufnahme und -verarbeitung, die doch der Name involvirt, nichts zu erkennen ist. Dies würde den thatsächlichen Verhältnissen immer noch besser entsprechen, als z. B. die von SPENCE BATE auch für das Challenger-Werk eingeführte Bezeichnungsweise. Dieser zieht bekanntlich den 1. Kieferfuss mit zu den beiden Maxillen und vereinigt ihn mit diesen als 1.—3. Stagnopoden, denen er dann den 2. und 3. Kieferfuss als 1. und 2. Gnathopoden entgegensehrt. Dadurch kommen diese beiden Extremitäten in einen in Wirklichkeit gar nicht existirenden Gegensatz sowohl zu dem vorausgehenden 1. Kieferfuss wie zu den folgenden Rumpffüssen. Den einzig richtigen Weg hat hier zuerst CLAUS gewiesen, indem er zeigte, dass bei allen Malakostraken die 8 auf die beiden Maxillen folgenden Extremitäten eine zusammengehörige Gruppe darstellen. Für die einzelnen Ordnungen und Familien wird dann nachzuweisen sein, in welcher Weise und Anzahl die vordern Paare dieser Thoraxfüsse umgestaltet und als „Kieferfüsse“ zu den Nahrungsfunktionen in Beziehung getreten sind.

### Die Rumpffüsse.

(Fig. 10—12.)

Ueber die 5 folgenden Rumpffusspaare ist wenig Eigenthümliches hervorzuheben. Ein Exopodit ist an sämtlichen verschwunden; ebenso fehlt ein Epipodit. Die ursprüngliche Siebenzahl der Endopoditenglieder ist an keinem Fuss mehr vorhanden. Der 1. Rumpffuss ist scheinbar nur 4gliedrig, indem das 2.—5. Glied zu einem Ganzen fest verbunden sind. Merus und Carpus sind dabei in eigenthümlicher Weise in einander verschränkt. Die Behaarung ist sehr spärlich, nur der Dactylus erscheint etwas reichlicher mit sehr feinen Härchen ausgestattet.

Der 2. Rumpffuss ist am abweichendsten gebaut. Er ist der einzige, der mit einer, wenn auch ausserordentlich kleinen, Scheere versehen ist. Besonders bemerkenswerth ist er durch seinen Carpus, der in eine grosse Anzahl einzelner Glieder zerfallen ist. Ich zähle deren ungefähr 23. Die Glieder nehmen nach dem distalen Ende zu an Länge ab; auch sind nur ungefähr die letzten 10 frei gegen einander beweglich; proximalwärts wird die Gliederung immer undeutlicher.

Die einzelnen Glieder stecken wie die Theile eines Fernrohrs in einander, so dass eine Winkelstellung derselben unmöglich ist. Das letzte Carpalglied, gegenüber den vorausgehenden etwas verlängert, sowie der Propodus, an dem der kleine Dactylus als bewegliches Scheerenglied articulirt, sind mit zahlreichen Haaren besetzt, die dicht gedrängt in mehreren Büscheln zusammenstehen. Da ich ins besondere diese Sinnespinsel genauer untersucht habe, so werde ich, um unnöthige Wiederholungen zu vermeiden, die Detailschilderung über ihre Anordnung gelegentlich der Besprechung ihrer Innervationsverhältnisse folgen lassen.

SPENCE BATE hat als Gattungsmerkmal für *Plesionika* angegeben, dass das 2. Paar der Pereiopoden ungleich in der Länge sei. Für die vorliegende Art stimmt dieses Merkmal nicht zu, da beide gleich lang sind, so dass es nicht aufrecht erhalten werden kann.

Die letzten 3 Pereiopodenpaare sind einfache Gehfüsse, die besonders durch die grosse Länge ihrer Carpal- und Propodalglieder imponiren. Sie bestehen aus 5 Gliedern, da das 2.—4. Glied in eins verschmolzen sind. Der Propodus nimmt dabei vom 3.—5. Bein in viel stärkerem Verhältniss an Länge zu als der Carpus.

Ich ermittle an einem ausgewachsenen Weibchen, dessen Kopfbrustlänge mit Einschluss des Rostrums 53,7 mm beträgt, folgende Längen für die einzelnen Glieder:

	Basis + Ischium + Merus mm	Carpus mm	Propodus mm	Dactylus mm	Gesammt- länge mm
3. Kieferfuss	16,8	9,2	7,5	—	33,5
1. Rumpffuss	18,3		12,4	5,2	37,9
2. "	9,0	7,6	13,0	2,0	32,4
3. "	28,0	17,6	11,8	2,8	60,2
4. "	24,1	17,9	20,1	2,1	63,2
5. "	22,6	20,0	32,0	2,0	76,6

Der Merus ist auf seiner hintern Seite mit einer Anzahl kleiner, spitzer Dornen, 9—10 in wechselnden Abständen, bewaffnet. Die Behaarung ist sehr spärlich. Abgesehen von einigen Büscheln, die sich an Coxa und Basis finden, ist nur das distale Ende des Propodus mit einigen Haaren ausgestattet.

## Die Füsse des Abdomens.

(Fig. 13—18.)

Die Pleopoden, auf der Ventralseite des Abdomens entspringend, zeigen das für Decapoden typische Verhalten. Sie bestehen aus einem unpaaren, 2gliedrigen Stamm und 2 blättrigen Aesten, die sich demselben anfügen. Das 1. Stammglied ist sehr kurz und tief in das Segment eingesenkt, während das 2. eine beträchtliche Länge (8 mm) erreicht. Die Endäste sind als lange, schmale, zugespitzte Blätter entwickelt, der Exopodit etwas länger als der Endopodit und an ihren Rändern mit langen Schwimmborsten besetzt. Nahe der Basis des innern Astes entspringt ein kleiner Anhang, der sich an seinem Ende verbreitert und hier an seinem medianen Rande mit einer Anzahl kleiner Chitinhäkchen besetzt ist. Er ist fest mit dem entsprechenden Anhang der andern Seite verkettet. Diese Einrichtung ist dahin zu deuten, dass in Folge dieser Verankerung die entsprechenden Gliedmaassen der linken und rechten Körperseite gleichsinnige Bewegungen auszuführen im Stande sind. Nach dem eben geschilderten Schema sind der 3.—5. Pleopod des Männchens und der 2.—5. Pleopod des Weibchens gebaut. Das 1. und 2. Abdominalbein des Männchens dagegen, sowie das 1. des Weibchens weisen auch bei der vorliegenden Art Abweichungen in dem Bau des innern Astes auf. Der innere Ast des 1. Abdominalbeins des Weibchens entspricht noch am meisten der typischen Form (Fig. 17), unterscheidet sich aber durch seine geringere Grösse, endet auch nicht so scharf zugespitzt, sondern mehr abgerundet. Er ist ebenfalls mit langen Schwimmhaaren besetzt, an denen wie an den folgenden Pleopoden die Eier getragen werden. Diese geringere Ausbildung des innern Astes ist wohl lediglich als eine Rückbildungserscheinung zu betrachten, in ähnlicher Weise, wie dies GROBBEN (1878, p. 77) bei den Weibchen von *Virbius*, *Alpheus* und *Palaemon* nachwies. Hinweisen möchte ich indessen auf die etwas veränderte Muskelanordnung. Während bei den übrigen Endopoditen die Muskelfasern von der gesammten Basis breit einstrahlen, so hier von dem innern Winkel. Eine ganz ähnliche Anordnung kehrt an dem entsprechenden Theil des Männchens wieder (Fig. 15), der von der gewöhnlichen Form weit abweicht. Er ist eine breite Platte, ungefähr trapezförmig gestaltet, mit sanft geschwungenen Rändern. Nur sein Aussenrand trägt gewöhnliche Haare, während der Innenrand durch andere Bildungen ausgezeichnet ist. Die kurze Seite trägt eine grössere Anzahl kleiner Chitinhäkchen, der Innenrand kräftige, dorn-

artige Stacheln, die proximalwärts an Grösse abnehmen. Er wird bekanntlich allgemein bei den Decapoden im Dienste der Begattung verworther. Diese secundären Geschlechtscharaktere erstrecken sich auch noch auf den 2. Abdominalfuss des Männchens, indem hier ausser der Appendix interna noch ein kurzer, accessorischer Nebenast entwickelt ist, der ebenfalls an der Basis des Endopoditen entspringt und mit starren, langen Borsten besetzt ist (Fig. 16b). Er wurde von GROBBEN in ganz ähnlicher Ausbildung bei *Alpheus*, *Palaemon* nachgewiesen (s. GROBBEN, 1878, tab. 6, fig. 11b).

An den folgenden Pleopoden vermag ich keine weitem secundären Geschlechtsunterschiede aufzufinden.

Die Pleopoden des 6. Paares vereinigen sich mit dem Telson zur Bildung der typischen Schwanzflosse. Das Telson erinnert durchaus an dasjenige der von SPENCE BATE als *Plesionika spinipes* geschilderten Art. Es ist schlank, an seinem Ende mit 4 kurzen Stacheln bewaffnet und mit 3 weitem am dorso-lateralen Rande. Von den beiden als breite Blätter entwickelten Uropoden erreicht der äussere nahezu die Länge des Telsons. Beide sind bis auf den Aussenrand des äussern Uropoden mit langen Schwimmborsten ausgestattet (Fig. 18).

## II. Hautsinnesorgane von *Plesionika*.

### 1. Untersuchungsmethode.

Die Angaben der meisten Autoren, welche Tastorgane und deren Innervirung bei Crustaceen schildern, sind gelegentliche und erstrecken sich zumeist auf die niedern Gruppen der Entomostraken, deren Vertreter sich durch ihre zarte Durchsichtigkeit auszeichnen und daher in toto unter dem Mikroskop untersucht werden können. Aus dem Kreise der Malakostraken liegen dagegen nur sehr wenige Gesamtuntersuchungen vor. Die speciellen Darlegungen, die VOM RATH in seiner allgemeinen Darstellung: „Zur Kenntniss der Hautsinnesorgane der Crustaceen“ in: Zool. Anz., 1891 in Aussicht gestellt hatte, sind leider in Folge des frühen Todes des um die Erforschung des peripheren Nervensystems der Arthropoden so hoch verdienten Forschers ausgeblieben. Eingehender sind von höhern Krebsen nur *Astacus* und *Palaemon* untersucht worden. Mir kam es bei der vorliegenden Art darauf an, in systematischer Weise die sämtlichen mit Haaren besetzten Theile des Körpers der Untersuchung zu unterwerfen und auf Schnittserien näher zu studiren. Das Schneiden der Arthropoden ist bei ihrem harten Chitinpanzer indess immer mit grossen Schwierig-

keiten verknüpft, da das spröde Chitin beständig einreißt und abspaltert. Die mikroskopischen Zeichnungen sind daher in der Weise angefertigt, dass ich zunächst nach dem in Benzol oder Glycerin aufgehellten Präparat die äussern Contouren zeichnete und in diese dann die mikroskopischen Einzelheiten eintrug. Meine Versuche, das Chitin mit Eau de Javelle bezw. Eau de Labarraque zu erweichen, blieben gänzlich erfolglos, da selbst in sehr verdünnten Lösungen die Gewebe zerstört waren, bevor das Chitin angegriffen wurde. Grössern Erfolg hat man, wenn man durch glücklichen Zufall ein Exemplar schneidet, das kurz nach der Häutung getödtet wurde und bei dem die neue Chitinlage daher noch nicht die entsprechende Härte und Sprödigkeit erlangt hat. Die durchschnittliche Schnittstärke betrug daher auch  $10\ \mu$ , was bei stärkern Vergrösserungen sehr störend wirkt; nur in wenigen günstigen Fällen, so an der Athemplatte der 2. Maxille, ist es mir gelungen, Schnitte von  $7\ \mu$  und  $5\ \mu$  Stärke herzustellen. Zum Einschmelzen verwendete ich stets das härteste Paraffin ( $60^{\circ}\text{ C}$  Schmp.). Da das Material in 80proc. Alkohol conservirt war, ist es mir leider nicht möglich gewesen, die neuern Methoden der Nervenuntersuchung, die EHRlich'sche Methylenblaufärbung und die Chromsilbermethode in Anwendung zu bringen. Ich benutzte als Färbemittel namentlich Hämatoxylin (BÖHMER) und Säurekarmin. Sehr klare und deutliche Bilder erhielt ich mit der HEIDENHAIN'schen Färbemethode (24 Stunden in der Eisenalaunlösung, 6 Stunden in der Farbe). Da das Plasma der Gewebe sich schwer färbt, versuchte ich hin und wieder eine leichte Nachfärbung mit Orange-G; ich habe aber immer gefunden, dass dieser Farbstoff die Gewebe sehr stark angreift und verändert.

## 2. Organe des Tastsinns.

In Folge der Starrheit des Chitinpanzers, der den gesammten Körper der Crustaceen einhüllt, kann eine Sinneswahrnehmung mit Ausnahme des Sehens nur durch besondere Hautgebilde vermittelt werden. Von jeher hat man denn auch die auf zahlreiche Stellen des Crustaceenkörpers vertheilten Haare, welche der Chitinoberfläche beweglich eingelenkt sind und durch einen Porenkanal mit dem darunter liegenden lebenden Gewebe in Verbindung stehen, als die eigentlichen Perceptionsorgane des Tastsinns angesprochen. A priori ist dabei für den Tastsinn der Umstand wichtig, dass eine directe Berührung des Nerven mit dem zu betastenden Gegenstand nicht vorausgesetzt zu werden braucht, dass also die Tastorgane an der Spitze geschlossen

sein werden im Gegensatz zu den Organen des Geruchs und Geschmacks, bei denen die Reizung auf chemischem Wege erfolgt. Hier glaubt man im Allgemeinen, dass sie geöffnet sein müssen, um den zu schmeckenden Stoffen das Eindringen zu ermöglichen. Unter den Hautgebilden, von denen wir von vorn herein geneigt sein werden, sie mit dem Tastsinn in Beziehung zu bringen, lassen sich auch bei unserm vorliegenden Decapoden mehrere Typen unterscheiden:

### 1. Einfache, unverzweigte Haare.

Sie finden sich, wie ich dies bereits im ersten Theil genauer aufgewiesen habe, zahlreich an dem Endglied des Mandibeltasters, den Palpen der beiden Maxillen, den Geisseln der beiden ersten Kieferfüsse. Zu ihnen gehören auch die Haare, die in zierlichen Pinseln angeordnet an den Endgliedern des 2. Thoraxfusses stehen. Sie sind an der Basis nicht angeschwollen, sondern besitzen eine ungefähr gleich bleibende lichte Weite. Ihre Länge und Stärke kann wechseln. Von sehr langen, fadenförmigen Formen finden sich alle Uebergänge bis zu kleinen, mehr dornartigen. Auch zu den stärkern Cuticulargebilden, die wir dann als Stacheln, Dornen zu bezeichnen pflegen und aus denen sich die Bewaffnung der Kieferladen zusammensetzt, finden sich alle Stufen des Uebergangs. Eine besondere Abart stellen auch die mit kleinen Widerhäkchen versehenen, etwas stärker chitinisirten Haare dar, die ich an verschiedenen Körperstellen namhaft gemacht habe.

### 2. Fiederborsten.

Sie sind ausserordentlich weit verbreitet; sie zieren den Aussenrand der Athemplatte, der 2. Maxille, den Exopoditen des 1. Kieferfusses, die Endäste der Pleopoden, insbesondere auch die Seitentheile des Schwanzfächers und den Innenrand der Antennenschuppe. Das Haar ist immer an seiner Basis kolbig angeschwollen (s. Fig. 19), bevor es mit einer leichten Einschnürung dem Porencanal aufsitzt. Das Chitin ist an der Einschnürungsstelle stets schwächer entwickelt, wodurch die freie Beweglichkeit des Haares ermöglicht wird. Von der Basis nach der Spitze zu nimmt das Chitin allmählich an Stärke ab. Einen Zerfall in ein stärker chitinisirtes proximales Stück und eine mehr blasse, dünnwandige Partie, die sich durch eine leichte Abschnürung von einander absetzen, wie es sonst wohl beschrieben worden ist<sup>1)</sup>, habe ich nicht beobachten können. Dagegen zeigt sich

1) Siehe VOM RATH 1894, fig. 4.

immer in so fern ein Unterschied, als der basale Theil aus einem Chitinstück besteht, während das distale Ende, ungefähr die obere Hälfte, in zahlreiche kurze Glieder zerfällt. Diese Haare sind ohne Ausnahme 2zeilig befiedert. Sogenannte Halbfiederborsten, wie sie sonst bei zahlreichen Crustaceen vorkommen, habe ich dagegen niemals beobachtet.

Obwohl die einzelnen Gliedmaassen überaus reichlich mit Haargebilden ausgestattet sind, so lässt sich doch für unsere Art eine gewisse Monotonie in ihrer Gestaltung nicht verkennen, wenn man sich die zahlreichen Formen vergegenwärtigt, wie sie als Fiederborsten, Halbfiederborsten, Kolben, Kegel, Keulen, Fäden, Zapfen, Griffel, Cylinder, Schläuche, Calceoli (bei Amphipoden) beschrieben worden sind. Die Decapoden scheinen hierin den Entomotraken nachzustehen. Ich erinnere nur an die Copepodenantenne mit ihren zahlreichen Uebergangsformen verschiedener Haargebilde. Vor allem habe ich auch jenen Typus nicht auffinden können, der sonst bei Decapoden beobachtet wird, nämlich Haare, welche in Folge ihrer charakteristischen Einlenkungsweise als Hörhaare zu betrachten sind. Diese sogenannten „freien Hörhaare“, wie sie von HENSEN (1863) insbesondere für die Caridea (*Crangon vulgaris*, *Palaemon*) am Schaft beider Fühlerpaare und den Uropoden nachgewiesen wurden, werden hier vermisst. Ich bemerke im Anschluss hieran, dass das typische Gehörorgan der Decapoden, welches im 1. Glied des innern Antennenpaares zu suchen wäre, bei *Plesionika* fehlt. Dieses Resultat war mir von vorn herein wahrscheinlich, da nach HENSEN ein solches auch bei *Pandalus* vermisst wird und erst durch SPENCE BATE das Genus *Pandalus* in die 3 Gattungen *Plesionika*, *Pandalus* und *Pandalopsis* zerlegt worden ist.

Ich wende mich nunmehr zur Schilderung der histologischen Verhältnisse, und zwar werde ich zunächst die Innervation der grossen zweitheiligen Fiederborsten besprechen. Untersucht man irgend einen mit Fiederborsten besetzten Körpertheil, z. B. die Schuppe der 2. Antenne, nach vorheriger Aufhellung in Glycerin oder besser in Benzol, so sieht man nach den Ursprungsstellen der Haare lang ausgezogene, an denselben sich verbreiternde, dunkle Gewebebrücken verlaufen (Fig. 23), die sich auf eine ziemliche Entfernung im Gewebe verfolgen lassen, um alsdann weiterhin zu verschwinden. Zwischen diesen verlaufen meist sehr hell erscheinende Stränge, die nur bei sehr starker Lichtabblendung hervortreten, an der Basis der Haare umbiegen, um alsdann in das Haar selbst einzutreten und im Innern des Haar-

lumens als „Terminalstrang“ (VOM RATH) zu verlaufen. Im Gegensatz zu andern Haargebilden, wie z. B. den Dornen am Merus der Thoraxfüsse, die bei der Aufhellung einen gleichmässig hyalinen Inhalt zeigen, haben diese Terminalstränge ein streifiges Aussehen und heben sich daher deutlich von dem übrigen, mehr körnigen Haarinhalt ab. Sie erfüllen ungefähr  $\frac{1}{3}$  der lichten Weite. Durch diese Axencylinder sammt den darunter liegenden Zellengruppen sind diese Haare als spezifische Tastgebilde gekennzeichnet.

Weiteres liess sich am Totopräparat nicht feststellen; namentlich liess sich nichts sagen über den proximalen Verlauf der in die Haare eintretenden Stränge, da sie unter dem übrigen Gewebe verschwinden. Ueberraschende Aufschlüsse lieferten dagegen Schnittserien. Als wesentlich ergibt sich Folgendes:

Unterhalb jedes Haares liegt eine lang ausgezogene, bandförmige Gruppe von zusammengehörigen Zellen. Es ist das „Ganglion“ der Autoren. Dieses „Ganglion“ bildet die Fortsetzung eines vom Hauptnerven sich abzweigenden Nervenastes und schwillt nach der Haarbasis zu ganz allmählich an. Seine grösste Breite erreicht es nahe derselben, biegt hierauf sanft um, um sich dann unmittelbar in den Axencylinder des Haares fortzusetzen. Die Verbindung mit dem Hauptnerven ist nur an wenigen Stellen gut zu beobachten, z. B. in den Seitentheilen der Schwanzflosse (Fig. 21). Der in den Uropoden eintretende Nerv verläuft ungefähr in gleicher Entfernung von den beiden Seitenrändern und löst sich ganz allmählich auf, indem er sich zunächst in einzelne stärkere Bündel spaltet, die dann ihre Fasern zu jedem einzelnen Haar entsenden. In den blättrigen Endästen der Pleopoden dagegen ist der Zusammenhang schwer nachweisbar, weil sich die Nervenfasern fast gar nicht färben, das Ganglion sich ganz allmählich in die Tiefe senkt, daher bei Flachschnitten immer nur theilweise angeschnitten wird und der herantretende Nerv unter den reichlich einstrahlenden Muskelbündeln verschwindet (Fig. 19 *m*). In dessen scheint mir aus dem ganzen Verlauf und der Anordnung der Ganglien hervorzugehen, dass der eintretende Hauptnerv sich an der Basis sofort in zwei Hauptäste spaltet, die ungefähr parallel den Seitenrändern emporsteigen.

Die Anordnung der Ganglien ist an den einzelnen Körperstellen nahe übereinstimmend. In den Uropoden sowie in der Schuppe der 2. Antenne treten sie unter einem stumpfern Winkel an die Haare heran als z. B. in den Endästen der Pleopoden, wo sie in Folge der geringen Breite des Anhangs sich länger ausziehen und nahezu parallel

den Seitenrändern verlaufen. In der Athemplatte der 2. Maxille zeigen sie eine radiäre Anordnung. Ich gebe in Fig. 20 eine vergrösserte Abbildung derselben, in die die zugehörigen „Ganglien“ eingetragen sind.

Jedes Ganglion wird von den benachbarten durch mehr oder weniger breite Gewebsbrücken getrennt. Diese sind es, welche sich bereits an dem aufgehellten Totopräparat deutlich heraushoben. Dieses Gewebe gehört der Hypodermis an. Seine Kerne sind immer kleiner als die Ganglienzellenkerne und können schon in Folge ihres sehr dunkel gefärbten Kerninhalts mit denselben nicht verwechselt werden. Die Hypodermis ist meist von dem Chitin abgelöst und setzt sich continuirlich in das Haar fort. Bei Färbungen in toto zeigt sich namentlich der basale Theil des Haares sehr reichlich mit länglichen Kernen erfüllt. Indessen ist dabei kein Entscheid möglich, ob dieselben der Matrix oder dem Axencylinder angehören. Auf gut gelungenen Schnitten habe ich mit Sicherheit feststellen können, dass es sich hier immer um Kerne der in das Haar eintretenden Matrix handelt. CHUN erwähnt (1896, p. 93) einen Fall von den Nauplien der Lepaden, dass in den Axenfäden sämtlicher grosser Borsten des Exopoditen der 2. Antenne in geringer Entfernung von der Basis der Borste ovale Kerne in die Substanz des Axencylinders eingebettet liegen. Ich habe ein derartiges Verhalten nie beobachtet. Durchaus vermag ich also die Beobachtungen von CLAUS zu bestätigen, dass man in den als Tastgebilde aufzufassenden Haaren immer zwischen dem Terminalstrang (= Axencylinder von CLAUS), der die Fortsetzung des Ganglions bildet, und dem übrigen Haarinhalt, der als Abkömmling der Hypodermis zu betrachten ist, genau zu unterscheiden hat.

Betrachten wir nunmehr den wichtigsten Theil, das an der Haarbasis gelegene Ganglion selbst, so ist Folgendes zu berichten:

Das Ganglion wird eingehüllt von einer Scheide mit flach anliegenden, platt gedrückten Kernen. Ich bin im Zweifel, ob dieselbe als unmittelbare Fortsetzung der bindegewebigen Nervenscheide zu betrachten oder dem umgebenden Hypodermisgewebe zuzurechnen ist. Das Ganglion selbst besteht immer aus einer sehr grossen Anzahl von Zellen. Ich zähle durchschnittlich 30—40 Zellkerne, die zu einem Ganglion gehören. Die Kerne heben sich deutlich von den Kernen des umgebenden Hypodermisgewebes ab. In langen Reihen angeordnet, liegen sie zu 1—2 neben einander. Sie sind rundlich und zeichnen sich durch ihre relative Grösse aus. Ihr Durchmesser ist ebenfalls schwankend in den einzelnen Körperregionen. Er betrug in den Pleo-

poden durchschnittlich 0,0108 mm, in der Athemplatte der 2. Maxille 0,0144 mm, während die Hypodermiskerne 0,0072 mm massen. In dem im Uebrigen gleichmässig tingirten Kerninhalt sind immer mehrere glänzende Nucleoli nachweisbar. Die Zahl derselben schwankt ebenfalls. In der eben erwähnten Athemplatte waren es immer 1—2, in den Pleopoden fast durchgängig 3—4. Die zu den einzelnen Kernen gehörigen Zellgrenzen waren dagegen immer sehr verschwommen, eine Erscheinung, die immer wieder beobachtet wird (CHUN 1896, p. 115). Wie schon bemerkt, steht der proximale Theil des Ganglions mit dem Nerven in Verbindung. Wenn über die feinem histologischen Verhältnisse auch nur mit Hülfe der neuern Nervenuntersuchungsmethoden Aufschluss wird erlangt werden können, so habe ich doch so viel feststellen können, dass das Verhältniss des Nerven zu den Ganglienzellen kein so einfaches ist. Während man früher wohl annahm, dass der Nerv das Ganglion einfach durchsetzt, habe ich an günstigen Objecten deutlich beobachtet, wie der herantretende Nerv sich auffasert, um sich dann allmählich in dem mehr körnigen Inhalt des gangliösen Gewebes zu verlieren. Aehnlich beobachtet man am distalen Ende, wie einzelne Fibrillen sich sammeln und sich zu dem ins Haar eintretenden Terminalstrang zusammenlegen. Ein Umstand ist es, der neben der überaus regelmässigen, in allen Körperregionen wiederkehrenden Anordnung mit Nachdruck betont werden muss: es ist die überaus grosse Anzahl der das einzelne Haar versorgenden Ganglienzellen. Bei niedern Crustaceen sind es durchgehends wenigzellige Ganglien, die unterhalb eines Haares liegen. Bei Phyllopoden (*Branchipus*) sind die Ansichten der Autoren getheilt. Nach LEYDIG (1851, p. 294) und SPANGENBERG (1875, p. 28) gehören zu jedem Sinneshaar 2 hinter einander gelegene Ganglienzellen; CLAUS beobachtete nur eine (1885, p. 41), während VOM RATH (1891, p. 210) stets 3—4 zählte. Als extremsten Fall hat VOM RATH (1894, fig. 1) die Sinneshaare an den Rankenfüssen von *Lepas* beschrieben, die von einer einzigen grossen Ganglienzelle versorgt werden. Eine ähnlich monströse Entwicklung wie bei diesen Tiefseekrustern scheint bis jetzt noch nicht beobachtet zu sein, wie ich überhaupt, abgesehen von den Abbildungen, die VOM RATH 1894 für *Astacus*, *Squilla mantis*, *Lepas* gegeben hat, in der ganzen Literatur keine eingehendern Angaben und Abbildungen über die an den Mundwerkzeugen und Beinen der Decapoden auftretenden Sinneshaare gefunden habe.

Aehnliche Verhältnisse wie die eben geschilderten kehren in dem ganzen Kreis der Arthropoden wieder. Vergleicht man z. B. die hier

gegebenen Abbildungen mit jenen, die VOM RATH von den an der Unterlippe der Chilognathen auftretenden Sinnesorganen geliefert hat, so springt trotz der abweichenden topographischen Anordnung die principielle Uebereinstimmung sofort in die Augen. Dasselbe ergibt sich bei einem Vergleich mit jenen Sinnesorganen, die als Geruchskegel, Grubenkegel, Porenplatten u. s. w. von den verschiedenen Ordnungen der Insecten beschrieben und durch die zahlreichen Arbeiten von NAGEL, KRÄPELIN, LEYDIG, VOM RATH, BOLLES LEE, WEINLAND, RULAND, HAUSER, CHILD etc. näher bekannt geworden sind. Immer handelt es sich um eine unterhalb des Sinnesorgans gelegene gangliöse Anschwellung des Nerven, welche dann distalwärts in das Sinnesorgan einen Terminalstrang entsendet. Aber eben diese Ganglienzellen und die Natur des in das Haar eintretenden Terminalstrangs sind seit Langem der Gegenstand lebhafter Controverse gewesen.

Es erscheint mir hier der richtige Ort, die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse nochmals kurz zu recapituliren. Ich kann mich dabei kürzer fassen, da in Folge der Auseinandersetzungen zwischen CLAUS und VOM RATH diese Autoren ihre wichtigsten Resultate zusammengefasst und die gegentheiligen Standpunkte genau präcisirt haben.

Von den ältern Forschern hat unstreitig LEYDIG das grösste Verdienst, als erster die Hautsinnesorgane der Arthropoden genauer studirt zu haben; aber er konnte immer nur beobachten, „wie Nerven ihre Richtung gegen die Hautanhänge nehmen, um an denselben gangliös zu enden“. Nach ihm besteht zwischen den gewöhnlichen Haaren und Borsten und den Tastborsten kein Unterschied: das Innere zeigt eine helle Substanz, die von Wabenlinien durchsetzt sein kann und dem Hyaloplasma gleich zu setzen ist. Diesen Standpunkt hat LEYDIG bis in neuere Zeit (1887) aufrecht erhalten. Bezüglich des Verhaltens des Nerven zur Borste bemerkt er hier, dass der für einen Nerven gehaltene innere Faden der Borste ein Ausläufer der zelligen Matrix sei und dass nur in so fern ein Zusammenhang des Innenfadens der Borste mit dem Nerven anzunehmen ist, als das Hyaloplasma des Nerven in die streifige Substanz der Matrixlage und damit in die Borste überfliessen könne.

Im Gegensatz zu LEYDIG war es vor allem C. CLAUS, der in seinen mannigfaltigen Arbeiten, die sich auf die verschiedensten Vertreter unserer Thierclassen beziehen, den Nachweis führte, „dass der Nerv nicht nur an die Basis der Borste herantritt, sondern sich unmittelbar in den feinstreifigen Inhalt derselben fortsetzt“ (siehe CLAUS 1860, p. 235;

1863, p. 53; 1875, p. 24; 1876, p. 379; 1879, p. 10; 1885, p. 41; 1887, p. 17 ff.; 1891, p. 35 ff.). Ferner wies CLAUS nach, dass auch die Matrixzellen mit ihren Fortsätzen sich in das Innere des Haares erstrecken. Die an der Haarbasis gelegenen Zellen werden von ihm als Ganglienzellen bezeichnet. Nach seiner Anschauung durchsetzt der herantretende Nerv das Ganglion, wobei dessen einzelne Zellen wie die Beeren einer Traube den einzelnen Nervenfibrillen ansitzen, und tritt als „Axencylinder“ in das Haar ein. Dieser ist also rein nervöser Natur.

Zu völlig neuer Auffassung gelangte dagegen VOM RATH in seinen verschiedenen Arbeiten. Nach ihm ist das Verhältniss zwischen Nerv und Ganglienzelle viel verwickelter. Der Nerv durchsetzt nicht einfach das Ganglion, sondern fasert sich unterhalb desselben auf und umspinnt mit seinen feinen Endfasern die einzelnen Zellen. Am distalen Ende entsenden die Ganglienzellen protoplasmatische Ausläufer, die sich zusammenlegen und als „Terminalstrang“ in das Haar eintreten. Der Terminalstrang besteht daher auch nicht aus einem eigentlichen Nerven, sondern aus den vereinigten Plasmafortsätzen sensibler Zellen. Die Ganglienzellen der Autoren sind daher nach VOM RATH als Sinneszellen zu bezeichnen, d. h. sie stellen percipirende Epithelzellen dar. Diese Deutung ist deswegen sympathisch, weil dadurch die Möglichkeit gegeben wird, die Perception von Reizen bei den Arthropoden in ähnlicher Weise aufzufassen wie bei sämtlichen übrigen Metazoen. Bei diesen, insbesondere auch den Vertebraten, herrscht wohl allgemein die Ansicht, dass die Reizperception immer durch eine in besonderer Weise modificirte Epithelzelle erfolgt, während dem Nerven nur die Weiterleitung des Reizes zukommt.

Auf Grund seiner Versuche mit der Methylenblaufärbung und dem Chromsilberverfahren kam dann VOM RATH (1894) dazu, diese seine ursprüngliche Anschauung nicht unwesentlich zu modificiren. Der an die Sinneszellen herantretende Nerv fasert sich nicht an ihnen auf, um sie mit seinen Endverzweigungen zu umspinnen, sondern die Sinneszelle entsendet einen distalen Fortsatz in das Haar (Terminalstrang) und einen sehr langen proximalen in das centrale Nervensystem. Dort tritt derselbe nicht mit einer Ganglienzelle in Verbindung, sondern endet frei unter Bildung einer feinen Endverzweigung (VOM RATH, 1894, fig. 3). Die Sinneszelle ist besser als Sinnesnervenzelle zu bezeichnen.

Mir erscheint durch diese Deutung der Gegensatz zwischen Ganglienzelle und Sinneszelle verwischt; denn es dürfte schwer halten,

Criteria zu finden, um diese „Sinnesnervenzelle“ von einer peripher gelegenen Ganglienzelle scharf abzugrenzen, wenn man nicht geltend machen will, dass sie genetisch im letzten Grunde als eine umgewandelte Hypodermiszelle aufzufassen ist. Auch bleibt es ganz ins Belieben gestellt, ob man den distalen Fortsatz in das Haar nicht mit demselben Recht als rein nervös in Anspruch nehmen will wie den proximalen Ausläufer. Wie ich schon oben ausführte, habe ich nur beobachten können, wie der herantretende Nerv sich auffasert und die einzelnen Fibrillen in dem gangliösen Gewebe verschwinden, um sich am andern Ende in ähnlicher Weise wieder zum Terminalstrang zu sammeln. Ich möchte daher, so lange nicht weitere Versuche mit dem Chromsilberverfahren die VOM RATH'sche Auffassung der Sinnesnervenzelle gerechtfertigt erscheinen lassen, vorläufig an seiner ältern Auffassung festhalten und die Zellen als „Sinneszellen“ in dem oben bezeichneten Sinne betrachten. Als solche habe ich sie auch auf den Abbildungen bezeichnet. Zu dieser Auffassung werde ich auch gedrängt durch die Ergebnisse der Untersuchung der Geruchsorgane, wo man, wie sich später zeigen wird, genau zwischen diesen Sinneszellen und peripheren Ganglienzellen unterscheiden muss.

In Fig. 19 bilde ich einen Theil des Exopoditen des 3. Pleopoden ab, in Fig. 21 ist ein Stück aus dem äussern Uropoden wiedergegeben. Die übereinstimmende Bauart, bis auf die hervorgehobenen geringfügigen Unterschiede, ist in die Augen springend. Fig. 22 giebt den vordern Theil der Athemplatte der 2. Maxille wieder, die in Folge ihrer dünnen Beschaffenheit ein besonders geeignetes Untersuchungsobject bot. Der Schnitt ist nicht vollständig parallel der Fläche, sondern etwas schräg geführt; er zeigt daher auch die auf der linken Seite gelegenen Ganglien nur nahe der Haarbasis angeschnitten. Dieselben Verhältnisse kehren wieder an den Fiederborsten der Basalglieder des innern Antennenpaares, an der Schuppe der 2. Antenne, die auf ihrem Innenrand ebenfalls mit langen Fiederborsten besetzt ist; ferner am Exopoditen des 1. Maxillarfusses; an sämtlichen Endopoditen und Exopoditen der Pleopoden einschliesslich den Seitentheilen der Schwanzflosse. Das Ergebniss der bisherigen Untersuchung lässt sich also dahin zusammenfassen:

Alle an den verschiedenen Körpertheilen auftretenden Fiederborsten stellen sensible, der Perception von Tastreizen dienende Organe dar.

Ich komme nunmehr zur Besprechung der übrigen, einfach gebauten Haare, die dem ersten von mir oben bezeichneten Typus an-

gehören. Eingehender habe ich die Verhältnisse am 2. Rumpffuss studirt. Dieser weicht von den übrigen dadurch ab, dass der Carpus, wie bereits hervorgehoben, in eine grössere Anzahl von Gliedern zerfallen ist, der Dactylus als bewegliches Scheerenglied am Propodus articulirt. Diese letzten Glieder sind mit zahlreichen Haaren besetzt, die in zierlichen Pinseln angeordnet sind (siehe Fig. 24). Die zwei stärksten derselben finden sich am letzten Carpalglied, das ungefähr die 3fache Länge der vorausgehenden Glieder erreicht. Am distalen Ende desselben entspringen auf 2 Feldern 2 mächtige Büschel, deren jeder aus 80—90 Haaren besteht. Das Glied zeigt hier ungefähr einen elliptischen Querschnitt, und die Ursprungsstellen der Haare liegen auf den schmalen, nach vorn und hinten gerichteten Seiten der Ellipse. Die Haare entspringen nicht alle in derselben Höhe, was für das Verständniss der Querschnitte wichtig ist. Die folgenden Haarpinsel erreichen lange nicht die Mächtigkeit der eben besprochenen. Der Propodus zeigt deren noch 4: zunächst 2 ungefähr in seiner halben Länge in der Nähe der Ansatzstelle des Dactylus; ferner ist sein Innenrand in der halben Dactylushöhe sehr reichlich mit Haaren ausgestattet, und als Abschluss des Ganzen werden endlich die Spitzen der beiden Glieder von 2 kleinen Haarpinseln überragt, also eine überaus reiche Ausstattung, die bei der dürftigen Behaarung der übrigen Thoraxfüsse um so mehr ins Auge fällt. Ich vermuthete von Anfang an, dass sich unter jedem Haarpinsel eine mächtig entwickelte Gruppe von Sinneszellen würde nachweisen lassen. Auf Längsschnitten, die ich zunächst herstellte, ergab sich Folgendes (Fig. 28):

Vor allem fällt der mächtige Nerv, der im Bein emporsteigt, in die Augen. Er besitzt zahlreiche kleine, längliche und immer sehr dunkel gefärbte Kerne, die nach den Untersuchungen von RETZIUS als der Myelinscheide angehörig zu betrachten sind, welche die Fibrillen der Arthropodennerven umgiebt. Im vorletzten Carpalglied zweigen sich 2 ansehnliche Zellengruppen ab, die schräg nach oben nach den Ursprungsstellen der Haare hinziehen. Sie kennzeichnen sich durch runde Kerne mit 1—2 Kernkörperchen, die indess nicht die Grösse der in den früher besprochenen Ganglien gelegenen Kerne erreichen; ihr Durchmesser beträgt 0,0072 mm. Sie sind in deutlichen Längsreihen angeordnet, so dass man sofort geneigt sein wird, jede derselben als eine zu einem Haar gehörige Gruppe von Sinneszellen zu betrachten. In grösserer Höhe nehmen die Kerne einen etwas andern Charakter an; sie werden länglicher, zeigen auch nicht mehr deutliche Nucleoli, sondern sind dunkler und gleichmässig gefärbt. Sie

häufen sich ferner in einer solchen Menge an und liegen so dicht gedrängt, dass sich nicht entscheiden lässt, was dabei den Terminalsträngen und dem Bindegewebe zuzurechnen ist. Ueberraschende Klarheit gewährten hier Querschnitte.

Fig. 25 giebt einen Querschnitt in der Höhe *a* von Fig. 28 wieder. In der Mitte des ungefähr elliptisch gestalteten Beines liegt der hier bereits in mehrere (3—4) Partien zerfallene Nerv. Ferner erkennt man sofort die concentrisch angeordneten Muskelbündel, die Abductoren und Adductoren für den Propodus. Auf den beiden Schmalseiten der Ellipse aber liegt ein eigenthümlich differenzirtes Gewebe. Man überzeugt sich, dass man in den kreisrund gestalteten Gewebstheilen die Querschnitte der Faserbündel vor sich hat, von denen jedes für ein Haar bestimmt ist. Dieselben liegen verpackt und vollständig isolirt in dem umgebenden Bindegewebe. Ich gebe in Fig. 27 einen sehr stark vergrösserten und mit dem Zeichenapparat entworfenen Ausschnitt aus dieser Partie. Das Bindegewebe bildet unregelmässig gestaltete, elliptisch ausgezogene Hohlräume, in denen die kreisrunden Querschnitte der Terminalstränge gelegen sind. Feine Andeutungen eines Gewebes, welches die Fixation des Axencylinders vermittelt, waren vorhanden, aber nicht deutlich zu erkennen. Das Bindegewebe ist fasrig und weist unregelmässig gestaltete, gleichmässig tingirte Kerne auf. Bezüglich seiner Genese neige ich zu der Ansicht, dass es sich hier um ein eigenthümlich modificirtes Hypodermisgewebe handelt. Die Axencylinder sind aus einzelnen Fasern zusammengesetzt. Wesentlich erscheint es, dass in dieser Höhe in den Axencylindern keine Kerne gelegen sind, dieselben vielmehr sämmtlich dem umgebenden Bindegewebe angehören.

Auf Fig. 25 ist das Chitin bereits an einer Anzahl Stellen durchbohrt; in diesen Durchbohrungen findet man ebenfalls die Querschnitte der in die Haare eintretenden Terminalstränge; endlich sind bereits eine Anzahl Haare quer und schräg angeschnitten, deren Insertionsstellen tiefer gelegen sind. Wenn ich schliesslich noch daran erinnere, dass in der Mitte des Beines sich ein grösserer Blutsinus mit zahlreichen Blutkörperchen findet, so habe ich die wesentlichen Verhältnisse damit erörtert. Um nun auch die Kerne der Sinneszellen auf dem Querschnitt aufzufinden, ist ein solcher mehr nach dem proximalen Theil des Beines zu erforderlich (Fig. 26). Die Terminalstränge haben sich näher an den Nerv herangezogen, sind aber hier in Folge des schrägen Ansteigens meist schräg angeschnitten. Ist ein Kern

einer Sinneszelle getroffen, dann erweist sich der Querschnitt stets intensiv gefärbt (Fig. 26 *szk*).

Als wesentlich ergibt sich also, dass unter jedem Haarpinsel eine mächtig entwickelte Gruppe von Sinneszellen gelegen ist. Zu jedem Haar gehört eine in grösserer Entfernung von seiner Basis gelegene Anzahl von Sinneszellen, die in Längsreihen angeordnet sind und in das Haar ihre Ausläufer als Terminalstrang entsenden. Die einzelnen Terminalstränge des ganzen Pinsels sind durch modificirtes Hypodermisgewebe vollständig von einander getrennt und isolirt, wie die Drähte eines grossen Kabels. Eine ähnliche eigenthümliche Anordnung habe ich bis jetzt noch nicht beschrieben gefunden. Pflichtet man der Anschauung bei, dass auch die den Reiz percipirenden Zellen als umgewandelte Hypodermiszellen aufzufassen sind, so würden wir hier eine sehr originelle Arbeitstheilung eines ursprünglich gleichmässigen Gewebes vor uns haben, indem ein Theil der Zellen eine nervöse Function übernahm, während dem andern die Isolation der reizleitenden Elemente zufiel.

Was nun die übrigen, am Propodus und Dactylus sich findenden Haarpinsel anbelangt, so kann ich mich hier kürzer fassen, da unterhalb eines jeden derselben sich dieselben Verhältnisse wiederholen. Wie bereits hervorgehoben, zerfällt der aus dem letzten Carpalglied austretende Nervenstamm in mehrere Partien. Der eine Ast steigt schräg empor, um in den Dactylus einzutreten und das an dessen Spitze gelegene Haarbündel zu versorgen. Die beiden übrigen innerviren die weitem am Propodus sich findenden Pinsel.

### 3. Organe des Geschmackssinnes.

Im Folgenden werde ich die am Aussenast des innern Antennenpaares sich findenden Hautsinnesorgane beschreiben. Die Ueberschrift dieses Abschnitts scheint zunächst einer gewissen Rechtfertigung zu bedürfen, da die in Rede stehenden, bei allen Crustaceen an der Innenantenne vorkommenden Organe meist als dem Geruchssinn zugehörig beschrieben worden sind. Ich schliesse mich aber der in neuerer Zeit sich weiter verbreitenden Ansicht an, dass man bei Wasserthieren, also auch bei Crustaceen, nur von Schmeckvermögen und Geschmacksorganen sprechen kann. Zwar hat schon in älterer Zeit CLAUS (Grundzüge der Zoologie, 1. Aufl., 1866) bereits darauf hingewiesen, dass bei wasserbewohnenden Thieren Geruch und Geschmack überhaupt nicht scharf zu trennen seien; aber erst neuerdings hat NAGEL (1894, p. 49) eine reinliche Scheidung der beiden

chemischen Sinne versucht. Riech- und Schmeckvermögen sind die beiden Theile eines Sinnes, der kurz als chemischer Sinn bezeichnet werden kann. Riechen definiert NAGEL als Reizung durch gasförmige Stoffe, Schmecken solche durch Flüssigkeiten. Unabhängig von ihm hat JOURDAIN (1891) dieselbe Auffassung vertreten und daher auch die „LEYDIG'schen Organe“ der Kruster unter dem Capitel „Geschmack“ abgehandelt. VOM RATH überlässt es dagegen (1891, p. 212) der Willkür des Einzelnen, ob er bei Crustaceen zwischen Geruch und Geschmack unterscheiden will.

Die Frage, ob die LEYDIG'schen Organe thatsächlich als durch chemische Reize afficirbar zu betrachten sind, scheint nunmehr in bejahendem Sinne gelöst zu sein. Zwar hat JOURDAIN (1880, p. 1091) sich noch darüber verwundert, dass die deutschen Autoren diese Organe ohne Zaudern als Geruchsorgane deuten und behauptet, „en se fondant sur leur structure anatomique, indépendamment de toute expérimentation physiologique, on n'est pas en droit d'affirmer que ces cylindres sont affectés à l'olfaction“. Selbst SPENCE BATE hat sich (1888, p. XXII) noch durchaus skeptisch verhalten. Obwohl es ihm nicht zweifelhaft zu sein scheint, dass diese Organe auf bestimmte Reize reagieren, so sei es doch nicht möglich, mit Bestimmtheit ihre Geruchsfunction zu behaupten. Die Gesamtheit der Argumente, welche NAGEL (p. 141) anführt und welche den morphologischen Bau wie die physiologischen Experimente in gleicher Weise berücksichtigen, erheben indessen die Ansicht LEYDIG's, dass die blassen Kolben und Fäden der Krebse dem chemischen Sinne dienen, „über die Grenzen der Wahrscheinlichkeit“.

Der Träger dieser viel umstrittenen Sinnesorgane ist immer der Aussenast der Antennula. Während der innere Ast ganz allmählich von der Basis nach der Spitze an Stärke abnimmt (Fig. 29), erweist sich das äussere Flagellum auf eine beträchtliche Entfernung hin (ungefähr 1,5 cm) an seiner Basis stark verbreitert. Ueber den Querschnitt dieses Basalstücks lässt sich am aufgehellten Präparat ziemlich schwer Aufschluss gewinnen. Eine auf der dorsalen Seite verlaufende Chitinfurche (Fig. 2) täuschte auch mir Anfangs eine Gestaltung vor, wie sie von SPENCE BATE für *Plesionika uniproducta* (tab. 113, fig. 1a) gegeben worden ist. Dort hat es den Anschein, als ob sie auf der der Medianebene zugewandten Seite concav geformt sei, in welcher Höhlung sich der innere Antennenast anzulegen vermag. Genauen Aufschluss gaben mir Querschnitte. Danach ist der Querschnitt ungefähr elliptisch (Fig. 30). Es lassen sich zwei Breitseiten,

die dorsal- und ventralwärts gerichtet sind, und zwei kürzere Seiten, die nach innen (der Medianebene zu) und nach aussen gewendet sind, unterscheiden. Auf der Ventralfläche, die in ihrer Mitte leicht eingezogen ist, erhebt sich, etwas näher dem äussern Rande, ein dichter Wald von Sinneshaaren. Dieselben sind vollkommen regelmässig in parallelen Querreihen angeordnet. Auf jedes Geisselglied kommen am Basaltheil 2—3, mehr distalwärts genau 2. Im Ganzen zähle ich gegen 160—170 solcher Querreihen. Wie das gesammte Glied nimmt auch die Zahl der auf einer Reihe stehenden Haare distalwärts hin ab. Auf den tiefsten Reihen stehen 14 Haare, in der Mitte 8—6, in den letzten Reihen nur noch 3, so dass sich auf dem gesammten Sinnesfelde gegen 1500 Sinneshaare finden mögen.

Von zahlreichen Autoren ist für niedere Gruppen der Crustaceen berichtet worden, dass beim Männchen die fraglichen Organe durchgängig in grösserer Anzahl vorhanden sind als beim Weibchen, und man hat diese sexuellen Differenzen dahin gedeutet, dass dem Männchen eine erhöhte Sensibilität zukomme, um ihm das Wittern und Aufsuchen des Weibchens zu erleichtern. Für unser Genus sind in beiden Geschlechtern die beiden Sinnesfelder in vollkommen übereinstimmender Weise gestaltet.

Das einzelne Haar sitzt über einem kreisrunden Porus der Chitinoberfläche. Es ist cylindrisch gestaltet und fällt vor allen andern Haargebilden sofort durch die ausserordentliche Zartheit und Durchsichtigkeit der Chitinwandung auf. Nahe der Basis zeigt es eine geringe Ausweitung; aber jener Zerfall in eine stark chitinisirte basale Partie und ein zartes distales Ende wird hier nicht beobachtet. Die Haare erscheinen als blasse, dünne Fäden, welche einfach abgerundet enden, ohne jene Endbildungen (zarte Kegel, Köpfchen), welche von KRÄPELIN (1883, p. 33) für *Squilla*, *Pagurus*, Palämonidenlarven beschrieben worden sind, zu zeigen. Ich habe ferner niemals eine Oeffnung an der Spitze wahrnehmen können, auch ein sehr strittiger Punkt, über den die verschiedensten Angaben von den Autoren gemacht werden. LEYDIG, ROUGEMONT, KRÄPELIN fanden sie an der Spitze geöffnet, VOM RATH enthält sich eines bestimmten Entscheides; in manchen Fällen schienen sie ihm geschlossen, in andern geöffnet zu sein. NAGEL fand sie bei *Asellus aquaticus* geschlossen; ebenso betont CLAUS immer, dass sie am Ende blind geschlossen sind. Dieser hebt hervor, dass etwa vorhandene Oeffnungen ein pathologisches Verhalten darstellen, das durch Abbrechen der Spitze zu Stande kommt, was ich ebenfalls häufig beobachtete. Mit dem Verschluss an der

Spitze stimmt auch die Thatsache überein, dass ich bei Färbungen nicht beobachten konnte, dass die Färbung von der Spitze her schneller erfolge. Sobald die Färbung der Gewebstheile auftritt, erstreckt sie sich gleichmässig auf den gesammten Haarinhalt. Indessen scheint mir durch das Fehlen einer Oeffnung nicht widerlegt zu sein, dass eine Reizung auf chemischem Wege erfolgen könne; denn man kann sehr wohl annehmen, dass die Diffusion durch die zarte Chitinwandung hindurch so schnell erfolgt, dass selbst geringe physikalisch-chemische Aenderungen in der Qualität des umgebenden Mediums sich sehr bald im Innern des Haares bemerkbar machen werden.

Auch in Bezug auf den Haarinhalt widerstreiten sich die Angaben sehr. LEYDIG bezeichnet den Inhalt (1878, p. 228) als „blasse, helle, homogene Substanz“. JOURDAIN (1880, p. 1092) war es ebenfalls nicht möglich, den Nerv, welcher zur Basis herantritt, in dem Cylinder selbst zu verfolgen. Er sagt vom Inhalt: „La gaine articulée du cylindre montre un contenu granuleux qui me paraît être une dépendance de la couche dermique ou chorion“. CLAUS hat dagegen (1879, p. 11), wie bei den Tastborsten, den Axencylinder als Ausläufer der von Ganglienzellen kommenden Nervenfasern beobachtet, ebenso aber auch Fortsätze der Matrixzellen ins Haar eintreten sehen. KRÄPELIN (1883, p. 32 ff.) endlich hat die Nervenfasern „ohne irgend welchen erkennbaren Absatz“ in die Borste eintreten sehen und den gesammten Borsteninhalt als nervös bezeichnet. Ich habe Folgendes beobachtet: An gewöhnlichen, aufgehellten Präparaten erschien der Inhalt so blass und homogen, dass ich auch bei sehr starker Vergrößerung keinen Axencylinder zu erkennen vermochte. Bei Färbungen in toto und auf Schnittserien habe ich immer deutlich den fibrillären, bis zur Spitze sich erstreckenden Axencylinder beobachtet, in dem keine Kerne gelegen sind; ferner aber zahlreiche kleine, längliche, dunkel tingirte Kerne, die der Matrix des Haares angehören. Es kehrt also im Grunde dasselbe Verhalten wieder, wie ich es von den Tastborsten beschrieben habe. Auf keinen Fall aber kann, wie KRÄPELIN will, der gesammte Inhalt des Cylinders als nervös angesprochen werden.

Auch in Bezug auf den nervösen Endapparat kehren ähnliche Verhältnisse wie an den Tastborsten wieder, sind aber doch in eigenthümlicher Weise modificirt. Auf dem Querschnitt weist man auf der der Medianebene zugekehrten Seite den mächtigen Geisselnerv nach, der von 2 Blutgefässen begleitet wird, die in der Längsaxe des elliptischen Querschnitts gelegen sind (Fig. 30). Die gegenüber-

liegende Seite wird fast ganz durch einen grossen Blutsinus ausgefüllt; der übrige Raum aber beherbergt die nervösen Elemente. Auf der Ventralseite erkennt man die quer geschnittenen Terminalstränge, welche in ähnlicher Weise von einander geschieden und vom Bindegewebe umgeben sind, wie ich dies vom 2. Rumpffuss beschrieben habe. Weiter nach innen zu sind sie auf dem Querschnitt schräg getroffen, und hier liegen in ihnen grosse, länglich gestaltete Kerne. Die gesammte Dorsalseite aber wird erfüllt von einem Gewebe, das sich durch seine kleinern, kreisrunden, mit einem Nucleolus ausgestatteten Kerne auszeichnet, die durchschnittlich 0,0054 mm im Durchmesser haben. Ueber die Verbindung mit dem Nerven lässt sich auf dem Querschnitt nichts ersehen; nur so viel steht fest, dass es sich in den eben beschriebenen Zellen um zwei von einander verschiedene Zellschichten handelt. Man sieht nun auf Längsschnitten (Fig. 31 u. 32), dass vom Hauptnerven aus an die äussere, durch ihre runden Kerne sich auszeichnende Zellschicht Nervenstämmen herantreten und sich hier vollkommen auflösen. Dabei ist charakteristisch, dass diese Zellen immer in Gruppen von 15—20 Zellen zusammen liegen und jede solche Gruppe durch einen besondern Nervenast versorgt wird. Da diese Zellen auf der andern Seite ebenfalls wieder Fasern abgehen lassen, möchte ich sie als typische Ganglienzellen ansehen (Fig. 30—33 *gg*). Die eigentlichen Sinneszellen aber, die sich durch ihre grössern, länglichen Kerne von 0,0108 mm Durchmesser auszeichnen (von gleicher Grösse als in den Pleopoden), sind wieder in typischen Längsreihen angeordnet; denn diese Zellen, als *szg* bezeichnet (Fig. 31), sind es, deren distale Ausläufer sich zusammenlegen und als Terminalstränge in die Cylinder eintreten. Jede zu einem solchen gehörige Gruppe von Sinneszellen erstreckt sich immer durch nahezu 2 Flagellenglieder. Im übernächsten Gliede, basalwärts vom Ursprungsort des Haares, liegt dann immer die zugehörige Gruppe von Ganglienzellen. Principiell wichtig erscheint der Umstand, dass sich in den Verlauf der Nervenfasern zwei Zellen, eine periphere Ganglienzelle und eine eigentliche Sinneszelle, einschalten. Auch hieraus ergibt es sich, wie wichtig es erscheint, Ganglienzelle und Sinneszelle genau aus einander zu halten. Ein derartiges Verhalten ist in der Literatur nicht zum ersten Mal beschrieben. Man vergleiche die Beschreibung und Abbildung, die CHUN von der Phronimidenantenne gegeben hat (1896, p. 116). Hier kehren beim Männchen unterhalb des Pelzes von Spürhaaren dieselben Verhältnisse wieder, jene Sonderung in eine Ganglienzellen- und eine Sinneszellenschicht. Nur erscheint

bei unserm Tiefseedecapoden alles, insbesondere die mächtige Entwicklung des Ganglions, ins Grosse und Monströse übersetzt. Ferner berichten LEYDIG und CLAUS von den Riechfäden bei *Branchipus*, dass in die Nervenfasern zwei Ganglienzellen eingeschaltet sind, und WEIS-MANN beschreibt von *Leptodora hyalina* (1874, p. 367), dass der in die Antenne tretende Riechnerv ebenfalls ein Ganglion bildet, von dessen Zellen je ein feiner Axenfaden zur Hypodermis läuft, um dort an den Riechfäden zu treten, nachdem er nochmals eine rundliche Ganglienzelle passiert hat. In allen diesen Fällen könnte man die erste Zelle als typische Ganglienzelle, die peripher gelegene als eigentliche Sinneszelle in Anspruch nehmen. Während aber hier kaum äusserliche, mikroskopisch zu beobachtende Unterschiede vorliegen, sind in unserm Falle die angeführten Differenzen so weitgehend, dass man wohl jene Unterscheidung begründen kann. Es scheint dieses Verhalten also bei Crustaceen weiter verbreitet und hierin eine nicht unwichtige anatomische Differenz in der Innervierung der Geschmacksorgane und der gewöhnlichen Tastborsten gegeben zu sein.

#### IV. Ueber die Sinnespinsel von *Nematocarcinus undulatifipes*.

Als Anhang möchte ich nun noch jene Pinsel von Sinneshaaren besprechen, die sich an den letzten Pereiopodenpaaren von *Nematocarcinus* finden und deren ich bereits Eingangs Erwähnung that. Wenn ich auch über die Innervierung dieser Haare aus dort dargelegten Gründen wenig berichten kann, so dürfte doch ihre Topographie von Interesse sein, da sie bisher noch nicht genauer geschildert wurde. Die *Nematocarcinus*-Arten sind ja auch noch durch andre eigenartige Charaktere, vor allem durch die ausserordentlich verlängerten Beine und durch die enorm langen Antennengeisseln auffallend.

Die vorliegende Art ist die von SPENCE BATE als *Nematocarcinus undulatifipes* beschriebene. Die zu schildernden Haarpinsel finden sich am 3.—5. Pereiopoden in nahezu übereinstimmender Form, während der 2. Thoraxfuss schon dadurch, dass er gescheert ist, ausserordentlich an *Plesionika* erinnert. An dem hier freilich viel schlanker gestalteten Propodus, sowie dem Dactylus (Fig. 34) sind die Haare in ganz ähnlicher Weise zu einzelnen Pinseln angeordnet, wie ich dies von *Plesionika* ausführlich beschrieben habe. Auch darin herrscht Uebereinstimmung, dass die Haare vollständig glatt und ohne Bewimperung sind. Anders bei den folgenden Rumpffüssen.

An das ausserordentlich lange und schlanke, ungegliederte Carpalglied setzt sich ein kurzer, ungefähr 3 mm langer Propodus an. Er ist kräftig gebaut, cylindrisch, in der Mitte am stärksten und auf seiner nach hinten gewendeten Seite mit langen, 2zeilig befiederten Wimperhaaren besetzt. Ebenso trägt seine Vorderseite in halber Höhe immer einige solcher Fiederborsten. Die 3 auf einander folgenden Füsse unterscheiden sich wesentlich nur im Bau des Dactylus. Am 3. Pereiopoden ist derselbe sehr lang, ungefähr  $1\frac{1}{2}$  der Länge des Propodus, den Haarpinsel noch überragend und wellenförmig geschweift, welche Form SPENCE BATE Anlass zur Artbezeichnung gegeben haben mag. Der 4. Pereiopod (Fig. 36) zeigt bereits einen etwas kleinern, weniger geschwungenen Dactylus, an seinem Ende mit 2 kleinen Härchen besetzt, während der Dactylus des letzten Rumpffusses verkümmert und zu einem kleinen napfartigen Anhang reducirt ist. Das distale Ende des Propodus ist schüsselartig vertieft; in der Mitte entspringt der Dactylus. Der hintere Rand ist stets höher; an den Seitenrändern senkt er sich namentlich am 5. Pereiopoden zu dem tiefer gelegenen vordern Rande. Auf dem Rande der Einsenkung, bereits auf der innern concaven Fläche, stehen 35—40 lange Haare, die sich zu einer schönen Krone zusammenschliessen.

Das einzelne Haar beginnt mit einer leichten Verdickung an seiner Basis, bewahrt ungefähr die gleiche Stärke, um in schön geschwungnem Verlauf spitz zu enden. Es nimmt eine Mittelstellung zwischen den vollständig glatten Haaren und den eigentlichen Fiederborsten insofern ein, als es allseitig mit ausserordentlich kurzen Chitinbildungen, die im untern Fünftel einen etwas stärkern Charakter haben, besetzt ist. Ueber die histologischen Verhältnisse kann ich so viel mittheilen (Fig. 38), dass im Innern des Haares immer ein Terminalstrang ( $t$ ) nachweisbar war, der mit einer im Propodus gelegenen, langen, bandförmigen Gruppe von Sinneszellen in Verbindung stand, so dass hier sich das Verhalten von *Plesionika* wiederholt. Danach kann es nicht zweifelhaft sein, dass auch diese Haare dem Thier gewisse Tastempfindungen vermitteln. Zugleich kann man sich vorstellen, dass bei der zarten Chitinbeborstung des einzelnen Haares der gesammte Haarpinsel beim Zusammenschliessen einen sehr geeigneten Reusenapparat darstellt, in dem kleine Beutethiere festgehalten werden. Bei der physiologischen Deutung bedarf es überhaupt grosser Vorsicht, und man wird sich namentlich vor allzu anthropomorphistischen Auffassungen hüten müssen. So viel scheint festzustehen, dass bei der ausserordentlichen Mannigfaltigkeit der ver-

schiedenen Hautanhänge es auch sehr verschiedene Empfindungsgruppen des Tastsinns sind, die dem Thier durch jede derselben vermittelt werden; aber über dieselben nähern Aufschluss zu gewinnen, das dürfte uns vielleicht für immer verschlossen bleiben.

Die vorliegende Untersuchung hat uns mit einigen von den einheimischen und den niedern Gruppen der Crustaceen recht abweichenden Gestaltungen des nervösen Endapparats bekannt gemacht. Wir dürfen hoffen, dass die Tiefseeformen bei den überall ins Grosse übersetzten Verhältnissen, namentlich wenn es möglich werden sollte, auch feinere Methoden der Nervenuntersuchung auf sie anzuwenden, als es bisher geschehen konnte, sehr geeignete Untersuchungsobjecte abgeben werden, um heute noch schwebende Streitfragen ihrer endgültigen Lösung nahe zu bringen.

---

### Zusammenfassung.

1) Sämmtliche an den verschiedenen Theilen des Crustaceenkörpers sich findenden Hautgebilde stellen sensible, der Perception von Reizen dienende Organe dar.

2) Als solche kennzeichnen sie sich durch den Besitz eines Terminalstrangs, des distalen Fortsatzes einer unterhalb von ihnen gelegenen Gruppe von Sinneszellen, die proximalwärts mit einem Nerven in Verbindung steht.

3) Während bei niedern Crustaceen immer nur wenige Sinneszellen ein Haar versorgen, sind es bei den Decapoden, insbesondere den Tiefseeformen, stets eine sehr grosse Anzahl.

4) In den Verlauf der Nervenfasern, die die als Geschmacks- (Geruchs-)Organe zu deutenden Anhänge versorgt, sind zwei Zellen, eine periphere Ganglienzelle und eine Sinneszelle, eingeschaltet.

Leipzig, Weihnachten 1901.

---

### Nachtrag.

Während die Arbeit sich im Druck befand, erhielt ich noch Kenntniss von einer Abhandlung über amerikanische Phyllopoden von A. S. PACKARD jr.: A Monograph of North American Phyllopod Crustacea. (Washington 1883). An einer Stelle (p. 396) kommt PACKARD auch kurz auf die histologischen Verhältnisse des peripheren Nervensystems zu sprechen; freilich hat auch er nur Untersuchungen in

toto vorgenommen und nicht Schnittserien angefertigt. Bei *Thamnocephalus platyurus* beobachtete er ebenfalls in Reihen angeordnete Ganglienzellen, die zu einer einzelnen Borste gehören (tab. 29, fig. 8); insbesondere erinnert auch die auf tab. 30, fig. 3 gegebene Abbildung der Exopodialplatte der 2. Maxille von *Branchipus vernalis* an die gleichnamigen Verhältnisse bei *Plesionika*, sowohl was die Anordnung der radiär einstrahlenden Muskelbündel wie der Ganglienzellen betrifft. Während aber bei *Plesionika*, wie geschildert, zu jeder Borste eine lange, reihenförmige Gruppe von Ganglienzellen gehört, wird nach PACKARD bei *Branchipus* und seinem Verwandten *Streptocephalus texanus* jede Borste von einer „marginalen“ und „submarginalen“ Zelle versorgt, was mit den Beobachtungen von LEYDIG (1851, p. 294) und SPANGENBERG (1875, p. 28) bei unserem europäischen *Branchipus* sich decken würde. Ebenso beobachtete PACKARD die parenchymatösen Brücken, welche die Zwischenräume zwischen den beiden Reihen füllen, hat aber nicht entscheiden können, ob dieselben nervöse Substanz oder undifferenziertes Protoplasma darstellen. Er hält sie indessen für nervös (!). Ebenso gelang es PACKARD nicht, eine Verbindung der submarginalen und marginalen Ganglienzellenreihe mit dem axialen Nerven des Gliedes zu beobachten, und er schliesst daraus, dass das System der Borstennerven und ihrer Zellen überhaupt unabhängig von dem centralen Nervensystem sei (!). Bei dieser gänzlich ungerechtfertigten Hypothese wird es freilich unbegreiflich, wie dem Thiere durch die Borsten irgend welche Empfindungen vermittelt werden sollen. Bei Versuchen mit Methylenblau würde sicher auch PACKARD jener Zusammenhang nicht verborgen geblieben sein, während die gewöhnlichen Färbemethoden nur Schlüsse mit grösster Vorsicht gestatten. Eine erneute Nachprüfung, auch auf Schnitten, dürfte ähnliche Ergebnisse wie die von mir bei *Plesionika* geschilderten zeitigen.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) BOAS, J. E. V., 1880, Studier over Decapodernes Slægtskabsforhold, Kopenhagen.
- 2) —, 1883, Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostriaken, in: Morph. Jahrb., V. 8.
- 3) BOLLES LEE, 1885, Les balanciers des Diptères, leurs organes sensibles et leur histologie, in: Rec. zool. Suisse, V. 2, p. 363—392.
- 4) BÜTSCHLI, O., 1884, Ueber die nervösen Endorgane an den Fühlern der Chilognathen etc., in: Biol. Ctrbl., V. 4, No. 4, p. 113—116.
- 5) CHILD, CH. M., 1894, Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insecten, mit besonderer Berücksichtigung der Culi-ciden und Chironomiden, in: Z. wiss. Zool., V. 58, 3, p. 475—528.
- 6) CHUN, C., 1887, Die pelagische Thierwelt in grössern Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna, in: Bibl. zool., V. 1.
- 7) —, 1889, Das Männchen der Phronima sedentaria, nebst Bemerkungen über die Phronima-Arten, in: Zool. Anz., Jg. 12, p. 378—382.
- 8) —, 1894—96, Die secundären Geschlechtscharaktere der Männchen von Phronima. Die Nauplien der Lepaden, in: Bibl. zool., V. 7, p. 107—130; p. 77—106.
- 9) CLAUS, C., 1860, Ueber die blassen Kolben und Cylinder von Cyclops, in: Würzburg. naturw. Z., V. 1, p. 234—240.
- 10) —, 1863, Monographie der freilebenden Copepoden.
- 11) —, 1875, Entwicklung und Organisation der Arguliden, in: Z. wiss. Zool., V. 25, p. 217—284.
- 12) —, 1876, Zur Kenntniss der Organisation und des feinem Baues der Daphniden, *ibid.* V. 27, p. 362—402.
- 13) —, 1876, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems, Wien.
- 14) — 1879, Der Organismus der Phronimiden, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 2, p. 59—146.
- 15) —, 1885, Untersuchungen über Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia, *ibid.*, V. 8, p. 267—370.
- 16) —, 1885, Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen, Wien.
- 17) —, 1887, Die Platysceliden, Wien.
- 18) —, 1891, Die Halocypriden, Wien.
- 19) —, 1891, Ueber das Verhalten des nervösen Endapparats an den Sinneshaaren der Crustaceen, in: Zool. Anz., p. 363—368.

- 20) DELAGE, 1887, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice, in: Arch. Zool. expér., (2) V. 5, p. 1.
- 21) FREUD, SIGM., 1882, Ueber den Bau der Nervenfasern und Nervenzellen beim Flusskrebs, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 85, Abth. 3.
- 22) GAMROTH, 1878, Beiträge zur Kenntniss der Naturgeschichte der Caprellen, in: Z. wiss. Zool., V. 31, p. 100—126.
- 23) GERSTAECKER, A., Decapoda, in: BRONN, Class. Ordn. Thierr., V. 5, Abth. 2.
- 24) GRABER, V., 1885, Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Thieren, in: Biol. Ctrbl., V. 5, No. 13.
- 25) GROBEN, C., 1878, Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden etc., in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 1, p. 57—150, tab. 1—6.
- 26) HALLER, 1880, Beiträge zur Kenntniss der Laemadipodes filiformes, in: Z. wiss. Zool., V. 33, p. 350—422.
- 27) HAUSER, G., 1880, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insecten, Inaug.-Diss., *ibid.*, V. 34, p. 367—403.
- 28) HENSEN, V., 1863, Studien über das Gehörorgan der Decapoden, *ibid.*, V. 13, p. 319—412.
- 29) HOEK, Carcinologisches, in: Tijdschr. Nederl. dierk. Vereen., V. 4. (Konnte ich nicht erhalten.)
- 30) HUXLEY, TH., 1881, Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie, Leipzig 1881.
- 31) JOURDAIN, S., 1880, Sur les cylindres sensoriels de l'antenne interne des Crustacés, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 91, p. 1091—1093.
- 32) JOURDAN, E., 1891, Die Sinne und Sinnesorgane der nied. Thiere. Uebers. von W. MARSHALL, Leipzig 1891.
- 33) KRÄPELIN, K., 1883, Ueber die Geruchsorgane der Gliederthiere, Hamburg 1883.
- 34) LEYDIG, F., 1851, Ueber *Artemia salina* und *Branchipus stagnalis*, in: Z. wiss. Zool., V. 3, p. 280—307.
- 35) —, 1860, Ueber Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insecten, in: Arch. Anat. Physiol., p. 265—314.
- 36) —, 1860, Naturgeschichte der Daphniden, Tübingen.
- 37) —, 1878, Ueber Amphipoden und Isopoden, in: Z. wiss. Zool., V. 30, Suppl., p. 225—274.
- 38) —, 1886, Die Hautsinnesorgane der Arthropoden, in: Zool. Anz., Jg. 9, No. 222 u. 223, p. 284—291; 308—314.
- 39) —, 1889, Ueber *Argulus foliaceus*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 33, p. 1—50.
- 40) MAY, K., 1887, Ueber das Geruchsvermögen der Krebse etc., Inaug.-Diss., Kiel.
- 41) MILNE-EDWARDS, H., 1834—37, Histoire naturelle des Crustacés, V. 1 u. 2, Paris.

- 42) NAGEL, W., 1894—96, Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über Geruchs- und Geschmackssinn etc., in: *Bibl. zool.*, V. 7, Heft 18.
  - 43) NEMEC, B., 1896, Zur Kenntniss des peripheren Nervensystems einiger Crustaceen, in: *Anat. Anz.*, V. 12, No. 18, p. 434—438.
  - 44) PRENTISS, C. W., 1901, The otocyst of Decapod Crustacea: its structure, development and functions, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, V. 36, No. 7.
  - 45) RETZIUS, G., 1890, 1892, Zur Kenntniss des Nervensystems der Crustaceen, in: *Biol. Unters.*, (N. F.) V. 1 u. V. 4, Stockholm.
  - 46) ROUGEMONT, 1875, Naturgeschichte des *Gammarus pulex*, Diss., München.
  - 47) RULAND, F., 1888, Beiträge zur Kenntniss der antennalen Sinnesorgane der Insecten, Inaug. Marburg.
  - 48) SARS, MICH., 1867, Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège, Christiania.
  - 49) SAZEPIN, 1884, Ueber den histologischen Bau und die Vertheilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriapoden, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg*.
  - 50) SPANGENBERG, 1875, Zur Kenntniss von *Branchipus stagnalis*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 25, Suppl., p. 1—64.
  - 51) SPENCE BATE, C., 1888, Report on the Crustacea *Macrura* collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—76, in: *Rep. Chall. Exp., Zool.*, V. 24, 154 pl., London 1888.
  - 52) VOM RATH, 1886, Sinnesorgane der Antenne und Unterlippe der Chilognathen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 27, p. 419—437.
  - 53) —, 1886, Die Hautsinnesorgane der Insecten, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 46, p. 413—454.
  - 54) —, 1891, Zur Kenntniss der Hautsinnesorgane der Crustaceen, in: *Zool. Anz.*, Jg. 1891, No. 365/6, p. 195—200, 205—214.
  - 55) —, 1892, Ueber die von CLAUS beschriebene Nervenendigung in den Sinneshaaren der Crustaceen, *ibid.*, Jg. 1892, No. 386, p. 96—101.
  - 56) —, 1894, Ueber Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode, in: *Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br.*, V. 9, Heft 2, p. 137—164.
  - 57) WEINLAND, E., 1890, Ueber die Schwinger der Dipteren, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 51, p. 55—166.
  - 58) WEISMANN, 1874, Ueber Bau und Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina*, *ibid.*, V. 24, p. 349—418.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 23—27.

### Allgemein gültige Bezeichnungen.

<p><i>ai</i> Appendix interna  <i>b</i> accessorischer Ast am 2. Pleopoden des Männchens  <i>bg</i> Bindegewebe  <i>bgzk</i> Bindegewebszellkerne  <i>bls</i> Blutsinus  <i>ch</i> Chitin  <i>en</i> Endopodit  <i>ep</i> Epipodit  <i>ex</i> Exopodit  <i>fl</i> Flagellum  <i>fle</i> Aussengeissel der 1. Antenne  <i>fli</i> Innengeissel der 1. Antenne  <i>gg</i> Ganglion  <i>hyp</i> Hypodermis  <i>Le</i> Lacinia externa  <i>Li</i> Lacinia interna</p>	<p><i>m</i> Musculatur  <i>mol</i> Molartheil  <i>n</i> Nerv  <i>p</i> Palpus  <i>pbr</i> Podobranchie  <i>psal</i> Psalistom  <i>squ</i> Schuppe der 2. Antenne  <i>szg</i> Sinneszellengruppe  <i>szk</i> Sinneszellenkern  <i>styl</i> Stylocerit  <i>t</i> Terminalstrang  <i>tu</i> Tuberculum  <i>u</i> Uropoden (2ästig)  <i>Z</i> Telson  <i>Z + u</i> bilden die Schwanzflosse  <i>1—7</i> die 7 Glieder des Endopoditen.</p>
---	--

Die sämtlichen Gliedmaassen mit Ausnahme der 1. Antenne sind von der untern, dem Bauche abgewendeten Seite gezeichnet.

### Tafel 23.

- Fig. 1. Gesamtbild von *Plesionika cottei* ♀. Natürl. Grösse.  
 Fig. 2. 1. Antenne. 20 : 1.  
 Fig. 3. 2. Antenne. 20 : 1.  
 Fig. 4. Die beiden Mandibeln. 20 : 1.  
 Fig. 5. Die rechte 1. Maxille. 20 : 1.  
 Fig. 9. Rechter 3. Maxillarfuss. 6 : 1.  
 Fig. 10. „ 1. Rumpffuss. 6 : 1.  
 Fig. 11. „ 2. „ 6 : 1.  
 Fig. 12. „ 3. „ 6 : 1.  
 Fig. 14. Exopodit des 3. Pleopoden. ♀. 20 : 1.

## Tafel 24.

- Fig. 6. Die linke 2. Maxille. 20 : 1.  
 Fig. 7. Rechter 1. Maxillarfuss. 20 : 1.  
 Fig. 8. „ 2. „ 20 : 1.  
 Fig. 13. 3. Pleopod des Weibchens. 6 : 1.  
 Fig. 15. 1. Pleopod des Männchens mit umgebildeten Endopoditen.  
 20 : 1.  
 Fig. 16. 2. Pleopod vom Männchen mit Appendix interna (*ai*) und accessorischem Nebenast (*b*). 20 : 1.  
 Fig. 17. 1. Pleopod des Weibchens. 20 : 1.  
 Fig. 18. Schwanzflosse (von oben). Die beiden linken Uropoden fehlen. 6 : 1.  
 Fig. 23. Oberer Theil der Schuppe der 2. Antenne mit den eingezeichneten Sinneszellengruppen und den zwischen ihnen sich hinziehenden Bindegewebsbrücken. 20 : 1.

## Tafel 25.

- Fig. 19. Flächenschnitt durch den äussern Ast des 3. Pleopoden.  
 200 : 1.  
 Fig. 20. Athemplatte der 2. Maxille, stärker vergrössert, mit den eingezeichneten Gruppen der Sinneszellen. 27 : 1.  
 Fig. 21. Flächenschnitt durch den äussern Ast der Uropoden. Der proximale Fortsatz der Sinneszellengruppe geht in die Nervenfasern über, der distale tritt als Terminalstrang (*t*) in das Haar ein. 200 : 1.  
 Fig. 22. Giebt den vordern Rand der Athemplatte der 2. Maxille wieder. 200 : 1.  
 Fig. 24. Die Endglieder des 2. Thoraxfusses stärker vergrössert, um die Haarpinsel zu zeigen. 20 : 1.  
 Fig. 25. Querschnitt durch diesen Fuss in der Höhe *a* des Längsschnitts Fig. 27. 200 : 1.  
 Fig. 26. Querschnitt in der Höhe *b*. 200 : 1.

## Tafel 26.

- Fig. 27. Querschnitt durch die Terminalstränge und das sie umhüllende Bindegewebe in der Höhe *a*, sehr stark vergrössert. 475 : 1. Der Schnitt wurde mit dem Zeichenapparat gezeichnet.  
 Fig. 28. Längsschnitt durch das Bein. 100 : 1.  
 Fig. 29. Aussengeißel der 1. Antenne, stärker vergrössert, von der Ventralseite. 27 : 1.  
 Fig. 30. Querschnitt durch die Aussengeißel. 150 : 1.  
 Fig. 31. Längsschnitt durch dieselbe; zeigt die Sinneszellengruppen (*szg*), ihre Verbindung mit den Ganglienzellen (*gg*) sowie den Terminalsträngen. 200 : 1.  
 Fig. 32. Zeigt die Verbindung des Ganglion mit dem Nerven. 200 : 1.

Fig. 33. Vergrösserte Darstellung der Geschmacksfäden und ihrer Innervirung. 200 : 1.

Fig. 38. Ein einzelnes Haar stärker vergrössert. 27 : 1.

Tafel 27.

Fig. 34—38 beziehen sich auf *Nematocarcinus undulatipes*.

Fig. 34. 2. Rumpffuss. 16 : 1.

Fig. 35. 3. „ 16 : 1.

Fig. 36. 4. „ 16 : 1.

Fig. 37. 5. „ 16 : 1.

# On certain Features of the Lateral Canals and Cranial Bones of *Polyodon folium*.

By

**Edwards Phelps Allis jr., Menton.**

---

With plate 28 and 2 figures in text.

I have lately received a considerable amount of material collected in the United States before the temporary closing of my Lake Laboratory at Milwaukee, Wisconsin. Among other things there were several very badly preserved heads of *Polyodon folium*, one entire specimen, about one foot long, of the same fish, and an incomplete and somewhat broken set of the dermal bones of the head.

As I have never been able to fully accept, or even to fully comprehend, certain of COLLINGE'S statements (7) regarding the lateral sensory system of this fish, and as the investigations with which I am at present occupied lead me to make frequent references to his work, I have immediately attempted to control that work in so far as my material would allow. The condition of my material has, unfortunately, limited this control almost exclusively to the general distribution of the lateral canals, and their relations to the several cranial bones. This limited investigation has, however, not only confirmed, as I expected, certain inaccuracies in COLLINGE'S description of the canals and surface sensory organs, but also, and most unexpectedly, led to the discovery of certain errors and omissions in his and BRIDGE'S (6) descriptions of the cranial bones of the fish.

Before beginning the descriptions of the canals and their related bones, reference must be made to certain descriptive terms used and misused by COLLINGE.

Under the heading "Nomenclature" this author says (p. 504):

"3. A system of fine dermal canals running from the main canal or a branch of the same, and opening by a series of fine branches to the surface by isolated pores, will be termed cluster pores (peripheral organs of ALLIS)."

"4. The fine pore-like openings spoken of as 'pinhole' pores by many authors I shall term primitive pores, as illustrating the most generalised form, e. g. certain Elasmobranchs and *Polyodon*, *Psephurus* and *Acipenser*."

On p. 509 he says: "A series of small branches pass off from the hyomandibular portion [of his main canal] and are distributed over the opercular flap, and terminate in cluster and primitive pores."

On p. 510: "At the base of the follicle a sensory organ was present, in which no difference could be seen from those found in the cluster and primitive pores, excepting in size. From their structure and position I regard them as modified cluster pores and synonymous with the sensory follicles which FRITSCH speaks of as 'Spalt-Papillen'."

On p. 512: "Judging from the two examples I have investigated of *Polyodon*, I should say that it is a feature of rare occurrence for a branch to terminate in primitive pores only, as in Pl. 39, fig. 3b."

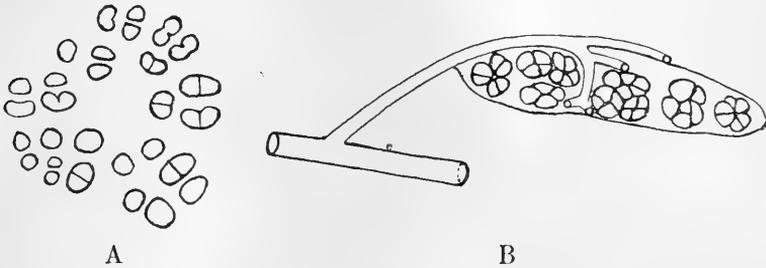
He then, on p. 513, gives a description of the histological structure of what he says are the cluster pores of his nomenclature. In this description he says that these pores "agree almost in every detail with the 'Spalt-Papillen' of FRITSCH"; and the reader is referred, in support of this, to his fig. 4, tab. 30, which purports to be a longitudinal section through one of them.

Regarding the primitive pores he says (p. 514): "Histologically they appeared to be miniature cluster pores."

An examination of my several specimens shows, what any careful worker would have concluded, that both in his descriptions and in his figures COLLINGE has sadly mixed up his organs and pores, and that what he intends to designate as cluster pores are not a special form of surface sensory organ, but simply the surface openings of the several branches of a branching primary tube which leads inward into one of the lateral canals, the whole system of tubes and pores being strictly similar to one of the dendritic systems described by me in *Amia* (1).

What the surface organs he shows in his figures 4 and 5 may be is not so easily determined, but it is clearly evident that neither of them can by any possibility represent a simple and normal cluster pore. The so-called section through one of these pores might possibly represent a pore that had, in pushing its way along the outer surface, encountered and partly swallowed, so to speak, one of the several kinds of surface sense organs that COLLINGE says are found on the head of the fish; for I found, in *Amia* (1, p. 506), an example

of such a secondary enclosing of a surface organ in the mouth of a primary tube of a lateral canal. It seems to me, however, that COL-LINGE's fig. 4, which purports to be a section through a cluster pore, is, on the contrary, a section through a primitive pore; while fig. 5, instead of being a section through one of the latter pores, is probably a section through a distinctly different organ, doubtless one strictly similar to the surface pit-organs of *Amia*, and which one might naturally expect to find on the head of this fish.



The so-called primitive pores are found in distinct and separate groups, many of these groups being subdivided, more or less distinctly, into separate subgroups. Cut A shows one of these groups, taken from the dorsal surface of the head of one of my specimens in a place where the epidermal layer of the skin was still in place but much disintegrated. Cut B shows another group, taken from the hyomandibular region and selected because of the intimate relation of the group to certain of the "cluster pores" of the hyomandibular canal. The epidermal layer of the skin was here entirely gone, but the figure shows, beyond question, that the relation of the cluster and primitive pores to each other is one of proximity only. The two figures also seem to indicate, and sections through other groups seem to almost positively confirm, that the several organs of a group of primitive pores all arise by the subdivision of a single patch of sensory tissue which primarily represents the group, this subdivision being brought about, not by a process of budding, as in the lateral canal organs of *Amia*, but by the gradual growth of ridges, formed of the underlying tissues, which force their way, wedge-like, toward the surface, through the overlying sensory tissue. Certain of these ridges are certainly bisecting ones, each of which cuts a pre-existing organ into two parts. But many of them would seem to develop at the same time, cutting the pre-existing organ or patch at once into several parts. As the

sensory tissue of which this organ or patch is formed is less tall than the adjacent non-sensory tissue, the sensory patch lies, like the pit-organs of *Amia* and teleosts, at the bottom of a little pit. The subdividing ridges that grow up through the patch thus first cut the organ and then the pit into two or several parts, each ridge thus finally becoming a separating partition, at first relatively thin but often gradually thickening until a relatively considerable portion of the outer surface of the skin lies between the two or more parts of the bisected or multisectioned organ. A group of organs each resembling the single nerve-sacks of MERKEL's descriptions (15) of *Acipenser* would thus arise, that author's fig. 5, tab. 5, of a transverse section through such an organ being, as far as my material shows, an excellent illustration of a transverse section through one of the organs of *Polyodon* that is in process of subdivision. In *Acipenser*, however, MERKEL says (p. 37) that the separating partitions do not rise to the level of the outer surface of the skin, the primary depressions or pits thus never undergoing complete subdivision, and several nerve-sacks accordingly opening on the outer surface by a common opening.

The nerve-sacks of *Acipenser* are considered by MERKEL as the homologues of the ampullae of selachians. These latter organs each arise, according to MINCKERT (16), from a single epidermal sensory thickening. This single patch of sensory tissue, at a certain period, sinks rapidly beneath the surface, and then must first of all acquire an annular disposition around the future centrum of the organ, for both MERKEL's (p. 44) and PEABODY's (17) descriptions indicate that the flat top of the centrum is non-sensory. The centrum thus probably pushes up through an overlying layer of sensory tissue exactly as the bisecting or multisectioning ridges of the primitive pores of *Polyodon* do. Still later, the resulting ring of sensory tissue becomes cut up into several portions by the growth of partitions radially arranged around the centrum, each partition undoubtedly pushing upward through overlying sensory tissue, thus completing the analogy with what I conclude to be the manner of development in *Polyodon*.

*Polyodon*, *Acipenser*, and selachians thus present three successive stages in the development of the ampullae; and MERKEL considers all nerve-hillocks of these or other fishes as a fourth and still earlier stage. This latter conclusion I would accept only in so far as it applies to those nerve-hillocks of certain fishes that are said (11) to be innervated by the communis fibres of one or the other of the several cranial nerves; the ampullae of selachians being, in my opin-

ion (4), homologous with the terminal buds of teleosts and not with organs related to the lateral sensory system<sup>1</sup>).

1) As this is going through the press I have received No. 10/11, V. 21 of the *Anatomischer Anzeiger* in which J. B. JOHNSTON publishes an article entitled, "The Homology of the Selachian Ampullae. A note on ALLIS' recent paper on *Mustelus laevis*." In this article, JOHNSTON says: "Mr. ALLIS makes an argument to show that the nerve sacs of ganoids and the ampullae of selachians are the homologues of the end buds of teleosts, rather than of the lateral or pit-organs. This argument appears to me wholly unsound and likely to lead to further difficulties in a matter which the work of several authors during the last three years has just redeemed from great and needless confusion."

If this prove true no one will regret it more than myself, but I can not see, as yet, that JOHNSTON brings forward anything whatever to disprove my position excepting certain general assertions that are certainly not substantiated either by adequate reference or by his own personal investigations. That end buds are all innervated by fibres that "find their central endings in the lobus vagi"; that all other forms of cutaneous sense organs are innervated by fibres that "have their central ending in the nucleus funiculi, tuberculum acusticum, or the cerebellum"; that the respective centers for the lateral line and end bud fibres are so separate and stable "that it is utterly impossible for fibres or centers to 'undergo modification' of any sort such as I understand ALLIS to mean"; that, "It is impossible that these organs [end buds and lateral line or pit organs] should ever resemble one another in any other than a superficial way"; and that end buds are organs "with visceral function (e. g. taste)", while all other surface sense organs are organs "with a somatic function (e. g. touch &c)", are certainly nothing more nor less than deductions from the theory he seeks to establish in his several works instead of established facts on which to base that theory. Of exactly similar character was also his earlier statement, since somewhat qualified, that end buds are all of endodermal origin. His observation on the feeding habits of *Acipenser*, made and recounted in order to substantiate his assertion that endbuds are organs of taste and not of touch, is wholly inadequate; for if two or more blind and hungry men were to be put before a table on which they were led to believe that there were articles of food, they would most certainly pass their fingers rapidly over the forks, knives, spoons and plates and close with avidity on an apple, mutton-chop, or other well known article of food, exactly as the sturgeon is said to quickly protrude its mouth whenever its barbules "touch an earthworm or other suitable food-body". Furthermore, MERKEL, whom JOHNSTON cites as a competent authority on this subject, considered that the sensation of taste was limited to end buds on the tongues of mammals only.

As to JOHNSTON'S strong exception to WIEDERSHEIM'S statement that lateral line organs pass through a stage in their development in which

Turning now to the lateral canals, the main lateral canal of the head of *Polyodon* is a direct anterior continuation of the lateral canal of the body, as COLLINGE says, but, contrary to what that author

they resemble end buds, and his assertion that this has never received confirmation, he can not be familiar with MAURER's work on "Die Epidermis und ihre Abkömmlinge", published in 1895. In that work he would have found the following statements (p. 300): all cutaneous sense organs "sind stets in ihrem Bau von der einfachsten Form ableitbar"; (p. 301): "wir müssen aber festhalten, dass sie aus gleichartigen Anlagen hervorgegangen sind"; (p. 301): "alle diese Organe epidermoidaler Herkunft sind"; and (p. 323): "Ich habe Gründe angeführt, die dafür sprechen, dass Endhügel aus Sinnesknospen hervorgehen können." MAURER furthermore says that all the cutaneous sense organs of Amphibia "stellen niemals Endknospen dar, sondern sind immer und ausschliesslich nach dem Typus der Endhügel gebaut". If this be so, and if Endhügel und Endknospen be not derived the one from the other, we are led to the conclusion, under JOHNSTON's theory, that a large number of irregularly scattered lateral sensory organs are found in amphibians, selachians and the cartilaginous ganoids, "which have wholly disappeared in *Amia*", together with their related nerves, there being replaced, topographically, by a totally different set of organs and nerves. And JOHNSTON simply says, at least in so far as the selachians and cartilaginous ganoids are concerned, that "there is no difficulty in this supposition."

As to the possibility of a portion of a certain cerebral center becoming, so to speak, detached from that center, and then attached to another center, as I suggested; or even as to the possibility of that detached portion changing markedly in function, which formed no part of my suggestion but does form part of JOHNSTON's interpretation of it; we have JOHNSTON's own statements, in his work on "The Brain of *Acipenser*", that, (p. 120) "Of these nerves the V is the most constant in Vertebrates, but it has become separated with its sensory nucleus from the central apparatus of the VIII nerve in the higher forms"; and (p. 186), "In the History of Vertebrates the habenular apparatus seems to have changed its functions. In primitive Vertebrates it served the parietal eye and the olfactory apparatus. . . . In the higher forms the ganglion serves as part of certain indirect paths and possibly as an optic center".

Under all these circumstances it seems to me that I am fully warranted in slightly changing two of JOHNSTON's expressions, and saying that, had JOHNSTON studied the peripheral distribution of the fibres he finds arising in certain cerebral tracts with anything like the care that has characterized his several researches upon those tracts themselves, and had he thoroughly acquainted himself with the structures in the epidermis that those fibres innervate, he could not for a moment have entertained the hypothesis which he tries by a long and laborious argument to establish.

says, the canal does not, on leaving the most anterior ossicle of the lateral line, immediately enter bone  $C^1$  of BRIDGE's descriptions. Before reaching that bone it first traverses a short canal in a bone that is considered by GEGENBAUR (9, p. 113) as the most dorsal one of two supraclavicularia, the canal traversing that bone obliquely, near its dorsal end, exactly as it traverses the supraclavicular in *Amia*. This relation of this bone, in these two fishes, to a lateral canal, as well as its general relations, in each of them, to the skull and to the other bones of the shoulder girdle, all show conclusively that the bones of the two fishes are homologous. In *Polyodon* the bone is said by GEGENBAUR (9, p. 106) to be a "Deckknochen", primarily developed in relation to an underlying cartilage, this cartilage having wholly disappeared in *Polyodon* but being still retained in *Acipenser*. While I am inclined to doubt this derivation of the bone, thinking it much more probable that it is derived from a scale-like bone related to a lateral canal, it is evident that if it has, primarily, the origin that GEGENBAUR ascribes to it, it must contain, in *Amia* and *Polyodon*, two distinct components, a membranous and a lateral canal one; provided, of course, that the sensory organs of the lateral canals are actually centres of independent osteoblastic proliferation, as KLAATSCH (14) asserts. Whether the bone in *Acipenser*, also, contains this lateral canal component I can not tell from the descriptions, but in *Menidia* it would seem not to contain such a component, for HER-RICK (11, p. 37) says that the suprascapular of that fish is wholly unrelated to the lateral canals.

The short section of lateral canal enclosed in the supraclavicular of *Polyodon* probably lodges a single sense organ of the main lateral line, for there is a primary tube at each end of the section and no intermediate one. In *Amia* the bone lodges two organs.

Having left this bone, the canal, in *Polyodon*, enters bone  $C^1$  of BRIDGE's descriptions, this bone being considered both by that author and by COLLINGE as the posttemporal, which bone is the suprascapular of my nomenclature. The canal traverses this bone for a short distance only, as shown in the accompanying figures, the short section of canal enclosed in the bone probably containing a single sense organ; for, as in the case of the supraclavicular, there is a primary tube at each end of the section, and no intermediate one.

Having left the canal in this bone the lateral canal continues forward, as COLLINGE says, "in a series of small canal bones"; but these bones lie mainly dorsal to the anterior arm of  $C^1$ , immediately

beneath the thin skin of the fish, and not "on the dorsal surface of the dermo-sphenotic of BRIDGE"; an anterior ossicle, or the anterior portion only of that ossicle, alone lying dorsal to the posterior portion of the above mentioned bone. This anterior ossicle of the series lies directly and closely upon the so-called dermo-sphenotic, the posterior ossicles of the series being separated by a considerable space, filled with connective tissue, from the underlying arm of the bone  $C^1$ .

This series of lateral canal ossicles varies in each one of my several specimens, and also on the two sides of each specimen. What would seem to be the primitive arrangement was found on one side only of one of my specimens, and is shown on the right side of the accompanying figure (Fig. 1, Pl. 28). Here there were five ossicles in the chain; and a primary tube, here the trunk of a dendritic system, arose from the canal between the first and last ossicles of the series and the bones  $C^1$  and  $C^2$  respectively, and also between each two ossicles of the series excepting only the first and second. The tube that probably primarily had its origin from the canal between these two last-named ossicles arose at about the middle of the first ossicle of the series, from its lateral aspect. It was enclosed in bone for a considerable part of its length, differing in this from the other tubes, all of which were simple dermal tubes without bony envelope. Opposite the point where this tube probably arose, that is, between the first two ossicles of the series, from the mesial aspect of the canal, a branch canal arises and extends mesially nearly to the middle line of the head, where it ends in a large dendritic system. Whether there is here but one terminal system, or one such system and a closely adjoining penultimate one, could not be determined, but as the branch canal is enclosed in but two ossicles there is probably here but a single system. A second or third system, as the case may be, arises from the branch canal soon after it leaves the first one of the two enclosing ossicles. It may be directed, in different specimens, either forward or backward, and clearly indicates that we have here to do with a commissural canal that contains at least two sense organs. COLLINGE does not consider this canal as a commissure, but this is probably because he would limit that term to a full cross-commissure, which this canal certainly is not.

The two or more sense organs of the above described commissure are probably innervated by a supratemporal branch of the nervus lineae lateralis; for COLLINGE says (p. 519) that he could find no

branch of the glossopharyngeus going to any of the organs of the lateral line system, and that a branch of the vagus, which innervates the anterior portion of the lateral canal of the body, "also innervates the cluster pores in the occipital region". This probable innervation of the commissure, together with its origin from the main canal slightly anterior to the suprascapular, clearly indicates that it must be the homologue of the supratemporal commissure of *Amia* and teleosts, and that the two enclosing ossicles must accordingly represent all, or a part, of the extrascapular (supratemporal) bone of the fish. The lateral one of the two ossicles, on this side of this fish, did not enclose any portion of the main canal. In all the other dissections made, and as shown on the left side in the figure, it enclosed a part of that canal both anterior and posterior to the commissure, the lateral ossicle of the commissure apparently fusing with that ossicle of the main line that lies between it and bone  $C^1$ , and the united ossicles then not only encroaching upon the canal anterior to the commissure, but often also fusing with the mesial ossicle of the commissure. A single T-shaped bone thus often arises which encloses the commissure and a short section of the main canal, exactly as the extrascapular does in *Amia*. The primary tube that arose, on the right side of the figure, at the middle of ossicle 1, arose, in most of the other dissections, directly opposite the lateral end of the commissure; and was enclosed, nearly to the point where it begins to branch, in a delicate tube of bone. This enclosing of the primary tubes in bone, it may here be mentioned, is the general rule in *Polyodon*.

Anterior to this T-shaped extrascapular bone, between it and bone  $C^2$ , there were, in the several specimens, either two, three, or four lateral sensory ossicles, with three or four related primary tubes. There is thus, in these little bones, an evident tendency to fuse, and they would seem to represent a single cranial element; for in no case were any of them fused either with the extrascapular or with the bone  $C^2$ . Their position would seem to indicate that they represent the entire lateral canal component of a squamosal bone, and as such I should certainly consider them if BRIDGE and COLLINGE had not both considered bone  $C^2$  as the dermo-sphenotic. This will be further discussed below; but as these ossicles certainly form part, if not the whole, of the lateral component of the squamosal, they will be for convenience referred to as the squamosal ossicles.

On leaving the anterior end of the anterior squamosal ossicle, the main infraorbital canal enters a canal in BRIDGE's bone  $C^2$ , a bone which both BRIDGE and COLLINGE consider a single one, and which they both homologize, as already stated, with the dermosphenotic of other fishes. This bone is not, however, a single bone, either in my prepared skull or in either of the several other specimens examined, there being composed, in each case, of three or more wholly separate and distinct bones. The two principal bones here concerned are, however, so closely and intimately applied to each other that they might easily be mistaken for a single piece, and this doubtless misled both BRIDGE and COLLINGE; for I can not believe that these bones were not separate and independent in their specimens as well as in mine. The remaining one or more bones that also enter into the bone  $C^2$  are little lateral sensory ossicles that might possibly have been lost in dissection by BRIDGE and COLLINGE; but I think it much more probable that they were seen but considered, as the other two larger bones certainly were, as parts of a single bone. This very mistake was, in fact, first made by both my assistant, Mr. NOMURA, and myself, when examining cursorily the bones of the prepared skull; for although this skull had been kept some ten years in alcohol, and had been shaken about considerably in transportation, three wholly separate and independent bones were closely united to form what was apparently a single bone, and which corresponded exactly with bone  $C^2$  of BRIDGE's descriptions.

The two or more additional bones thus here represented in the single bone  $C^2$ , complete the otherwise incomplete number of the dermal elements of this part of the skull, and permit an interpretation of the several cranial bones not otherwise arrived at. As, however, two different interpretations can be given to the several bones here concerned, between which I hesitate to decide, I shall call them for the present, bones 1, 2 and 3; bone 3 being represented by the one or more little lateral sensory ossicles above referred to, together with certain more anterior ones that seem to have entirely escaped the notice of both BRIDGE and COLLINGE. These several bones are all shown in the figures, and no special description of them is necessary. A large lateral portion of bone 1 lies directly upon the mesial portion of the posterior half of bone 2, while its mesial edge articulates by sutures with bones  $B^1$  and  $B^2$  of BRIDGE's descriptions, the articulation being more important with  $B^2$

than with  $B^1$ . The bone was found in two pieces in two of the dissections, the smaller or additional one of the two pieces in each case enclosing a section of the supraorbital canal. The posterior one or two of the several ossicles that together form bone 3 lie directly upon the dorsal surface of bone 1 and bone  $B^2$ , while the one or two anterior ossicles bridge the interspace between  $B^2$  and bone 2, resting at either end upon the dorsal surfaces of these two bones. In one dissection two long and delicate spicules of bone extended mesially from the bridge of bone and reached and rested upon the dorsal surface of the lateral edge of bone  $B^2$ ; a similar spicule extending laterally from this latter bone and resting upon the ventral surface of the ossicles of the bridge. In another specimen a similar spicule extended laterally from bone  $B^2$  and reached and rested upon the ventral surface of the ossicles of the bridge.

The main infraorbital canal, when it leaves the anterior end of the chain of squamosal ossicles, enters the bone that I have called bone 1 not far from its hind edge, and from there runs forward to the middle and thickest part of the bone. There the single canal separates into two parts, one turning downward and forward as the postorbital part of the main infraorbital, while the other runs mesially and forward as the supraorbital canal; each of these canals soon leaving bone 1 to enter, respectively, bones 2 and 3.

Bone 1 thus encloses a Y-shaped portion of the lateral canals of the head, taken at and around the point where the supraorbital and main infraorbital canals anastomose, the former canal quite certainly here anastomosing with the latter by a terminal and not by a penultimate primary tube. From the Y-shaped portion of canal thus enclosed in this bone certain tubules always arise, but their number and position varies greatly. Normally a double dendritic system should be found at or near the point of anastomosis of the two canals, and one to three branching tubules did there arise in all but one of the several specimens examined. In nearly every instance there was a tubule at or near the point where each of the three arms of the Y entered or left the bone, these tubules either arising from the canal directly between the two adjoining bones, or near that point but enclosed in one or the other of the two adjoining bones. The tubules thus seemed to indicate that there was at least one sense organ in each arm of the Y, but unfortunately, the sense organs themselves could not be positively recognized at any place in any of the canals.

On leaving bone 1 the main infraorbital canal enters and traverses, somewhat transversely, bone 2; at about the middle and thickest part of which bone the dorsal end of the so-called hyomandibular canal usually anastomoses with the main infraorbital. In one specimen, however, this anastomosis took place between bones 1 and 2, a simple dendritic system arising from the main infraorbital as it traversed bone 2. A primary tube always arises from the hyomandibular canal near the point of anastomosis with the main infraorbital, and it is doubtless the tube of the double system that should normally there be formed.

Having left bone 2 the canal passes downward behind, and forward below, the eye, there being enclosed in a series of ossicles, as BRIDGE and COLLINGE have both stated, these ossicles lying in the connective tissues at a certain distance below the skin, and not immediately beneath the skin as they do in the supratemporal region.

Anterior to the eye the canal is said by COLLINGE to anastomose with the anterior end of the supraorbital canal, but I have failed to find any trace of such an anastomosis in either of the several dissections made. The supraorbital canal, in all these several specimens, ends in a terminal dendritic system that lies in the roof of the nasal cavity some distance dorsal to the main infraorbital canal. The latter canal here runs directly forward, without bend or break, lying in the loose connective tissues beneath the skin on the ventral surface of the snout, and giving off a number of primary tubes each of which opens by several pores on the ventral surface of the long spatula-shaped snout. Whether the canal was here enclosed in "a series of canal bones", as COLLINGE states, or not, I did not attempt to definitely determine, but it seemed to be in large part, a purely membranous tube. COLLINGE says that the canal here passes "forwards and inwards towards the parasphenoid and continues along its lateral border"; and that as it approaches "the anterior portion of the rostrum the diameter of the canal becomes less, diverges laterally, and passes around the anterior border, joining with its fellow half of the opposite side in the median line". The bone here referred to as the parasphenoid must either be the vomer of BRIDGE's descriptions, or the "azygous splint" that BRIDGE says (p. 692) "would appear to be the homologue of the anterior parasphenoid described by PARKER as existing in *Rana pipiens*". This azygous splint of *Polyodon*, it is to be noted, lies on the ventral surface of the snout considerably anterior to the mouth cavity, while the anterior parasphenoid of *Rana* lies in

the roof of the mouth cavity itself. It is thus evident either that the mouth cavities in the two animals, or the two bones here under consideration, can not be homologous; and this applies to the vomer bones of the two animals as well as to the so-called anterior parasphenoids. In the region where the vomers and the anterior parasphenoids articulate by suture with each other there are, on the ventral surface of the snout, two little tentacles, one on each side. These little tentacles, which have not been heretofore described so far as I can find in the literature at my disposal, must correspond to the larger tentacles of the sturgeon, and would mark the anterior limit of the region included in the roof of the mouth of teleosts, if they mark that limit in the sturgeon, as I was led, in an earlier work (No. 3, p. 274), to suggest.

The prenasal portion of the main infraorbital lateral canal, which COLLINGE says is a continuous canal uniting around the anterior border of the snout with its fellow of the opposite side, I could not satisfactorily trace. Only two of the snouts of my specimens had been preserved, and in the two dissections that I made the canal apparently came to the surface and there ended at about the place where COLLINGE says that it "diverges laterally". Anterior to this point other canals were found, but I could not be at all sure that any of them were lateral sensory canals. I accordingly had a considerable portion of the snout of my small specimen prepared for sectioning, and sectionized by my assistant, Mr. G. E. NICHOLLS, but the material was found to be in such an unsuitable condition that but a few sections were cut. These few sections, however, established the fact that there is a cross-commissural lateral canal near the anterior end of the snout of the fish, and that it traverses the cartilage of the end of the rostrum instead of passing around its anterior border as COLLINGE states. In the section of canal here enclosed in cartilage there are apparently two sense organs on each side, for two nerves, on each side, run backward from the transverse canal in canals in the cartilage. The two mesial ones of these four canals, one on each side, first unite to form a median canal, and then separate and open separately on the ventral surface of the cartilage. Anterior to the commissure an anterior continuation of the canal of either side, or the trunk of a dendritic system, whichever it may be, continues forward in a deep slit in the lateral edge of the cartilage, the slit being several times deeper than the diameter of the canal. This canal or tube, and also the transverse commissural canal,

are both enclosed or partly enclosed in a bony envelope apparently of dermal origin, dermal bone thus here being found inside the cartilage of the skull. Posterior to the commissure, as far as traced, the sensory canal lies external to but close to the lateral edge of the cartilage of the rostrum, and is partly enclosed in bone.

In the adult the commissural sensory canal above described traverses a relatively well developed canal near the end of the cartilaginous rostrum, and the median portion of this canal has become a fairly large median chamber. This chamber lies anterior to and wholly independent of the large central cavity of the rostrum described by BRIDGE, and was apparently entirely overlooked by that author. It is a median sensory chamber developed in relation to the lateral sensory system, and is not found in any other fish I know of, excepting in the *Muraenidae*, in which fishes it is, however, wholly enclosed in dermal bone and not in cartilage. This median chamber in the *Muraenidae* lodges a part of the ethmoidal section of the main infraorbital canal, as is fully described in another work (5). The cross-commissural canal of *Polyodon* is thus probably also an ethmoidal section of the main infraorbital line of the fish.

The supraorbital canal, starting from its point of anastomosis with the main infraorbital canal, lies for a short distance in the antero-mesial arm of bone 1, and then enters and traverses the series of three or more ossicles that together constitute bone 3; the canal turning gradually forward and then forward and laterally as it traverses the chain of ossicles. The one or two posterior ossicles of the series lie, as already stated, on the dorsal surface of bone 1, or on the dorsal surface of that bone and bone  $B^2$  of BRIDGE's descriptions. The more anterior ossicles span the space between  $B^2$  and bone 2. Beyond the anterior ossicle of this series the canal crosses somewhat transversely the dorsal surface of bone 2, there being a dermal tube supported by imperfect bone formation. At the lateral edge of bone 2 the canal turns downward and forward and enters a little ossicle that lies in the roof of the nasal cavity, between the two nasal openings. Several tubules arise from the canal as it traverses this little bone, and they would seem to belong to two dendritic systems, though they may all belong to a single system. If they belong to two systems one of them is certainly a terminal system; for the canal is not continued beyond the bone. The bone is thus evidently the nasal bone of the fish, and it was apparently wholly overlooked by both BRIDGE and COLLINGE, the former of which authors says that the

nasal is "apparently" represented in his bone  $C^3$ . This latter bone thus certainly not being a piscine nasal bone is probably a "dermal ect-ethmoid", a possibility that BRIDGE suggests though treating it as improbable.

The hyomandibular canal, on both sides of all of my several specimens, arises from the main infraorbital canal anterior to the point of anastomosis of that canal with the supraorbital canal. COLLINGE shows this canal, in all of his several figures, arising posterior to that point, apparently from the main infraorbital canal as it traverses my bone  $I$ . This is such an important difference that it seems to me that COLLINGE must here be in error, for the canal arising, as it does in my specimens, from the postorbital portion of the main infraorbital has an origin comparable with that of the similarly named canal in selachians; while arising, as COLLINGE shows it, from the squamosal portion of the main infraorbital canal, and yet anterior to the spiracle, it would have an origin and position totally different from that of any known canal in other fishes. From its point of origin in my specimens it runs downward and backward antero-ventral to the spiracle, and then has the general course that COLLINGE gives. The mandibular portion of the canal ends, however, in a definite terminal tube opening by a single pore, instead of gradually diminishing in size and vanishing in a point, as COLLINGE shows it. There are also, in all my specimens, several primary tubes given off in this mandibular portion of the canal, most of them being short and simple tubes opening by a single surface pore. There is no slightest indication, in any of my specimens, of the maxillary branch shown and described by COLLINGE. There are also no primary tubes, in two of my specimens, and but one in another, on the anterior side of the hyomandibular part of the canal, a place where COLLINGE shows four large dendritic systems. Certain of the branches of the dendritic systems of this part of the canal, in my specimens, as in COLLINGE's, open by pores that are in marked proximity to the pit-like organs of the region, COLLINGE's primitive pores, but the relation is certainly one of proximity only. The canal is everywhere enclosed, or partly enclosed, in delicate bones, these bones, in the hyomandibular region, lying in the skin superficial to the hyomandibular; while in the mandibular region they lie, in the posterior part of the length of the canal, superficial to the interhyal and ceratohyal of BRIDGE's descriptions, and, in the anterior part of the length of the canal, between the latter element and the mandible. In no part of their course do

they lie superficial to the mandible, the relation of the entire hyo-mandibular canal being markedly to the hyoid arch and not to the mandibular one. This is exactly what the innervation of the canal would lead one to expect, and it is clearly evident that the constant relation of the canal to the mandible in teleosts must be a secondary one. It is also evident that the dentary of *Polyodon*, being wholly unrelated to the lateral canal and its enclosing bones, can not be the exact homologue of the dentary of teleosts. The lateral canal component of this latter bone seems, in fact, to be a hyoid element that becomes secondarily grafted on a membrane bone developed in some relation to MECKEL'S cartilage.

The homologies of the several bones on the dorsal surface of the head of the fish can now be considered.

Here it is evident, first of all, that BRIDGE'S bone  $B^2$ , not being in any way directly related to the supraorbital canal, can not alone be the homologue of the frontal bone of other fishes. It may, however, represent a part of that bone, if it be assumed that the bone is normally formed of two separate components of different origin, one developed in relation to the supraorbital canal and the other not so related, and that these two components are found separate and distinct in *Polyodon*. The little spicules of bone that unite bone  $B^2$  and the series of ossicles that form bone 3 certainly favour this assumption, but it seems to me more probable that bone  $B^2$  is a parietal, the presence, in all my specimens, of a median opening between the bones of opposite sides of the head, resembling a parietal foramen, being decidedly in favour of this interpretation. The bones  $B^1$  then become paired supraoccipitals, instead of parietals, and this is in full accord with their relations to the suprascapulars and extrascapulars, which relations would otherwise be unusual.

The suprascapular, correctly identified by BRIDGE, has the normal relations of that bone to the lateral canals, but its long anterior arm, with the related descending lateral plate, are unusual. BRIDGE considers this descending plate to represent the pedicle or leg of the bone of teleosts. It might perhaps also contain the intercalar of those fishes, that bone being the one with which the pedicle of the suprascapular normally articulates. It is here to be remembered that the intercalar of all living fishes, so far as I know, though generally homologized with the opisthotic of higher animals, is primarily a purely dermal bone (2). It can not therefore be represented in the purely primary ossification that BRIDGE describes as the opisthotic.

Bones 1, 2 and 3 of my descriptions now remain to be considered, and, as already stated, they are capable of two different interpretations. The one that first suggests itself is, that they are respectively the squamosal, postfrontal, and frontal; and, considered as such, the bones on the top of the head of *Polyodon* would conform closely with the similarly named bones in GEGENBAUR'S (10) and HUXLEY'S (13) figures of the cranial bones of *Acipenser sturio*; HUXLEY'S bone *B*, shown on one side only of GEGENBAUR'S figure, being considered as the extrascapular, and his bones *I* and *L* as the suprascapular and supraclavicular respectively. The hyomandibular canal of *Polyodon* would, however, then join the main infraorbital in the postfrontal bone, and the infraorbital and supraorbital canals would anastomose in the squamosal, this latter bone even probably containing, though I cannot positively assert this, a sense organ anterior to the point of anastomosis of the two canals. These relations of this bone to the lateral canals would be most unusual, as would also be the wide separation of the postfrontal from the frontal by the intervening squamosal. There would also be the several lateral canal ossicles between bone *B*<sup>2</sup> and the extrascapular to account for, and it would have to be assumed either that they represent an unfused part of the squamosal or such a part of the extrascapular, which latter bone would then have a most unusual anterior extension.

Under my second interpretation, which I consider much the more probable, the point of departure is the assumption that the two or more tubular ossicles that lie anterior to the T-shaped extrascapular alone represent the lateral sensory element of the squamosal. My bone 1 then becomes the postfrontal, and it seems much more proper that a postfrontal should acquire the relations that this bone has to the point of anastomosis of the infra- and supraorbital canals than that a squamosal should acquire it. It is, however, contrary to all precedent that a postfrontal bone should lodge either a supraorbital organ, or an infraorbital organ that lies posterior to the point of anastomosis of that canal with the supraorbital. If the bone lodges these several organs, as seems probable, it has, however considered, an unusual relation to the lateral canals, this certainly showing how carefully these canals must be considered in using them to definitely determine the homologies of the related bones. If the bone is nevertheless a postfrontal, my bone 2 necessarily becomes a postorbital, bone 3 remaining the frontal, as under the first interpretation; the frontal and postfrontal then having proper relations to each other. The hyomandibular canal

would then join the main infraorbital in a postorbital and not in a postfrontal bone, which is certainly much more in accord with the position of the hyomandibular canal in selachians, which canal seems so evidently the homologue of the hyomandibular part of the canal in *Polyodon*. It is also in full accord with the position of the anterior end of the horizontal check line of pit-organs of *Amia*, which line so probably represents the dorsal part of the hyomandibular line of *Polyodon* (4). Moreover, the several cranial bones of *Polyodon* here under discussion would then conform closely, in their relations to each other, with the corresponding bones in *Clarias*, as given by POLLARD (18), and also with those of *Trematosaurus* as given by FRITSCH (8); excepting only in the apparent absence of an extrascapular bone in both these latter animals, and in the intercalation of a lachrymal, along the supraorbital canal of *Trematosaurus*, between the prefrontal and the nasal. Comparison with *Clarias* and *Trematosaurus* would also indicate that those lateral canal ossicles that span, in *Polyodon*, the space between the bones  $B^2$  and  $C^2$  must together represent the prefrontal bone of the fish, the posterior ones alone representing the frontal; the prefrontal thus lying serially along the supraorbital canal between the frontal and the nasal. In *Archeogosaurus* the supraorbital canal seems (8) even to be restricted to the postfrontal and prefrontal, not traversing the frontal at all. However this may be, it is evident that the so-called prefrontal of many descriptions of teleosts is quite probably not the homologue of the similarly named bone of amphibians, the latter bone being either wholly absent in teleosts, being there represented in the posterior one of the two nasal bones sometimes found on each side of the head, or being completely fused with either the frontal or nasal. But, it is needless to say, much more extended, and especially much more careful, investigation of the lateral system must be made before definite conclusions, based on it, can be arrived at.

The homologies here last above proposed show, if correct, that while *Polyodon* more closely approaches selachians in the arrangement of its lateral canals than any known teleost or other ganoid, the bones enclosing those canals more closely approach the arrangement found in Amphibians than those of any other known living fish, excepting *Clarias*, which latter fish, according to HUXLEY (12), closely approaches *Coccosteus* in its dermal armament.

The conditions found in *Polyodon*, moreover, definitely establish the fact that there is a definite lateral canal component in certain of

the so-called dermal bones of the skull of fishes, and that this component may be found wholly separate and distinct from another, so-called membranous component that may form part of the same bones. Is then this lateral component retained after the sensory organ or organs in relation to which it is developed have disappeared? That it may be retained without a related enclosed organ is certainly shown by the presence, in *Conger* (5), of a postauditory squamosal canal ossicle without such a related organ.

Palais Carnolès, Menton,  
May 5th, 1902.

---

### Literature.

---

- 1) ALLIS, EDWARD PHELPS jr., The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*, in: Journ. Morphol., V. 2, No. 3, April 1889.
- 2) —, On certain homologies of the squamosal, intercalar, exoccipital and extrascapular bones of *Amia calva*, in: Anat. Anz., V. 16, Nos. 3 and 4, June 1899.
- 3) —, The premaxillary and maxillary bones, and the maxillary and mandibular breathing valves of *Polypterus bichir*, *ibid.* V. 18, Nos. 11 and 12, Oct. 1900.
- 4) —, The lateral sensory canals, the eye-muscles, and the peripheral distribution of certain of the cranial nerves of *Mustelus laevis*, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 45, Part 2, Nov. 1901.
- 5) —, The lateral sensory system in the Muraenidae. (In press.)
- 6) BRIDGE, WM. T., On the osteology of *Polyodon folium*, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Part 2, 1878.
- 7) COLLINGE, W. E., The sensory canal system of fishes, Part 1, Ganoidei, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 36, Part 4, August 1894.
- 8) FRITSCH, A., Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens, V. 1, Prag 1879—80.
- 9) GEGENBAUR, CARL, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Heft 2. Schultergürtel der Wirbelthiere, Leipzig 1865.
- 10) —, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, V. 1, Leipzig 1898.
- 11) HERRICK, C. JUDSON, The cranial and first spinal nerves of *Menidia*: a contribution upon the nerve components of the bony fishes, Dissertation, State Hospitals Press, Utica, N. Y., 1899.

- 12) HUXLEY, THOMAS H., Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch, in: Mem. Geol. Surv., Decade 10, London 1861.
- 13) —, A Manual of the anatomy of vertebrated animals, New York 1872.
- 14) KLAATSCH, H., Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese, in: Morphol. Jahrb., V. 21, Heft 2, April 1894.
- 15) MERKEL, FR., Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere, Rostock 1880.
- 16) MINCKERT, W., Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der LORENZINI'schen Ampullen, in: Anat. Anz., V. 19, No. 20, July 1901.
- 17) PEABODY, JAMES E., The ampullae of LORENZINI of the Selachii, in: Zool. Bull., V. 1, No. 4, December 1897.
- 18) POLLARD, H. B., The lateral line system in Siluroids, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., Heft 3 and 4, Oct. 1892.

---

### Explanation of Plate.

Plate 28.

---

#### Index letters.

<p><i>B</i><sup>1</sup> BRIDGE's bone <i>b</i><sup>1</sup></p> <p><i>B</i><sup>2</sup> " " <i>b</i><sup>2</sup></p> <p><i>ESC</i> extrascapular, or supratemporal bone</p> <p><i>ioc</i> infraorbital lateral sensory canal</p> <p><i>hyc</i> hyomandibular lateral sensory canal</p>	<p><i>soc</i> supraorbital lateral sensory canal</p> <p><i>SC(C</i><sup>1</sup><i>)</i> supraclavicular; BRIDGE's bone <i>c</i><sup>1</sup></p> <p><i>Sq</i> squamosal lateral sensory ossicles.</p>
---	--

Fig. 1. The dermal bones, somewhat broken, and related lateral canals on the dorsal surface of the head of *Polyodon*.

---

Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

# Anatomisch-systematische Beiträge zur Kenntniss der Tracheopulmonaten.

Von

Dr. phil. **G. Glamann**,  
stellvertr. städt. Oberthierarzt, Berlin.

(Aus dem Zoologischen Institut in Berlin.)

---

Hierzu Tafel 29—34 und 9 Abbildungen im Text.

## Einleitung.

Die dem australischen Continent und seinen Inseln eigenthümliche Familie der Pulmonaten, die Janelliden, die sich dadurch vor allem auszeichnen, dass sie nur 2 Tentakel besitzen, sind in der letzten Zeit Gegenstand eines regen Interesses gewesen. Von ihren Gattungen haben *Janella*, *Aneitella* und *Triboniophorus* eingehende Untersuchungen erfahren; besonders sind PLATE'S „Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden“ von Bedeutung für die Kenntniss des Baues der Gattungen *Janella* und *Aneitella* sowie ihrer Stellung im System geworden. PLATE hat als der Erste nachgewiesen, dass die Janelliden im Gegensatz zu den auf den übrigen Continenten bekannten Pulmonaten keine Gefässlunge besitzen, sondern eine „Büschellunge“, wie er sie genannt hat, dass diese aus Divertikeln und Athemröhrchen, die eine Athemhöhle umgeben, besteht und dass die Athemröhrchen den Gasaustausch mit der Hämolymphe, die in einem grossen dorsalen Sinus diese Lunge umspült, direct vermitteln. Er hat ferner auf den complicirten Aufbau des Ureters aufmerksam gemacht und das Vorhandensein eines eigenthümlichen subcutanen Sinnesorgans, welches als ein modificirtes Osphradium gedeutet wurde, zuerst beschrieben.

Um diese neuen Gesichtspunkte für die Anatomie der Janelliden in ihrem ganzen Umfang verwerthen zu können, wurde eine Nachuntersuchung zunächst der noch übrig bleibenden Gattungen, dann aber möglichst vieler Arten nothwendig. PFEIFFER hat in seiner Arbeit „Die Gattung *Triboniophorus*“ die von PLATE gemachten Angaben im vollen Umfang für diese Gattung bestätigt gefunden. Da von den über die

Gattung *Aneitea* vorliegenden Arbeiten keine den anatomischen Aufbau der Lunge und des Excretionsorgans berührt, so musste es von Interesse sein, die fehlende Untersuchung anzustellen. Es lag die Vermuthung nahe, dass auch bei dieser letzten Gattung für die genannten Organe dieselben anatomischen Verhältnisse angetroffen werden würden wie bei *Janella*, *Aneitella* und *Triboniophorus*; gleichzeitig konnte, falls sich auch für *Aneitea* wie für die andern nur ihr eigenthümliche Gattungsmerkmale nachweisen liessen, die Diagnose für die 4 Gattungen der Janelliden mit einiger Sicherheit aufgestellt werden. Ich habe mit der vorliegenden Arbeit versucht, diese Lücke auszufüllen, indem ich 2 Exemplare der Gattung *Aneitea* untersucht und im Folgenden beschrieben habe; gleichzeitig habe ich die Anatomie von *Aneitella virgata*, von der vorher EDGAR A. SMITH eine kurze Beschreibung gegeben hat, die jedoch nur Angaben über den Habitus, den Kiefer und die Schalenkammer enthält, ohne auf den Aufbau der Organe einzugehen, an einem Exemplare festzustellen mich bemüht. Das Material verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. LUDWIG PLATE, dem ich gleichzeitig für die Stellung dieses Untersuchungsthemas sowie für die Förderung, die er meiner Arbeit hat angedeihen lassen, zu verbindlichstem Danke verpflichtet bin.

Es ist mir ein Bedürfniss, gleichzeitig meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrath Prof. Dr. F. E. SCHULZE für die vielfache Anregung und Belehrung, die ich in seinen Vorlesungen und praktischen Uebungen gefunden habe, meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen. Ich verfehle auch nicht, Herrn Prof. Dr. v. MÄHRENTHAL und Herrn Dr. HEYMONS für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse aufrichtigst zu danken.

---

Die Gattung *Aneitea* ist im Jahre 1860 von GRAY aufgestellt worden. Der englische Schiffsarzt J. D. MACDONALD hat im Jahre 1856 2 Exemplare einer zweitentakligen Landschnecke von der Insel Aneiteum (Neue Hebriden) genauer untersucht und, trotzdem er nach der ebenfalls von GRAY 1850 aufgestellten und ihm bekannten Diagnose der Gattung *Janella* annahm, dass die von ihm untersuchten Exemplare eine neue Gattung darstellten, ihnen doch keinen Namen gegeben, sondern sie einfach als Aneiteum slug bezeichnet. Nach der von MACDONALD gegebenen Beschreibung und nach eigenen Untersuchungen, die er an Exemplaren aus Neu-Caledonien anstellte, construirte GRAY, da er seine Exemplare für dieselbe Art wie die MACDONALD'sche hielt, als zweite die Gattung *Aneitea*, die er folgender-

maassen definirte: „Der kleine, dreieckige Mantel enthält ein Schalenstück. Vom Hals [dem Theile des Rückens zwischen Kopf und Mantel] gehen 2 divergirende Furchen nach den Lippen [dem Mundrande]. Ueber den Rücken verläuft eine mittlere tiefe Rinne, in die seichtere Seitenfurchen schräg einmünden. Zähne viereckig, Kiefer hornig.“ GRAY machte aus der Gattung *Aneitea* dann die Familie *Aneiteadae*, die er den *Janelladae*, der von ihm zuerst aufgestellten Familie, gegenüber stellte. KEFERSTEIN, der 2 von ihm benannte Arten der Gattung *Triboniophorus* beschrieben hat, sprach 1865 die Ansicht aus, dass die bis dahin bekannten Vertreter der zweitentakligen Landschnecken alle zu einer Familie, *Janellidae*, gehörten und dass keine Veranlassung vorliege, eine zweite Familie, *Aneiteidae*, aufzustellen. Er bezeichnete mit *Aneitea* nunmehr wieder eine Gattung in der Familie der Janelliden mit der folgenden Diagnose: „Rücken mit einer tiefen Längsfurche und mehreren seichtern, in sie einmündenden schrägen Seitenfurchen. Mantel klein, dreieckig. Zungenplatten [Zähne] viereckig mit einfachem, mittelständigem, spitzem Zahn [Rhachiszahn]. Kiefer vorn flach concav, mit einem aus der ganzen Breite entspringenden hintern Fortsatz.“ HEDLEY hat 1889 die Gattung *Triboniophorus* für synonym mit *Aneitea* erklärt und in Folge dessen nur 2 Gattungen, *Athoracophorus* und *Aneitea*, aufgestellt. Er zählt als Arten von *Aneitea* auf: *A. macdonaldi*, *A. gräffei*, die HUMBERT 1863 als Gattung *Triboniophorus* neu aufgestellt hat, und als zweifelhafte Art die Exemplare, die GRAY 1860 als Alkoholpräparate von Neu-Caledonien erhielt und nach denen er seine Gattung *Aneitea* aufstellte. *Triboniophorus schüttei* und *krefftii* KEFERSTEIN hält er für synonym mit *Aneitea (Triboniophorus) gräffei*.

MACDONALD, der, wie schon erwähnt, zuerst eine Beschreibung des Aneiteum slug geliefert hat, giebt an, dass die lebenden Thiere eine ungemein wechselnde Gestalt, bald kurz und breit, bald lang und dünn, mit allen möglichen Zwischenstufen, annehmen können, so dass die eigentlichen Körpermaasse sich nur schwierig feststellen liessen. Das Thier sei etwa  $2\frac{1}{2}$  (englische) Zoll lang bei  $\frac{6}{8}$  Zoll Breite; seine Farbe sei ein fahles Gelbbraun mit eingesprengten röthlich-braunen oder schwarzen Flecken. Er fährt dann fort: „Auf der Mitte des Rückens läuft eine enge Furche vom Nacken bis zu der stumpfen Spitze des Schwanzes. Von dieser Primärfurche gehen beiderseits kleinere Seitenfurchen ab, die einander parallel schief nach hinten und aussen bis an den dünnen Fussrand ziehen und mit einander durch

Zwischenräume in Verbindung stehen, die quer zwischen niedrigen, warzenartigen Hauterhöhungen verlaufen.

Der auf der rechten Körperseite etwas nach vorn von der Körpermitte gelegene Mantel hat an der Oberfläche nur eine geringe Ausdehnung; er wird begrenzt von einem Dreieck aus Hautfurchen, dessen Winkel abgerundet sind. Die Basis dieses Dreiecks gehört der Mittellinie des Körpers an, die an dieser Stelle etwas nach links ausbiegt. Der äussere, mehr stumpfe Winkel ist tief in die Haut eingekerbt und erscheint von der Athemöffnung durchbohrt. Vom vordern Winkel gehen 2 Seitenfurchen nach vorn, die sich so abzweigen, dass sie am Grunde der Fühler aussen vorübergehen. Die Tentakel entspringen direct am Kopf und haben mit dem Mantel keine Verbindung. Sie nehmen nach dem Ende zu an Umfang ab; die Spitze ist wieder etwas verbreitert und trägt auf ovaler Endplatte das Sehorgan.“ Aus den beigegebenen Abbildungen lässt sich ausserdem erkennen, dass das ziemlich grosse Athemloch in der rechten Mantellecke sich befindet und dass in seiner Nähe der Anus mündet.

Unter dem Namen *Athoracophorus hirudo* hat FISCHER 1868 eine zweitentaklige Landschnecke folgendermaassen beschrieben: „Lang gestreckte Form, vorn abgerundet, hinten zugespitzt. Ueber die Mittellinie des Körpers verläuft eine ziemlich tiefe Längsfurche, von der jederseits schräg von vorn und oben nach hinten und unten verlaufende Seitenfurchen abgehen. Auf der rechten Körperseite umfasst eine Hautfurche ein Dreieck, dessen Basis der Mittelfurche angehört und an dessen Spitze die Athemöffnung sich befindet. Dieses Dreieck, das dem Mantel der *Limax*-Arten entspricht, ist verhältnissmässig klein, und seine Ränder gehen allseits unmittelbar in die Körperdecke über. Eine weitere Furche umgreift jederseits den Tentakel und einen Theil des Kopfs; in der rechten Kopffurche mündet die Geschlechtsöffnung. Der Mundeingang liegt auf der Unterseite vor dem Fusse. Die Hautfarbe ist ein Gelb mit schwärzlichen, rundlichen, unregelmässig verstreuten Flecken; der Mantel ist zumeist einfarbig.“

Mit diesen Angaben habe ich den Befund, den die Untersuchung meiner *Aneitea*-Exemplare ergeben hat, verglichen; die Gegenüberstellung ist in Form einer Tabelle dem Untersuchungsergebniss angefügt. Aus diesem Vergleich ergibt sich, dass, soweit HEDLEY'S Beschreibung der *Aneitea gräffei* genau ist, sie eine sehr nahe Verwandtschaft zu meinen Exemplaren erkennen lässt. Die Angaben über den Habitus, die Schalenreste und den Kiefer stimmen fast völlig überein. Die *Aneitea gräffei* HEDLEY'S ist etwas grösser und zeigt

in der weissen bis lichtgelben Hautfarbe purpurrothe Bänder an der Spitze des Schildes und der hintern Hälfte des Fusses; HEDLEY giebt selbst an, dass die Thiere in Alkohol sich ganz verschieden contrahiren und dass das Pigment nach einigen Wochen darin verschwindet. Auch seine Mittheilung, er habe an der vordern Spitze des Schildes als Schalenreste ca. 12 abgerundete Kalkstückchen von unbestimmtem Umfange gefunden, von denen das vorderste das grösste sei und aus mehreren zusammengewachsenen Stücken zu bestehen scheine, ist nicht anders aufzufassen, als dass in einer Schalenkammer, deren Lage derjenigen meiner Exemplare entspricht, mehrere Kalkstückchen, ein grösseres und einige kleinere, vorhanden sind; selbst den scholligen Aufbau, wie ich die Structur des grössern Schalenstückchens genannt habe, hat HEDLEY gesehen und als Resultat des Zusammenwachsens aus mehreren Stücken erklärt. Die Bildung des Zahnfortsatzes in der Mitte des vordern Kiefferrandes und des blattartigen Fortsatzes an der untern Kiefffläche stimmt bei beiden Arten völlig überein; die Entwicklung des Digestionstractus sowie der Genitalorgane lässt, soweit HEDLEY diese Organe mit Wort und Bild berücksichtigt hat, einen Unterschied gegen das von mir gefundene Ergebniss nicht erkennen. Allerdings fehlen Angaben über den Bau der Niere und des Ureters bei HEDLEY ganz, und ich kann deshalb ein Schema, das ich bei der Besprechung der Excretionsorgane der von mir untersuchten Exemplare für den Nieren- und Ureteraufbau der Tracheopulmonaten als Versuch aufgestellt habe, der *Aneitea gräffei* gegenüber auf seine Richtigkeit nicht prüfen. Die HEDLEY'sche Untersuchung übergeht ferner den Rhachiszahn ganz und ist für die Seitenzähne so wenig sagend, dass auch dieser für die Systematik mit am besten zu verwerthende Unterschied hier nicht in Betracht gezogen werden kann; ich bin jedoch trotzdem genöthigt, vorläufig an der Vermuthung festzuhalten, dass meine *Aneitea*-Exemplare zur Art der HEDLEY'schen *gräffei* gehören. Bei der Uebereinstimmung der beiden Formen im Habitus und im Bau des Kiefers und der Kalkschale muss es dahingestellt bleiben, ob eine spätere, genauere Untersuchung der HEDLEY'schen *Aneitea gräffei* vielleicht im Bau des Ureters und der Radulazähne derartig tiefgreifende Unterschiede ergeben wird, dass eine Trennung derselben von meinen Exemplaren eine Nothwendigkeit wird.

Nicht verhehlen will ich, dass ich das Vorhandensein solcher Unterschiede eigentlich beim Beginn der Untersuchung erwartet hatte. Die HEDLEY'sche *Aneitea* ist eine continentale, die meine eine Inselform; jene stammt aus der Nähe von Brisbane und diese von den

Neuhebriden. Es war anzunehmen, dass die Veränderung der Lebensbedingungen, wie sie die Insel dem Continent gegenüber doch in den meisten Fällen hervorruft, eine Anpassung der ursprünglich continentalen Form an die veränderten Bedingungen und damit eine theilweise Umbildung des Thieres verursachen werde; einer spätern Untersuchung der continentalen Form bleibe es überlassen, zu entscheiden, ob in diesem Fall der sonst oft bestätigte Erfahrungssatz keine Gültigkeit hat.

Ich widerspreche mit meiner Annahme, meine *Aneitea*-Exemplare seien identisch mit *Aneitea gräffei*, auch der Behauptung PFEIFFER's, dass die HEDLEY'sche *Aneitea gräffei* synonym mit *Triboniophorus* und deshalb als *Triboniophorus gräffei* in diese Gattung aufzunehmen sei. Die Behauptung PFEIFFER's ist wahrscheinlich veranlasst durch die schon erwähnte Ueberlegung, dass *Triboniophorus* und *Aneitea* zwei sich sehr nahe verwandte Gattungen darstellen, von denen *Triboniophorus* die continentale und *Aneitea* die insulare Form repräsentirt; er reclamirt deshalb die HEDLEY'sche *Aneitea gräffei*, weil sie auf dem Continent lebt, für die Gattung *Triboniophorus*. Aus den vorher angegebenen Gründen muss ich die continentale *Aneitea*-Art wieder herstellen; meine Exemplare schliessen sich im Habitus und anatomischen Aufbau, soweit sie von insularen Aneiteen bekannt sind, diesen Aneiteen völlig an, sind also wahre Aneiteen; sie gleichen jedoch der *Aneitea gräffei* HEDLEY's dermaassen, dass das Vorkommen der Aneiteen auf dem Continent als erwiesen betrachtet werden muss.

## Habitus.

### A. *Aneitea*.

Die beiden mir vorliegenden Exemplare der Gattung *Aneitea* weichen ausser in den Maassen nur durch einen Umstand von einander ab, der nicht als eine Verschiedenheit in der Art aufzufassen ist, sondern eine andere, unten mitgetheilte Zufälligkeit als Ursache hat. Ich nenne des leichtern Auseinanderhaltens halber die beiden Exemplare A. I und A. II und werde sie nicht einzeln besprechen, sondern nur, wo solche vorhanden, auf die Unterschiede aufmerksam machen.

*Aneitea* I (Fig. 1) hat eine Länge von 87 mm, ist 16 mm breit und erreicht ihre grösste Höhe etwa in der Mitte, wenig nach dem hintern Körperende zu, mit 14 mm. Bei dem zweiten Exemplar betragen die obigen Maasse 48 bez. 14 bez. 11,5 mm; die grösste Breite des Fusses bei A. I misst 15, bei A. II 14 mm. Die conservirten

Thiere erscheinen stark zusammengezogen, ihre Farbe ist ein fast überall gleichmässiges helles Grau. Der hoch gewölbte Rücken fällt steil zu den Seitenwänden ab. Auf dem Querschnitt sieht man, dass die Fussohle sich direct an die Seitenwände des Körpers ansetzt; ein Hyponotum, wie es für *Janella* charakteristisch ist, fehlt also, dagegen findet sich an der Uebergangsstelle ein sehr schmaler, scharf-randiger Saum, der namentlich bei *A. I* den Runzeln des Fusses entsprechend in Falten gelegt ist. Bei nur wenig, aber stetig abnehmender Höhe senkt sich der Rücken nach vorn sanft zum Munde herab. Die Gestalt des hintern Körperendes ist nun bei *A. I* und *A. II* völlig verschieden. Während bei *A. II* etwas vor Beginn des letzten Körperdrittels der gesammte Körper sich rasch zu einer scharf auslaufenden Spitze verjüngt, bleibt der Höhendurchmesser bis unmittelbar zu dieser Körperstelle bei *A. I* derselbe, ja es findet sich hier sogar eine leicht buckelförmige Aufwölbung der Haut, die steil zum Körperende abfällt. Dieser Unterschied klärte sich bei der Präparation des Situs viscerum auf; der Digestionstractus von *A. I* war mit aufgenommener Nahrung, einer braunschwarzen, feinkrümligen, humusartigen Masse, gefüllt, während *A. II* nur geringe Ingesta im Darmcanal enthielt.

Die Haut ist durchweg glatt. Die geringe Felderung, die sich namentlich im letzten Körperdrittel von *A. II*, wenn auch sehr schwer, erkennen lässt, möchte ich mit PFEIFFER als eine Folge der durch die Conservirung eingetretenen starken Krümmung der Thiere ansprechen. Die bei *A. I*, wie oben erwähnt, vorhandene, stark gespannte Haut des hintern Körperendes lässt wenigstens keinerlei Eindrücke erkennen. Die Haut des Fusses weist zahlreiche Querfurchen auf, von denen einzelne, tiefere, quer über die Breite des ganzen Fusses verlaufen, während dazwischen liegende, seichtere, nur etwa ein Drittel oder die Hälfte der Haut durchziehen. Sie vertheilen sich auf die Strecke vom Munde bis an diejenige Stelle, wo der Körper sich zur Schwanzspitze verjüngt; von hier ab sind sie sehr schwach angedeutet oder verschwinden. Es hebt sich durch diese Anordnung der Furchen ein deutlicher Mittelstreifen hervor, der, gegen die Randpartien der Sohle in der Farbe nicht verändert, durch seine wenigen und tiefen Furchen auffällt, jedoch auch im letzten Körperdrittel, wo die Furchung fehlt, deutlich abgesetzt ist. Seine Breite beträgt bei *A. I* 6, bei *A. II*  $6\frac{1}{2}$  mm. *A. II* zeigt im Ganzen gegen *A. I* sehr schwach angedeutete Fussfurchen, doch ist auch hier der Mittelstreifen deutlich erkennbar. Nach HUTTON (1878) sind der Mittel- und die Seitenstreifen der Fussohle lediglich auf die Conservirung zurückzu-

führende Erscheinungen. Er betont ausdrücklich, dass eine solche Dreitheilung der Sohle im Leben nicht beobachtet wird und dass sie erst auftritt, nachdem man die Thiere in starken Alkohol gebracht hat.

Im vordern Körperdrittel auf der Höhe des Rückens, nach rechts von der Mediane, liegt ein von 3 Furchen — Mantelfurchen — gebildetes Schild, das Mantelschild (Fig. 1 *ma*). Die linke Mantelfurche ist ein Theil der von der vordern Mantelschildspitze bis zum Körperende die Mittellinie des Rückens darstellenden medianen Rückenfurche (Fig. 1 *mf*). Sie ist leicht nach links gebogen, während die rechte vordere und hintere Mantelfurche gerade verlaufen; sie stossen fast im rechten Winkel auf einander. Die Mantelfurchen von *A. II* sind alle leicht gebogen. Das von den Furchen umschlossene Dreieck hat bei *A. I* 15 mm Länge und 9 mm grösste Breite (Fig. 1). Die hintere Ecke bildet einen spitzen Winkel, die vordere ist abgerundet, die rechte stellt einen fast rechten Winkel dar. In dieser Mantelecke, 1 mm von den Furchen entfernt, liegt eine rechtwinklig gebogene Furche — die Renoanalrinne PLATE'S — die durch eine secundäre Rinne mit der rechten vordern Mantelfurche communicirt. Zwischen ihren etwas wulstigen Rändern werden 2 Oeffnungen sichtbar, von denen die obere die Athemöffnung (Fig. 1 *atl*), die untere den After (*an*) darstellt. Wie später angegeben, ist eine eigentliche Nierenöffnung nicht vorhanden, der Ureter mündet in den Athemgang (Fig. 1 *atl + o.re*). Die vorher erwähnte mediane Rückenfurche (*mf*) theilt sich an der vordern Ecke des Mantelschildes in 2 divergirende Kopffurchen, die das Kopfschild (Fig. 1 *ksch*) umschliessen. Ihr Verlauf ist in so fern ein verschiedener, als sie bei *A. I* um den Grund des Fühlers nach vorn und innen sich herumlegen und dort in der Haut endigen, bei *A. II* dagegen sich im halbkreisförmigen Bogen aussen um die Fühler herumlegen, convergiren und sich in der Mediane am obern Rande der Mundöffnung erreichen; sie umsäumen auf diese Weise einen Vförmigen Hautlappen, den man als Stirn bezeichnen könnte. Dieser Hautlappen wird bei *A. I* von einer besondern Furche — Stirnfurche — umsäumt, die quer über der Mundöffnung in der Körperhaut flachbogig verläuft; der Hautlappen ist dem zu Folge hier nicht Vförmig, sondern sanft geschweift. Ferner sind hier die Stirnfurchen viel tiefer als bei *A. II*, so dass man von dem Vorhandensein zweier Mundsegel sprechen könnte. Von der medianen Rückenfurche, den Mantel- und Kopffurchen gehen in unregelmässigen Zwischenräumen Seitenfurchen ab (Fig. 1 *sf*), die parallel von oben und vorn nach hinten und unten verlaufen. Sie anastomosiren nicht mit einander und sind nur schwach

angedeutet, so dass sie bei *A. I* nur als feine, hellere Streifen sichtbar sind. Bei diesem Exemplar sind rechts 14, links 13 Seitenfurchen vorhanden; *A. II* hat davon auf jeder Seite 21. Die Differenz lässt sich daraus erklären, dass auf der straff gespannten Haut des hintern Körperdrittels von *A. I* Furchenbildung nicht mehr wahrgenommen werden konnte. Die Seitenfurchen liegen enger an einander am vordern und hintern Körperende; bedeutend, bis über das Doppelte, erweitert sich der Raum zwischen ihnen in der Körpermitte. Sie reichen bis an den oben erwähnten gefalteten Saum an der Uebergangsstelle der Körperwand in den Fuss heran. Ich möchte mich, was die Verschiedenheit in der Zahl der Seitenfurchen sowie im Verlaufe der Kopffurchen bei den beiden Exemplaren betrifft, der Ansicht PFEIFFER'S anschliessen, der aus seinen Untersuchungen folgert, dass Verschiedenheit in der Anzahl und Beschaffenheit der Furchen kein systematisches Merkmal ist, welches zur Artunterscheidung verwerthet werden kann. Auch hier beweist die Verschiedenheit in der Zahl der Seitenfurchen sowie im Verlauf der Kopffurchen zweier, einschliesslich aller Organe auch in der Farbe übereinstimmender Individuen die Richtigkeit der Annahme PFEIFFER'S, „dass in der Ausbildung dieser Furchen eine grosse individuelle Variabilität besteht“.

Es sind 2 Fühler vorhanden, welche die Augen tragen (Fig. 1 *te*). Bei beiden Exemplaren sind sie bis auf eine sehr geringe, mit einem Schlitz versehene Erhebung über die Haut des Vorderendes eingestülpt.

Der Genitalporus (Fig. 1 *o.ge*) liegt an der rechten Körperseite in der rechten Kopfschildfurche, bei *A. I* unmittelbar am Grunde des Fühlers. Der Abstand der Geschlechtsöffnung vom Grunde des rechten Fühlers bei *A. II* beträgt 2 mm.

### B. *Aneitella*.

Von *Aneitella virgata*, die in einem Exemplar mir zur Untersuchung vorlag, hat EDGAR A. SMITH 1884 eine kurze Beschreibung gegeben, die von *Athoracophorus virgatus*, wie er die Art nennt, Folgendes berichtet:

„Das in Spiritus befindliche Thier ist ziemlich dreimal so lang wie breit; am breitesten in der Körpermitte, sehr flach und am Hinterende wenig zugespitzt, mit convexem Rücken, nicht gekielt, von röthlich gelber Farbe, mit 5 unregelmässigen Streifen über den Rücken von schwärzlichem Farbton, glatt, mit nur schwachen Anzeichen einer centralen und mehreren lateralen Furchen. Der Fuss ist sehr breit, gleichmässig gelbroth, an den Seiten mit dünnem Rand versehen. Die

Athemöffnung ist klein und etwas über der Mitte zwischen der Rückenoberfläche und dem Fussrand nach diesem zu gelegen; von der Oeffnung läuft eine enge Furche schief nach vorn zur Rückenmitte, die sich dann theilt und an dem Augententakel jeder Seite vorbei geht. Die Mundöffnung ist im contrahirten Zustande von einem verdickten Rand umgeben und oben dreitheilig. Es ist ein horniger Kiefer mit concavem Schneiderand und einem kleinen, dreiseitigen Vorsprung in der Mitte vorhanden, der seitlich bis über die Ränder hinaus reicht. Die Schale wird ersetzt (nur ein Thier ist untersucht worden) durch 8 kleine Kalkstückchen von verschiedener Form und Grösse — das grösste war über  $1\frac{2}{3}$  mm lang —, die in der Mitte des Rückens wenig vor der Athemöffnung liegen. Die Maasse des Thieres betragen: Länge 27, Breite 10, Höhe 8 mm; das untersuchte Exemplar ist auf Wild Island gefunden worden.“

PLATE hat eine andere Art, *Aneitella berghi*, untersucht. Er beschreibt diese Art als schmal lanzettförmig von oben gesehen, vorn verhältnissmässig breit, hinten in eine stumpfe Spitze auslaufend. Ein Hyponotum fehlt; der Rücken fällt jederseits ziemlich steil ab und bildet neben der Seitenkante einen schmalen, fast horizontalen Streifen. Rücken- und Seitenfurchen fehlen; die beiden Kopffurchen sind von gewöhnlicher Länge, weil sie hinten sich nicht vereinigen und umsäumen vorn 2 deutlich ausgeprägte Mundlappen. Das Mantelstück ist, da die Rückenfurche fehlt, nur von einer rechten vordern und hintern Furche begrenzt; in die erste geht die rechte Kopffurche über. In der rechten Ecke des Mantelschildes liegt in einer halbkreisförmigen Furche, der Renoanalrinne, die Afteröffnung und der Athemgang mit der Nierenöffnung, die beide zusammen ausmünden. Die Genitalöffnung liegt an der gewöhnlichen Stelle. Der gleichmässig schmutzig hellgelbe Grundton der Rückenfärbung wird durch Pigmentstreifen in Form von 5 Längsbinden unterbrochen, die eine Zusammenhäufung zahlreicher, unregelmässig begrenzter, häufig wolkenartiger Flecke darstellen; ausserdem tritt Pigment in zerstreuten Flecken auf dem Kopfschilde und dem Mantel auf. Die Länge des Thieres beträgt 34 mm, seine grösste Breite in der Querebene der vordern Mantelecke  $11\frac{1}{2}$  mm, die grösste Höhe in der Mitte des Mantels 7 mm.

Mein Exemplar von *Aneitella virgata* (Fig. 2) ist 23 mm lang, 10 mm breit und 11 mm hoch. Das vordere Körperdrittel ist gewölbt, sonst erscheint die Form flach. Das Hinterende läuft in eine stumpfe Spitze aus; an den beiden Seitenwänden findet sich ein

ca. 2 mm breiter, unregelmässig gezackter Saum (Fig. 2 s). Die Farbe ist ein stumpfes Gelblichweiss; über die Oberfläche des Thieres verlaufen 5 einzelne, dunkel tingirte Streifen, von denen 2 neben der Mediane des Körpers liegen und 6—8 mm Länge erreichen; neben ihnen findet man noch 3 kürzere.

Die Haut erscheint völlig glatt. Weder die bei *A. I* und *II* vorhandene Rückenfurche und die Seitenfurchen noch Furchen in der Fussohle sind bei *Aneitella* zu bemerken; auch der eigenthümliche hellere Rückenstreifen des Fusses fehlt hier. An Stelle der Mantelfurchen findet sich rechts etwas vor der Körpermitte, zwischen der Körpermediane und dem Rande eine Linie in Halbbogenform mit 3 Quereinschnitten (Fig. 2); sie begrenzt das Mantelstück (*ma*) von rechts und setzt sich in eine seitliche Furche fort, die in sanftem Bogen bis zum rechten Tentakel (*te*) führt. In den Halbbogen — die Renoanalrinne — münden, wie sich später aus Schnitten hat feststellen lassen, der Reihe nach von vorn nach hinten ein: der Harnleiter, der Athemgang und das Rectum; die ersten beiden dicht neben einander (Fig. 2 *atl + o.re + an*). Ein Kopfschild fehlt; eine nach links abgehende, sehr undeutlich erscheinende Seitenfurche, die bald in der Haut verschwindet, ist wohl nicht charakteristisch, sondern auf die Contractionswirkung der Conservirungsflüssigkeit zurückzuführen.

An der Grenze des ersten und zweiten Körperdrittels mitten auf dem Rücken liegen in der Haut etwa 12 grössere und kleinere Bläschen (Fig. 2 *sch*), die einen weisslichen Inhalt durchschimmern lassen. Es sind dies Schalenbläschen, die leicht glänzende Kalkstückchen enthalten. Eine vor ihnen sich nach der linken Seite herab-biegende dunkle Schleife hat sich bei der Präparation als eine Darmschlinge mit Inhalt erwiesen. Die Genitalöffnung ist mit blossem Auge nicht aufzufinden. Die beiden Tentakel (*te*) stellen  $1\frac{1}{2}$  mm lange, kolbig aufgetriebene Anhängsel dar mit je einem schwarzen Augenfleck an der Spitze.

### Haut und Drüsen.

Die Haut bedeckt ein einschichtiges Epithel, das bei *A. I* auf der Körperoberfläche schlecht erhalten und nur in den einzelnen Hautvertiefungen sichtbar ist, ungleich besser conservirt dagegen bei *A. II* angetroffen wird (Fig. 3 *ep*). Die einzelnen Zellen sind höher als breit und sitzen ohne Basalmembran der Cutis auf; den Abschluss nach aussen bildet eine derbe Cuticula. Sie besitzen grosse Kerne, die den Zellraum fast ausfüllen und gefärbt bald mehr, bald weniger

deutlich tief blau tingirte Kernkörperchen und Chromatinkörnchen erkennen lassen.

In grosser Anzahl, dicht neben einander, liegen unter dem Epithel grosse, blasen- oder flaschen-, seltener schlauchförmige Drüsen, die stets aus einer Zelle bestehen (Fig. 3 *dr*). Sie enthalten einen basalständigen Kern, der von einem blau tingirten, feinmaschigen Protoplasma umgeben ist oder ohne dieses Plasma dem Grunde der Zellmembran aufsitzt. Dann hat sich das Plasma zu einem Ballen in der Mitte der Zelle zusammengezogen oder liegt vor dem der Epithelschicht zustrebenden Ausführungsgange der Drüse. Dabei ist die Färbung durch eingelagerte Secretmassen eine bedeutend intensivere geworden, so dass die Maschen des Protoplasmas wenig oder gar nicht erkennbar sind. Der Ausführungsgang bricht durch die Reihe der Epithelzellen hindurch; er ist meist schmal, etwa flaschenhalsförmig. An denjenigen Hautstellen bei *A. I.*, die das Epithel nicht mehr erhalten zeigen, nimmt der Ausführungsgang mitunter die ganze Breite einer Zelle ein; das Bild gewinnt dadurch den Anschein, als würde das in Form von Ballen in den Drüsen enthaltene Secret auf einmal durch die breite Oeffnung nach aussen befördert.

Eine zweite Gruppe von Drüsen, welche den zuerst von PLATE bei *Janella schauinslandi* gefundenen kleinen, einzelligen Drüsen entsprechen, ist zwischen den grossen Drüsen derartig vertheilt, dass die engen Drüsenschläuche, die etwa die 3—4fache Länge der Epithelzellen erreichen, unmittelbar an die Epithelzellenreihe anstossen oder sich schon einen Ausführungsgang durch sie hindurch geschoben haben (Fig. 3 *dr*<sub>1</sub>). Sie erscheinen tiefblau gefärbt; bei stärkerer Vergrösserung sieht man an der Basis der homogen gefärbten Plasmamasse den Kern liegen. Ihre Zahl ist im Verhältniss zu den grossen Drüsen gering, meist sind sie schwer sichtbar.

Etwas anders verhalten sich diese Drüsengruppen bei *A. II.* Die grossen einzelligen Drüsen erreichen nur etwa die Hälfte an Grösse und Zahl derer von *A. I.* Sie münden stets mit einem engen Ausführungsgange, der sich schlauchförmig zwischen die Epithelzellen schiebt. Die kleinen einzelligen Drüsen treten dagegen in bedeutend grösserer Zahl als bei *A. I.* auf; sie liegen reihenweise neben einander als dunkelblau tingirte Stäbchen, die sich deutlich von den andern Drüsen abheben.

Auch *Aneitella* zeigt eine Verschiedenheit in so fern, als einmal die grossen Drüsen wie bei *A. II.* mit engen Ausführungsgängen zwischen den Epithelzellen münden, dann aber die Zahl der kleinen

Drüsen bedeutend zurückgeht. Ausserdem findet sich bei *Aneitella* eine Häufung der beiden Drüsenarten zu mehrreihigen Gruppen dicht an einander liegender Drüsenzellen am Grunde des Saumes, der die Verschmelzung der Rückenhaut mit der Fussplatte bezeichnet.

Worauf der Unterschied namentlich zwischen den grossen einzelligen Drüsen bei *A. I* und *A. II* beruht, ist nicht genau festzustellen. Hier sind sie grosse Gebilde, prävaliren an Zahl und haben mitunter breite, gegen die Oberfläche gewendete Oeffnungen, dergestalt, dass man annehmen möchte, das Drüsenlumen wäre halbirt worden. Dort, geringer an Zahl als die kleinen Drüsen, sind sie bedeutend kleiner und öffnen sich stets in einen schmalen, röhrenförmigen Ausführungsgang. Ob Altersunterschiede — *A. I* ist nach Körpergrösse und Ausbildung der Organe bedeutend älter als *A. II* — oder Beschädigungen durch die Conservirung — *A. I* hat bis auf einzelne Hautfurchen kein Epithel auf der Körperoberfläche erhalten, während *A. II* ein gut ausgebildetes Epithel überall erhalten zeigt — die Unterschiede bedingen, will ich nicht entscheiden; doch hat die letztere Annahme eine grössere Wahrscheinlichkeit für sich.

PLATE beschreibt bei *Janella schauinslandi* schlauchförmige Drüsen, die in der vordersten Partie des Mantels, welche wie ein rundlicher Zipfel dem Mantelschilde aufsitzt, in einer kleinen Vertiefung liegen und dort mittels eines kleinen Porenfeldes ausmünden.

Die Schlauchdrüsen von *Aneitella bergi* bezeichnet er als in der Mehrzahl rudimentäre Gebilde im Vergleich zu den Schlauchdrüsen von *Janella*. Ein Porenfeld fehlt; nur 2 oder 3 Drüenschläuche münden in den Athemgang aus. Sie bestehen aus kleinen cubischen Zellen mit grossen Kernen und wenig hellem Plasma, die nicht gerade den Eindruck von Drüsenzellen machen, jedoch durch den Inhalt im Lumen und die Form des Organs zweifellos als solche charakterisirt werden.

Die von PFEIFFER bei *Triboniophorus* gefundenen schlauchförmigen Drüsen stimmen mit den von PLATE bei *Janella* beschriebenen überein. Die Drüenschläuche sind in grosser Anzahl vorhanden und schicken gruppenweise ihre Ausführungsgänge in die Wand des Athemgangs. Ein Porenfeld fehlt.

Bei *A. I* und *A. II* sind in der Nähe des Athemgangs Drüsengruppen vorhanden, die den schlauchförmigen Drüsen PLATE's entsprechen. Die Drüenschläuche sind um den Athemgang herum gelagert und der Länge nach von vorn nach hinten in die Rückenhaut eingebettet; sie erscheinen demgemäss in Längsschnitten als kürzere

oder längere Röhren, auf Querschnitten als kreisförmige oder mit ausgebogenen Rändern versehene Oeffnungen. Sie bestehen aus einer einzelligen Schicht rechteckiger Zellen, die, bedeutend höher als breit, bei *A. II* etwas niedriger als bei *A. I* sich darstellen (Fig. 4, Fig. 8 *Dr*). Die parallel stehenden Kerne füllen etwa die Hälfte der Zellen aus. Im Gegensatz zu dem stark tingirten Kern färbt sich das Plasma wenig oder gar nicht. Die äussere Abgrenzung bildet eine schwache Bindegewebshülle, deren Kerne (Fig. 4 *nu*) sich dadurch, dass sie quer zu den palissadenartig an einander gereihten Kernen der Drüsenzellen stehen, deutlich markiren. Das Innere des Drüsen Schlauchs enthält oft ein dunkelblau sich färbendes, flockiges Secret. In den Ausführungsgängen werden die Zellen in der Nähe der Mündungsstellen niedriger und gehen ohne auffällige Grenze in die Epithelzellen des Athemgangs über.

Die Anzahl der Drüsen schläuche ist eine geringe; es sind etwa 8–10 Ausführungsgänge vorhanden, die sich derart theilen, dass 12–20 einzelne Drüsenlumina als zu ihnen gehörig gezählt werden können.

Die schlauchförmigen Drüsen von *Aneitella virgata* sind zwar nicht so zurückgebildet wie die von *Aneitella bergii*, sind ihnen aber dennoch sehr ähnlich. Sie sind in der Zahl noch mehr reducirt als bei *Aneitea* — es konnten etwa 8 verschiedene Drüsenlumina festgestellt werden — und liegen ausschliesslich vor dem Athemgang. Die ziemlich langen, schlauchförmigen Ausführungsgänge münden einzeln in die Wandung des Athemgangs. Auf dem Querschnitt erscheinen die Drüsenlumina oval, mitunter dreieckig mit abgerundeten Ecken; das Drüsenepithel erscheint niedriger als bei *Aneitea*, dem zu Folge füllen die Kerne die Zellen fast aus.

### Situs der Pallialorgane.

Das auf dem Rücken der Aneiteen sich ausdehnende Mantelschild ist ungefähr so lang, dass es die Mantelorgane: Lunge, Herz, Niere, Sinnesorgan und Schalendrüse, von oben bedeckt. Zur Feststellung der topographischen Verhältnisse hat PFEIFFER ein Verfahren angegeben, um den Theil der Rücken haut, an welchem das Manteldreieck seine Lage hat, heraus zu präpariren. Zu diesem Zweck legt man in die Fussplatte jederseits einen Schnitt durch die Haut parallel zum Fussrand und zur Schonung der Pedalnerven möglichst nahe am Rande derartig an, dass diese beiden Schnitte am hintern Fussende in einem spitzen Winkel zusammentreffen. Die mit den Organen nur durch

lockeres Bindegewebe verbundene Rückenhaut wird emporgehoben und durch einen Querschnitt unmittelbar hinter dem Manteldreieck von ihm getrennt. Darauf durchschneidet man die von der Mantelhöhle zu den Organen der Leibeshöhle führenden Verbindungsgänge: den Retractor penis, den Mastdarm, Gefässe und Nerven und hebt nach einem vor dem Manteldreieck durch die Rückenhaut gelegten Querschnitt das nunmehr lose Hautstück heraus.

Betrachtet man dieses Hautstück unter der Lupe von der Innenseite aus, so bemerkt man Folgendes:

In einer Ausdehnung von 12 mm Länge bei 8 mm Breite sieht man bei *A. I* eine ziemlich derbe, weisslich glänzende, sehnartige Membran sich ausspannen, die an den Rändern durch kurzes, straffes Bindegewebe mit der Rückenhaut verbunden wird (Fig. 5 *dia*). Zwischen dieser Membran, dem Diaphragma und der gewölbten Rückenhaut sind die Mantelorgane derart angeordnet, dass die rechte<sup>1)</sup> Seite vom Herzen und von der Niere, die linke von der Lunge eingenommen wird. In Folge der Derbheit des Diaphragmas sind die Organe nicht vollkommen deutlich von einander zu unterscheiden. Ungefähr in der Mitte des Diaphragmas, so dass das ganze Feld in zwei etwas ungleiche Theile getheilt wird, erhebt sich eine quer verlaufende kammartige Erhöhung (*k*), von der das Diaphragma nach beiden Seiten dachartig abfällt.

In der straff gespannten Membran markiren sich einzelne, sehnartige Querleisten; die deutlichste und grösste (*mu*) reicht quer über das Diaphragma von einer Seitenwand des Körpers zur andern und bedeckt nahe dem untern Rande einen Theil der Lunge und der Niere.

Rechts und unten, bis etwa an den Kamm hinreichend, liegt die Niere (*re*), darüber, durch den Herzbeutel (*per*) durchschimmernd, das Herz (*ventr*). Die ganze linke Seite füllt die Lunge (*pul*) aus; unmittelbar vor dem Kamme des Diaphragmas verläuft in einer tief in das Organ eingedrückten Furche das Endstück des Mastdarms (*rect*).

Das bei *A. II* bedeutend durchscheinendere Diaphragma lässt ausserdem noch folgende Einzelheiten erkennen: die Niere (*re*) ist sichelförmig gekrümmt. Sie reicht nach links, dort an die Lunge grenzend, aber deutlich von ihr getrennt, etwas über die Körpermediane hinaus und erstreckt sich nach vorn über ungefähr zwei Drittel der Mantelhöhle. Der innere und hintere Rand des Organs

1) Rechts und links gelten von der Betrachtung des mit der Innenseite nach oben liegenden Mantelstücks.

ist deutlich begrenzt und sichtbar, rechts und vorn verschwinden die Contouren unter dem Sehnenstreifen des Diaphragmas. Das Gewebe der Niere schimmert als feinporiges, schwammartiges Gebilde durch das Diaphragma hindurch; ein Ausführungsgang ist nicht zu erkennen.

An den vordern Rand der Niere lagert sich das Herz. Es besteht aus einem nur wenig längern als hohen, fast cylindrischen Ventrikel (*ventr*) und einem stark erweiterten, sehr dünnhäutigen Atrium. Beide umgibt ein weit ausgedehntes Pericard (*per*). Aus der Mitte der Herzkammer entspringt ventral das grosse Körpergefäss, die Aorta, die das Diaphragma durchbohrt und sich unmittelbar darauf in 2 Aeste theilt (Fig. 5 *ao.com*). Das Atrium, nur als häutiger Zipfel durch das Diaphragma schwach durchschimmernd, geht nach links ohne sichtbare Begrenzung in die Lunge über.

Fast die ganze linke Seite der Mantelhöhle nimmt die Lunge ein (*pul*). Sie reicht nicht ganz bis an die Mediane und ist ein fast kreisrundes Organ, dessen Bau namentlich an der hintern Partie als ein Netzwerk kleiner und kleinster Balken durch das Diaphragma zu erkennen ist. Die Mitte der ventralen Lungenfläche zeigt eine dellartige Einsenkung mit bogenartig geschweiften Rändern, die nach der linken Seite besonders tief eingedrückt sind: den ventralen Boden der Athemhöhle. Hinten sind die Contouren des Organs deutlich sichtbar, nach der Mitte zu ebenso, soweit die Niere reicht; die weitere Begrenzung in der Mittellinie nach vorn und der ganze vordere Rand lassen sich nicht mehr genau erkennen.

In der Körpermitte, am weitesten nach vorn, dem Lungenrande und Herzbeutel angelagert, liegt die Schalenkammer (*sch*). Sie stellt bei *A. I* ein doppelt so breites wie langes, blasenförmiges Gebilde dar, das nach hinten hinter der Lunge und dem Herzbeutel verschwindet. Die Blase lässt einen weisslichen Inhalt durchschimmern, welcher der sondirenden Nadel Widerstand leistet und unter der Lupe als eine Kalkschale erkannt wird. Die Kalkschale scheint aus einzelnen, mit einander fest verbundenen kleinen Schollen zu bestehen, die sich dachziegelartig decken. Die Schalenkammer der *A. II* hat mehr herzförmige Gestalt; sie tritt erst in der Nähe der Stelle, wo das Atrium scheinbar ohne Grenze in die Lunge übergeht, hinter die Mantelorgane.

Das die Pallialorgane bedeckende Hautstück und diese selbst sind mit den Visceralorganen verbunden durch den Retractor penis, das Endstück des Mastdarms, Gefässe und Nerven. Bei *A. I* setzt sich der Retractor penis (Fig. 5 *retr*) als solider Strang, der sich bald

fächerförmig auflöst, schon in der Mitte der Niere an die rechte Seitenwand an, in der sich seine einzelnen Muskelzweige inseriren. Anders ist der Verlauf bei *A. II.* Hier geht der verhältnissmässig breite Muskel von vorn nach hinten über die ganze Länge der Niere, mit dem Diaphragma verbunden, hinweg, um sich erst an deren unterer Contour mit dem Diaphragma auf die Rückenhaut hinabzusenken und sich in ihr, auch mit fächerförmiger Ausbreitung seiner Muskelbündel, zu inseriren. Auf der rechten Seite tritt noch, von vorn kommend, ein Nerv durch das Diaphragma in die Niere ein (*n. re*). Unmittelbar vor dem Kamme auf der rechten Seite durchbohrt die Aorta (*ao. com*), hinter ihm auf der linken Seite das Endstück des Mastdarms (*rect*) das Diaphragma. Hinter dem Enddarm geht ein von vorn kommender Nerv in das Lungengewebe hinein (*n. pul*).

Das Endstück des Mastdarms ist begleitet von einem Gefäss (*a*) und einem Nerven (*n*), die sich mit ihm zusammen in die Rückenwand einsenken.

Die Präparation des Mantelstücks von *Aneitella virgata* erfährt durch die Kleinheit des Objects eine Aenderung in so fern, als nicht zwei seitliche Schnitte längs des Fussrandes angelegt werden, sondern nur einer in der Mitte des Fusses; im Uebrigen ist die Methode dieselbe. Die Mantelhöhle, wieder von unten gesehen, stellt ein Viereck dar, dessen Länge zur Breite —  $6\frac{1}{2} : 9$  mm — sich im Verhältniss 2 : 3 befindet (Fig. 6). Das den Boden der Mantelhöhle auch hier bildende Diaphragma ist gleichmässig ausgespannt, ohne die kammartige Erhöhung, die bei *A. I* und *II* zu finden war, und, trotzdem es seine sehnigfasrige Structur deutlich erkennen lässt, auch ohne jene Querleisten, die im Diaphragma der Aneiteen sich abheben. Herz und Niere liegen auf der rechten, Lunge und Schalenkammer auf der linken Seite; die Schalenkammer ist also aus der Mittellinie, die sie bei *A. I* und *II* inne hält, nach links heraus gerückt. Das Diaphragma senkt sich in der Mittellinie von vorn nach hinten etwas ein; die dadurch entstandene Furche wird von 2 Nerven begleitet, die beide ziemlich in der Mitte der Lunge in das Diaphragma hineintreten. Der eine (*n. pul*) verzweigt sich im Gewebe der Lunge, der andere (*n*) hat sich durch die Schnittserie nicht ganz verfolgen lassen, da er bald sehr dünn wird und die Conservirung des Gewebes sehr zu wünschen übrig lässt; wahrscheinlich jedoch innervirt er das Nervenepithel des dorsalen Sinnesorgans.

Von den Pallialorganen ist am deutlichsten das Herz mit dem Herzbeutel zu sehen; durch das feinhäutige Pericard schimmert es

mit seiner Einschnürung zwischen dem Ventrikel (*ventr*) und dem Atrium (*atr*) hindurch. Vom Ventrikel geht die Aorta (*ao. com*) durch das Diaphragma nach dem Körperinnern. Der Umriss der Niere (*re*) lässt diese als ein ca.  $3\frac{1}{2}$  mm langes, vorn breiteres — 4 mm —, hinten schmäleres —  $2\frac{1}{2}$  mm — Organ erkennen, das links in der medialen Einsenkung des Diaphragmas mit der Lunge zusammenstösst, nach vorn bis zum Herzen reicht und rechts und hinten vom Rande des Diaphragmas begrenzt ist. Die links gelegene Lunge (*pul*) erreicht vorn etwa den vordern Nierenrand; hier legt sich das Endstück des Darmes (*rect*) an den Lungenrand an und geht, das Diaphragma durchbrechend, in die Afteröffnung über. In der Mittellinie hat die Lunge ihre grösste Längenausdehnung mit  $2\frac{1}{2}$  mm; sie verschmälert sich rasch nach aussen, so dass sie am linken Körperperrande nur noch 1,7 mm lang ist; die Breite beträgt 2,3 mm.

Wie vorher schon mitgetheilt, sind die Reste einer Kalkschale bei *Aneitella* im Gegensatz zu *A. I* und *II*, wo ein grösseres, schollenartig aufgebautes Kalkstückchen in einer Kammer — Schalenkammer — liegt, in zahlreichen kleinen, bläschenförmigen Schalenkammern oder -bläschen verstreut. Diese Schalenbläschen (*sch*) schimmern durch die Oberhaut hindurch; von unten gesehen, erkennt man in den durchsichtigen Bläschen deutlich die einzelnen Kalkstückchen. Vor dem Rectum, seine Wand begleitend, liegt ein grosses, ovales, etwa 2 mm langes und 1 mm breites Bläschen mit einem ebensolchen Kalkstück als Inhalt; um dasselbe herum gruppieren sich etwa 12 kleinere und kleinste Bläschen, deren jedes wieder ein entsprechendes Kalkconcrement enthält. Am hintern Ende der Mantelhöhle, zum Theil in der Mittellinie, zum Theil hinter der Lunge, sind weitere 8 grössere und kleine Concremente eingebettet (*sch*).

Das Mantelstück hängt mit den Organen des Körperinnern zusammen durch die Aorta, das Endstück des Mastdarms, 2 Nerven und endlich den Retractor penis (*retr*). Er stellt bei *Aneitella* ein schmales, langes, sehniges Band dar, das, an dem rechten Körperende entlang laufend, sich zwischen Niere und Haut legt und am hintern Rande der Niere auf dem Diaphragma an der Haut des Rückens sich anheftet.

### Mantelhöhle und Lunge.

Der anatomische Bau der Lunge sowohl von *Aneitea* als von *Aneitella* entspricht dem von PLATE zuerst bei der Untersuchung der

Janelliden aufgestellten Typus der Büschel- oder Tracheallunge vollkommen. Während die Lunge der übrigen Pulmonaten dadurch charakterisirt ist, dass sich zahlreiche Blutgefässe in netzartiger Anordnung dicht unter dem Epithel der Innenfläche des Mantels ausbreiten, fand PLATE die Wandung der Mantelhöhle bei *Janella schauinslandi* völlig glatt und ohne Gefässe. Von ihr aus strahlen aber zahllose, büschelförmig verästelte, feine Röhren, Athemröhren, die in einen grossen Blutsinus eintauchen und so den Gaswechsel der Hämolymphe ermöglichen. PLATE fand ferner bei *Janella* und ebenso bei der von ihm untersuchten *Aneitella*, dass von der Wandung der Mantelhöhle zahlreiche Blindsäcke ausgingen, die er als Mantelhöhlendivertikel bezeichnete; diese Divertikel setzten sich nach aussen in mehrere Büschel jener fein verästelten Röhren fort. PFEIFFER, der bei der Untersuchung von *Triboniophorus brisbanensis* ebenfalls die PLATE'sche Tracheallunge gefunden hat, unterscheidet noch ein Mittelglied zwischen den beiden anatomischen Bildungen; bei den von ihm untersuchten *Triboniophorus*-Exemplaren öffnen sich die Mantelhöhlendivertikel in schlauch- oder röhrenförmige Luftkammern, und erst diese setzten sich in die peripheren Athemröhren fort.

In den Beschreibungen von MACDONALD und FISCHER sind Angaben über die Lage und den Bau der Lunge von *Aneitea* nicht enthalten. Dagegen hat PLATE festgestellt, dass die Lunge von *Aneitella bergi* einmal eine Büschellunge ist und dass in dieser Lunge die Athemröhren auch dorsal zwischen Rückenhaut und Mantelhöhle als dicke continuirliche Schicht auftreten, während bei der *Janella schauinslandi* dieser Raum frei von ihnen ist. Der Athemgang verläuft mit geringer Neigung aus der Mantelhöhle horizontal durch die Körperwand zum Athemloch; in ihn mündet gleichzeitig der Ureter aus. Das Epithel der von starken musculösen Wandungen umgebenen Mantelhöhle ist niedrig, im Athemgange werden die Epithelzellen höher und flimmern.

Die Lunge von A. I und II (Fig. 5) liegt auf der rechten Seite des Körpers direct unter der Rückenhaut und durch das Diaphragma von der Leibeshöhle getrennt. Sie erreicht bei einer Länge von 5,7 resp. 5,1 mm eine Breite von 4,1 resp. 3,5 mm, so dass Länge und Breite im Verhältniss 4:3 zu einander stehen, und grenzt medianwärts an die Schalenkammer, das Pericard und die Niere an, reicht jedoch nicht bis an die Körpermitte, die äusserlich durch die Medianfurche angegeben ist, heran. Der anatomische Bau gesellt sie dem Typus der Tracheallungen zu.

Die Mantelhöhle (Fig. 7, Fig. 8 *cav. pall*), das Centrum der Lunge, variiert bei den beiden Exemplaren in der Grösse bedeutend. Sie ist bei *A. I* 2,9 mm lang und erreicht an der Einmündung des Athemgangs ihre grösste Höhe mit 2,6 und Breite mit 3,4 mm. Bei diesen beträchtlichen Grössenverhältnissen stellt die Mantelhöhle von *A. I* auf dem Querschnitt einen lang ovalen, breitem als hohen Hohlraum etwa von dem Umfang eines kleinen Hanfkorns dar. Der Höhendurchmesser der Mantelhöhle von *A. II* beträgt nur 0,6 mm bei 2,6 mm Länge und 2,3 mm Breite; die Oeffnung zeigt sich deshalb auf dem Längsschnitte als ein schmaler Schlitz, abgesehen davon, dass Länge und Breite, dem kleinern Thier entsprechend, auch geringer sind. Diese bis auf einen schmalen Schlitz zusammengedrückte Form von *A. II* ist unzweifelhaft eine Folge des Contractionszustands der die Mantelhöhle umgebenden Musculatur; sie ist bei *A. II*, dem kleinern Thiere, in bedeutend dickerer Schicht darum gelagert als bei *A. I*, bei welcher sich die Muskelbündel (*mu*), namentlich an der rechten und linken Begrenzung der Mantelhöhle, wahrscheinlich einem geringern Contractionszustand entsprechend, in dünne Fäden ausziehen. Man kann bei der Mantelhöhle unterscheiden: das Dach, die Seitenwände und den Boden; ersteres liegt unmittelbar unter der Rückenhaut und wird von dem Athemgang, der Verbindung der Mantelhöhle mit der äussern Luft, die im Athemloch sich öffnet, in schräger Richtung von vorn nach hinten durchbohrt. Die Seitenwände sind ziemlich von der Höhe der Mantelhöhle, da das Dach nur wenig sich zum Boden herabsenkt. Dieses Dach stellt einen breiten Verwachsungsstreifen dar (Fig. 8, der Athemgang hat das Dach noch nicht völlig durchbrochen); an dieser Brücke, deren Musculatur auf die Wände der Mantelhöhle ausstrahlt und die durch Muskelstreifen mit dem daneben verlaufenden Enddarm verbunden und so unterstützt wird, hängt die ganze Lunge frei in dem sie umgebenden Blutsinus, den PLATE als den dorsalen oder Rückensinus bezeichnet hat.

Die die Mantelhöhle umgebende Ringmusculatur enthält, wie die äussere Haut, einzellige Drüsen eingelagert (Fig. 9 *dr*). Die Drüsenzellen zeigen bei gefärbten Objecten einen dunklen Kern und ein netzartig tingirtes Plasma; in einzelnen Bildern sieht man einen fingerförmigen Fortsatz der Zelle sich zum Lumen der Mantelhöhle hinwenden oder sich in die Epithelzellenreihe einschieben. Die Musculatur springt oft buckelförmig in das Innere der Mantelhöhle vor. Sie zeigt an den verschiedensten Stellen Ausbuchtungen von wechselnder Grösse und unregelmässiger Anordnung; diese entsprechen den Mantel-

höhlendivertikeln PLATE's und PFEIFFER's und stellen Röhren dar, auf deren Wandung die Ringmusculatur der Mantelhöhle sich fortsetzt (Fig. 7, 8, 9 u. folg. *div*). Am vordern und hintern Ende der Mantelhöhle haben die Divertikel ein 3—4mal so grosses Lumen wie in den mittlern Lungenabschnitten; in gleicher Weise theilen sie sich dort erst mehrere Male, bis sie in die Athemröhrchen übergehen, während sie hier sich sofort in die einzelnen Büschel auflösen.

PLATE fand bei *Janella*, dass das Dach der Mantelhöhle frei von Divertikeln und Athemröhrchen ist und ohne Grenze in die Musculatur des Rückens übergeht. Die Aneiteen zeigen diese Anordnung nicht; bei ihnen ist die rund um die Mantelhöhle angeordnete Ausbildung der Athemröhrchen nur an der Stelle unterbrochen, wo die Lunge durch den Athemgang mit der Rückenhaut in Verbindung steht (Fig. 7, 8).

Mantelhöhle und Divertikel sind von einem Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Zellen ohne Basalmembran der Ringmusculatur aufsitzen (Fig. 9). Die Zellen sind meist doppelt so hoch wie breit, die Kerne stehen nicht alle in gleicher Höhe. Den Abschluss nach der Mantelhöhle bildet eine deutlich entwickelte, ziemlich kräftige Cuticula, die sich bis auf den Boden der Athemhöhle verfolgen lässt, jedoch in den Anfangstheilen der Divertikel nicht mehr wahrgenommen werden kann. Oft sieht man die Oberfläche mit einem dünnen Streifen Secret — Schleim — bedeckt. In den Einziehungen in die Wand der Mantelhöhle zwischen den buckelförmigen Hervorwölbungen der Musculatur ist das Epithel ganz flach und sind die Zellen breiter als hoch. PLATE hat an den Epithelzellen des Daches bei *Janella* feine Cilien gefunden; ihr Vorhandensein auch bei den gleichen Zellen der *Aneitea* nachzuweisen, ist mir nicht gelungen.

Die Mantelhöhlendivertikel (Fig. 7, 8, 9 u. folg. *div*) verhalten sich ganz wie die Mantelhöhle selbst. Auf ihre Wandungen setzt sich die Ringmusculatur, Anfangs in derselben Stärke, wie sie die Mantelhöhle umgiebt, weiterhin allmählich schwächer werdend, fort, sie tragen auch dasselbe Epithel wie die Mantelhöhle, es fehlt jedoch die Cuticula; ferner werden die Epithelzellen nach und nach flacher, so dass die Kerne die Zellen ziemlich ausfüllen. Die Divertikel gehen in die Athemröhrchen über, ohne dass ein deutliches Zwischenglied zwischen beiden, wie PFEIFFER es in den Luftkammern bei *Triboniophorus* beschrieben hat, vorhanden wäre. Man sieht bei den Schnitten hier, wie dem letzten feinen Muskelstreifen statt des Epithels der Mantelhöhle schon Zellen mit den weiter unten erwähnten charakteristischen Kernen auf-

sitzen; es ist damit festgestellt, dass unmittelbar nach Verschwinden der Musculatur die Athemröhrchen beginnen.

Die Athemröhrchen (Fig. 7 u. folg. *pul*), verbreiten sich strahlenförmig nach allen Seiten von der Mantelhöhle aus. Sie erfüllen die Lücken zwischen den Ureterschlingen, reichen bis an das Herz und die Schalenkammer und sind in dünner Schicht selbst unmittelbar unter der Rückenhaut am Dache der Mantelhöhle vorhanden. Nur ein Streifen ist frei von ihnen; der den Athemgang und das Rectum enthaltende Verbindungsstreifen setzt sich unmittelbar auf das Dach der Mantelhöhle, das an dieser Stelle in die Rückenhaut übergeht, auf, so dass für die Athemröhrchen kein Platz vorhanden ist. Die Zellen der Athemröhrchen enthalten jene vielgestaltigen Kerne, wie sie PLATE bei den Athembäumchen der Janelliden beschrieben hat. Auch hier sind sie von verschiedener Grösse. Sie stellen theilweise einen ovalen Körper dar, der aus vielen leicht färbbaren Chromatinkörnern besteht, die durch Chromatinfäden mit einander verbunden sind, theils sind scheibenförmige, unregelmässig gelappte und durchbrochene Kerne vorhanden. Da die Verhältnisse sich vollständig decken, sei auf die Originalarbeit verwiesen. Das Innere der Mantelhöhle enthält geringe Mengen eines wenig sich färbenden Secrets; wie schon angegeben, wird eine feine Schicht solchen Secrets vielfach die Epithelzellen der Mantelhöhle bedeckend vorgefunden. Da die in der Ringmusculatur vorhandenen einzelligen Drüsen bei *Aneitea* nur spärlich auftreten, im Gegensatz zu *Triboniophorus*, bei der PFEIFFER ein zahlreiches Vorkommen der betreffenden Drüsen constatirt hat, so neige ich der Ansicht PLATE'S zu, dass hier, wie bei *Janella*, die Epithelzellen eine secretorische Thätigkeit ausüben, um das Plasma vor dem durch den ständigen Luftzutritt verursachten Austrocknen zu schützen.

Der Athemgang (Fig. 8, 9 *atg*), die Verbindung der Mantelhöhle mit der Atmosphäre, durchbohrt, von der Mitte des Mantelhöldachs anfangend, die Rückenhaut in schräger Richtung nach hinten und oben. Auf die Wandung der in der Renoalrinne liegenden Ausgangsöffnung tritt das Epithel der äussern Haut über; die Zellen werden bald schmaler und niedriger und erhalten statt der Cuticula eine feine Wimperung. Schon vor dem Eintritt des Athemgangs in die Mantelhöhle sind diese Wimpern in Canadabalsam-Präparaten nicht mehr nachzuweisen. Der Athemgang nimmt in seinem Verlauf die Ausführungsgänge der vorher besprochenen schlauchförmigen Drüsen auf; nachdem er etwa zur Hälfte die Rückenmusculatur durch-

bohrt hat, tritt die äussere Ureteröffnung mit vollem Durchmesser, von vorn kommend, durch die Wand des Athemgangs in sein Lumen ein (Fig. 8 *atg* und die Verbindungslinien des darin einmündenden *ur*<sub>4</sub>).

Die Lunge von *Aneitella*, ebenfalls dem Typus der Tracheallungen entsprechend, erreicht eine Länge von 2,4 mm bei 1,8 mm Breite und 1,2 mm Höhe. Nach der Stärke der Musculatur (Fig. 10 *mu*) zu urtheilen, ist das Lumen der Mantelhöhle durch Contraction des Ringmuskels sehr verkleinert; es kann daher nicht auffallen, dass die Maasse für dasselbe nur 1,4 mm für die Länge, 1,1 mm für die Breite und 0,4 mm Höhendurchmesser betragen. Der starken Ringmusculatur sitzt ein einschichtiges Cylinderepithel mit grossen Kernen auf, das überall an der Oberfläche, wie bei *Aneitea*, eine deutliche Cuticula trägt. Unter der Epithelschicht ist eine reichliche Menge einzelliger Drüsen zwischen die Muskelfasern gelagert (Fig. 10 *dr*), die mit ihren Ausführungsgängen sich durch die Zellenreihe zum Lumen der Mantelhöhle hindurchdrängen. Auch bei *Aneitella* zeigen die meisten Schnittbilder durch die Lunge, dass dem Epithel der Mantelhöhle ein Streifen Secret aufgelagert ist; dieser Schleimstreifen überbrückt an einzelnen Stellen Vertiefungen in der Wand der Mantelhöhle, in die das Epithel hinabsteigt.

Die Anordnung der Divertikel und Athemröhrchen zeigt ebenso wie ihr anatomischer Bau keine Abweichung von den Verhältnissen der Aneiteen. Dagegen ist der Athemgang bei *Aneitella* (Fig. 9 *atg*) dadurch anders angelegt, dass er nicht von vorn und unten nach hinten und oben in schräger Richtung die Rückenmusculatur durchbricht, sondern von der Athemhöhle direct nach aussen in die Höhe steigt. Auf seinem Verlaufe nimmt er 2 blindsackartige Anhänge auf; dadurch bekommt der ganze Gang Kreuzform (Fig. 9 *atg*). Auch hier lässt sich beobachten, dass das Epithel der Körperdecke sich in den Athemgang fortsetzt; es ist mir jedoch nicht möglich gewesen, in Canadabalsam-Präparaten, die mir allein zur Verfügung standen, eine Wimperung der Epithelzellen im Athemgang nachzuweisen."

Der Ausführungsgang des Ureters (Fig. 11 *ur*<sub>3</sub>, *o.re*) mündet bei der *Aneitella virgata* vor dem Athemgange. Wenn auch nur ein dünner Hautstreifen die beiden Ostien trennt, so ist dieser doch deutlich vorhanden. Der Athemgang nimmt von der vordern Seite einzelne, meist schmale und lang gestreckte Canäle, die Oeffnungen der schlauchförmigen Drüsen, auf.

### Die Niere.

Bei den Janelliden hat PLATE eine aus zwei Lappen, die durch eine schmale Brücke zusammenhängen, bestehende Niere gefunden; *Aneitella bergi* zeigt nach demselben Forscher eine primitivere Form, da nur ein Stück ohne Lappenbildung die Niere darstellt. Die Untersuchungen PFEIFFER's über die Gattung *Triboniophorus* ergaben, dass die von ihm untersuchten Exemplare eine Niere von sichelförmiger Gestalt mit zwei nach vorn gerichteten Zipfeln besitzen. Es war zu vermuthen, dass die einfache Form der Niere, wie sie PLATE für *Aneitella bergi* festgestellt, auch bei *Aneitella virgata* wiedergefunden werden würde; es hat sich dies bestätigt, aber nicht nur für *Aneitella virgata* allein, sondern auch für *Aneitea*. Beide Formen besitzen eine Niere aus einem leicht gekrümmten, keilförmigen Stück, dessen dorsoventral gestellte vordere Seite die kleinste ist.

Der allseitig geschlossene Nierensack (Fig. 7 *re*) von *A. I* ist 4 mm lang und 2 mm hoch; bei *A. II* beträgt die Länge 3,8 mm bei 3,5 mm Breite und 2 mm Höhe. Er liegt auf der linken Körperseite, nach vorn an die Schalenkammer, das Herz sowie die Lungen reichend, aussen durch die Rückenhaut, innen und hinten vom Diaphragma begrenzt. Die vordere kleinste Seite zeigt eine Einbuchtung, die der Wölbung des Anfangstheils des Ureters entspricht.

Die Niere erscheint auf dem mikroskopischen Bilde aus einzelnen, verschieden grossen, geschlossenen Kammern bestehend, die am Rande der Niere kleiner, nach dem Innern zu grösser und lang gestreckt werden und einem centralen Spaltraum, der Harnkammer, zustreben. Diese Harnkammer liegt mehr an dem ventralen als dem dorsalen Rande der Niere, ist lang gestreckt und nimmt die Oeffnungen der einzelnen Kammern in sich auf. Die Kammerwände bestehen aus einem schwachen, mit lang ovalen Kernen versehenen Stützgerüst, dem Epithelzellen mit grossen, basalständigen, runden oder eiförmigen Kernen, die einen deutlichen Nucleolus enthalten, aufsitzen. Die Zellen sind bei *A. I* ziemlich cubisch, erscheinen in einzelnen Lagen auch cylindrisch, bei *A. II* dagegen durchgängig breiter als hoch. Selbst mit starker Vergrösserung sind die Zellgrenzen nur schwer zu erkennen.

PLATE beschreibt bei den Nierenepithelien von *Janella*, dass in der terminalen Hälfte der Zelle sich eine Vacuole entwickelt, die von einer wasserklaren, dem Anschein nach dickflüssigen, gallertartigen Masse erfüllt ist. Diese Masse umschliesst fast ausnahmslos nur ein

rundes Concrement, welches etwas gelblich tingirt ist und schwachen Glanz besitzt; PLATE spricht dieses Concrement als die Secretbildung der Zelle an. Diese Verhältnisse liegen bei *Aneitea* nun in so fern anders, als in den Epithelzellen von *A. I* das Plasma eine homogene Masse darstellt, die auf manchem Bild um den Zellkern in dichter Schicht als an der Peripherie sich zu lagern scheint. Irgend welche Einschlüsse sind nicht wahrzunehmen. Die Lumina der einzelnen Kammern enthalten eine ungefärbte, stark lichtbrechende, krystallinisch erscheinende Masse oft in solcher Menge, dass der gesammte Innenraum angefüllt ist.

Das Nierenepithel von *A. II* kommt dagegen dem der Janelliden ziemlich nahe. Die Vacuolenbildung im Plasma ist eine überaus reichliche, wenn sie auch nicht in jeder Zelle und nicht immer am terminalen Ende derselben vorhanden ist. Die Vacuolen sind häufig leer, andere enthalten meist geringe Mengen eines leicht flockigen, manchmal schwach tingirten Inhalts, in dem einzelne kleine, krystallinisch glänzende Körnchen eingebettet erscheinen. Die einzelnen Kammerräume, ebenso die grosse centrale Harnkammer, haben nur einen spärlichen Inhalt, der sich von derselben Beschaffenheit wie der die Vacuolen füllende erweist.

Die Niere von *Aneitella virgata* entspricht ihrer Form und ihrem Bau nach, wie schon vorher gesagt, derjenigen von *Aneitea*. Sie unterscheidet sich in etwas dadurch, dass die dorsoventrale Seite im Verhältniss zur Länge der ganzen Niere mehr verkürzt ist als bei *Aneitea*, da die der Rückenwand zu gelegene Linie nicht in gleichmässigem Bogen von aussen und unten nach der Mitte und oben verläuft, sondern auf der Höhe des Rückens plötzlich mit einem Knick abfällt; in die dadurch zwischen Rücken und Nierenoberfläche geschaffene Lücke legen sich einzelne Schalenbläschen der Niere an. Die centrale Harnkammer fällt im Vergleich zu *Aneitea* weniger auf, weil sie nur als schmaler, wenn auch langer Spaltraum in der Mitte der Niere sich darstellt. Das Epithel lässt die Entwicklung von grossen Vacuolen fast in jeder der bedeutend breiteren als hohen Zellen erkennen; man könnte die Zellen als blasenförmig bezeichnen, da ihr Plasma sich als dünner Streifen an die Peripherie zurückgezogen hat und als solcher den grossen Hohlraum begrenzt. Der runde Kern liegt meist an der Basis der Zelle in der Nähe des Stützgerüsts.

Der Inhalt der Vacuolen und, gleich gesagt, der der Harnkammer unterscheidet sich in nichts von dem bei *A. II* beschriebenen. Es fällt jedoch auf, dass bei *Aneitella* noch weniger als bei *A. II* nur an ganz

vereinzelt Stellen überhaupt Secret in den Kammern gefunden wird, ebenso ist in den Zellvacuolen nur wenig Inhalt zu finden. Die Gesamtlänge der Niere beträgt 3 mm, ihre grösste Höhe 0,6 mm, an der dorsoventralen Vorderfläche 0,28 mm; die Länge verhält sich demnach zur Höhe wie 5 : 1 im Gegensatz zu den beiden *Aneitea*-Exemplaren, bei denen dasselbe Verhältniss 2 : 1 beträgt.

Aus der Harnkammer geht mit breiter Oeffnung der Renopericardialgang hervor (Fig. 12 *reper*). Er stellt bei *A. I* einen lang gestreckten Hohlraum dar, der, erst von hinten nach vorn und dann mit einem Knick dorsoventral verlaufend, von der vordern Ecke der Harnkammer in einen ventralen, lang ausgezogenen Zipfel des Pericards einmündet. Seine Wandung ist mit einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Kerne ziemlich in der Mitte der Zelle und nicht alle in gleicher Höhe stehen. In einzelnen Präparaten ist noch nachzuweisen, dass die Zellen bewimpert sind; man sieht dort, dass die verhältnissmässig langen Wimperhaare nach dem Pericardialausgang zu gekrümmt sind. Das hohe Cylinderepithel der Nierenspritze schliesst sich bei ihrem Ausgang in die Harnkammer so unmittelbar an das niedere Epithel dieser an, dass die grössere Zelle des Renopericardialepithels mit einem deutlichen Vorsprung ins Lumen sich direct an die kleinere des Nierenepithels anreihet.

Der Renopericardialgang von *Aneitella* läuft von hinten nach vorn und etwas schräg von aussen nach innen. Er beginnt an dem vordern Ende der Harnkammerbasis mit einem etwas kolbig ins Lumen der Kammer hineinreichenden Anfangsstück und mündet in einen Zipfel des Pericards. Die Wimperung des Epithels ist eine ausserordentlich lange und kräftige.

Der Ausführungsgang der Niere ist ein von compacter Ringmuskulatur umgebener Gang, der bei *A. I* ca. 0,2 mm Länge erreicht (Fig. 7, 10 *o. re. int*). Er entspringt aus der Harnkammer und zwar an der Vorderfläche der Niere. Der Innenwand sitzt ein doppelt so hohes wie breites Epithel auf mit grossen Kernen, die fast die Zelle ausfüllen. Dieses Epithel setzt sich von den beiden Mündungsstellen des Nierenausführungsgangs fort sowohl auf die dorsale Wand der Harnkammer wie auch auf die Vorderfläche der Niere, wenn auch nur auf eine kurze Strecke; es wird dann sehr bald niedriger, ungefähr gleich hoch und breit, die Kerne rücken mehr nach der Zellbasis und stehen meist in gleicher Höhe.

Die Bildung des Ureters ist wie bei den bisher untersuchten Pulmonaten auch hier eine sehr complicirte. Im Allgemeinen stimmt die

Anatomie bei allen darin überein, dass der Ureter aus einzelnen Schlingen besteht, die von links nach rechts und wieder zurück verlaufen und so eine Anzahl Bogen bilden. Der Verlauf dieser Schlingen ist bei *A. I* und *Aneitella* aus einer Serie von Querschnitten reconstruirt worden; die von *A. II* angefertigten Längsschnitte haben das bei *A. I* gefundene Resultat lediglich bestätigt, sind also für eine besondere Besprechung ohne Belang.

Der Ureter liegt in seiner Hauptentwicklung an der rechten Körperseite; der grösste Theil hinter der Mantelhöhle, von der aus die Athemröhrchen oft ihre Verästelungen zwischen die Ureterschlingen hineinschieben. Nur der letzte Theil des Ureters (*ur*<sub>4</sub>) zieht über der Lunge, unmittelbar unter der Rückenhaul nach vorn, wo er erst über den Athemgang hinausgeht, dann in einer rückläufigen Schleife zu ihm zurückkehrt und sich mit ihm zum gemeinschaftlichen Ausführungsgang vereinigt. Der Verlauf der Ureterbildung bei *Aneitea* lässt erkennen, dass der Ureter sich zusammensetzt aus einzelnen Schleifen *ur*<sub>1</sub>, *ur*<sub>2</sub>, *ur*<sub>3</sub> und *ur*<sub>4</sub>, zwischen die sich bald kürzere, bald sehr ausge dehnte Blindsäcke, Divertikel, einschieben, ferner dass ausser durch die Divertikelbildung die Oberfläche der Ureter- und Divertikelschlingen durch eine äusserst starke Falten- und Buchtenbildung ums Vielfache vergrössert wird.

Die Oeffnung des Ausführungsgangs der Harnkammer (Fig. 7, 13 *o. re. int*) tritt in ein weites Divertikel ein<sup>1</sup>). Dieses Divertikel wird links vom vordern Nierenrand und rechts von den Athembäumchen der Lunge bedeckt; es erreicht nach oben die ventrale Fläche der Schalendrüse und erstreckt sich unter dieser nach vorn, bis es mit langer Spitze blind endet. Nach hinten mündet es in einen Ureter von verschiedener Weite (Fig. 7 *ur*<sub>1</sub>); dieser folgt der ventralen Fläche der Lunge direct unter dem Diaphragma bis in die äusserste rechte Ecke der Mantelhöhle (siehe Schema Fig. 13 *ur*<sub>1</sub>, *ur*<sub>2</sub>). In Fig. 7 sieht man in *ur*<sub>1</sub> und *ur*<sub>2</sub> nur die beiden Querdurchschnitte der Lumina an der rechten und linken Körperseite, da der Ureterbogen *ur*<sub>2</sub> des Schemas schräg von vorn und unten nach hinten und oben verläuft und somit nur die beiden Enden des Rohrs an den

1) Bei der Nomenclatur bin ich der von PLATE und PFEIFFER angewendeten Methode, mit den Ziffern 1 u. s. w. die Ureterschlingen bezw. Divertikel nach der Reihenfolge ihres Auftretens von der innern Nierenöffnung an zu bezeichnen, gefolgt. In einer nachfolgenden theoretischen Besprechung des Ureteraufbaues der Pulmonaten hat die Benennung geändert werden müssen.

Körperseiten getroffen worden sind; einen Querschnitt durch das Lumen des ganzen Bogens zeigt Fig. 14  $ur_1$ ,  $ur_2$ . Durch Pfeile habe ich in dem Schema Fig. 13 angedeutet, welcher Gegend des Mantelstücks die einzelnen Schnitte entnommen sind.

In der rechten Ecke der Mantelhöhle schlägt sich die Schlinge  $ur_2$  auf die dorsale Fläche der Lunge und die ventrale der Rücken-  
haut um und verläuft nun unmittelbar unter der Rücken-  
haut und in  
Athemröhrchen eingebettet nach links zurück ( $ur_3$ ). Der Uebergang  
von  $ur_2$  in  $ur_3$  auf der rechten Körperseite ist in Fig. 15 dargestellt.  
Sie zeigt, wie die beiden Lumina der beiden Ureteren mit einander  
communiciren; der weitere Verlauf von  $ur_3$  lässt sich in den Figg. 7,  
16 und 17 verfolgen, aus denen hervorgeht, dass  $ur_3$  unter der Rücken-  
haut nach oben und links in die Höhe steigt. Auf der Mitte der  
Mantelhöhle angekommen, biegt sich die Ureterschlinge in kurzem  
Bogen nach vorn ( $ur_4$ ), verläuft in dieser Richtung zwischen dem  
Dache der Mantelhöhle und der Rücken-  
haut, immer in das Gewebe der  
Lunge eingelassen, bis zum Athemgang und noch ca. 0,4 mm über  
diesen nach vorn hinaus, wendet sich dann in einem ebenso kurzen  
Bogen wieder rückwärts und tritt in den Athemgang ein. Den Weiter-  
gang von  $ur_3$  als  $ur_4$  zeigt zunächst Fig. 17, die, wie die Eintragung  
in dem Schema Fig. 13 angiebt, gerade die Verbindung der beiden  
Ureteren erkennen lässt, und weiter Fig. 7 ( $ur_4$ ). Die Mündung des  
*o.re.ext* in den Athemgang (Fig. 8 *o.re.ext*) ist schon vorher be-  
sprochen worden.

Diese verhältnissmässig einfache Bildung des Ureters, die aus  
einem ganzen Bogen mit einem Blindsack am Anfang, einem halben  
Bogen und einem geraden Ausführungsgang besteht und deshalb leicht  
klar zu stellen ist, complicirt sich jedoch durch Bildung verschiedener  
Divertikel, von denen einzelne in Länge und Weite den Ureterschlingen  
völlig gleichkommen.  $ur_1$  giebt ausser dem zipfelförmigen Divertikel,  
 $div_1$  noch einen eben solchen Blindsack ab, der wenig hinter der innern  
Nierenöffnung mit der Richtung nach vorn sich abzweigt,  $div_2$  (siehe  
Schema Fig. 13). Es erreicht nicht ganz die Höhe von  $div_1$ , verhält  
sich aber sonst in Grösse und Weite des Lumens ihm sehr ähnlich.  
Von der Basis dieses Divertikels geht ein in Form und Grösse mit  
einer Ureterschlinge völlig übereinstimmendes neues Divertikel ab, das  
sich in derselben Weise wie  $ur_1+ur_2$  im Bogen nach rechts über die  
Lunge hinweg gehend hinter ihr ebenfalls in den rechten Diaphragma-  
zipfel hinab senkt,  $div_3$  (siehe Schema Fig. 13). Genau wie vorher die

Ureterschlinge  $ur_2$  sich hier umbog zu  $ur_3$ , biegt sich auch hier  $div_3$  nach oben und links um und steigt, dem vorigen Divertikel parallel, an der Rückenhaul als  $div_4$  wieder empor. Alle diese Ureterschlingen  $ur_{1, 2, 3}$ , die Divertikel  $div_4$  und  $div_3$  und die Umschlagstellen liegen hinter der Lunge, deren hinterste Athemröhrchen nur bis an die Schlingen heranreichen. Im directen Aufstieg nach oben und links trifft das Divertikel 4 auf die Ureterschlinge  $ur_1$  und verbindet sich mit ihr in breiter Oeffnung.

Die Darstellung des Verlaufs dieser Divertikel erhellt aus der Betrachtung der Figg. 14, 16, 7 und 17. Fig. 14 zeigt die beiden Divertikel im Querschnitt durch den ganzen Bogen,  $div_3$  ganz und  $div_4$  und die bevorstehende Verbindung mit  $ur_1$ . Aus ihr geht zunächst hervor, dass die Lage der Ureterschlinge  $ur_2$  und der Divertikelbogen  $div_3$  und  $div_4$  im Schema Fig. 13 nicht hat genau wiedergegeben werden können, weil sie von unten nach oben über einander liegen, bei der schematischen Darstellung sich also eigentlich decken würden; um nun den Verlauf illustriren zu können, sind die Schlingen als etwas aus einander gezogen gezeichnet. Weiter sieht man in Fig. 14 einmal den von links nach rechts hinabsteigenden  $div_3$  und den aufsteigenden  $div_4$ ; der letztere besteht allerdings noch aus zwei getrennten Stücken  $d_4$  und  $ur_1$ ; geht man jedoch einige Schnitte weiter, so sieht man die Verbindung zwischen diesen beiden hergestellt und den Bogen in seiner ganzen Ausdehnung. Das Zusammentreffen der beiden  $div_3$  und  $div_4$  in eine Spitze ist aus Fig. 16 zu entnehmen; die beiden Durchschnitte vereinigen sich dort in den einen ( $div_3, div_4$ ), der nach kurzer Zeit immer enger wird und bald verschwindet. Auf Fig. 7 sieht man neben dem Durchschnitt von  $ur_1$  nach innen und oben auch den Anfangstheil des  $div_3$ ; denselben Querschnitt von  $d_3$ , diesmal in Form einer lang ovalen Schleife, zeigt Fig. 17 gleichzeitig mit dem Uebergang von  $div_4$  mit breiter Oeffnung in  $ur_1$ . Man sieht demnach sowohl aus dem beigegeführten Schema als auch aus den Figuren, dass der Ureter von *Aneitea* aus 2 Bogen besteht:  $ur_1+ur_2$  und  $ur_3$ , von denen einer,  $ur_1+ur_2$ , von links nach rechts verläuft, der andere,  $ur_3$ , denselben Weg zurückkehrt, und aus einem Endstück,  $ur_4$ . Dieses verläuft rechts von der Körpermediane in der Höhe der Athemöffnung unmittelbar unter der Rückenhaul bis zum Athemgang. Der Bogen  $ur_3$  ist dem ersten Bogen  $ur_1+ur_2$  nicht gleichwerthig, da er nicht wieder die Niere erreicht, sondern in das, wie schon oben gesagt, in der Körpermitte verlaufende Endstück  $ur_4$  übergeht.  $ur_1$

hat bei Aufnahme des *o. re. int* den grössten Durchmesser; das nach Abgabe der Divertikel noch restierende Rohr  $ur_2$  bleibt sich überall bis zum *o. re. ext* im Durchmesser fast gleich.

Die sich aus dem Ureter entwickelnden beiden grossen Divertikel, welche in der rechten hintern Diaphragmaecke in einander übergehen, sind, wie auch schon früher gesagt, den Ureterschlingen an Länge und Durchmesser derart gleich, dass das in Fig. 13 aufgestellte Schema links 4 und rechts 3 gleichartige Schlingen erkennen lässt, von denen die unterste und oberste den directen Weg des Harnleiters, die beiden mittelsten die Divertikel darstellen. Es zeigt deshalb der in der Höhe des *o. re. int* schräg nach rechts und hinten gelegte Querschnitt (Fig. 7), der alle Lumina treffen muss, 7 Oeffnungen: 4 Ureter-,  $ur_{1, 2, 3, 4}$ , und 3 Divertikellumina,  $div_3$  zweimal und  $div_4$ . Die Divertikel 1 und 2 sind in dieser Höhe schon in  $ur_1$  aufgenommen.

Ausser der Divertikelbildung, deren Zweck, die secernirende Oberfläche des Ureters möglichst zu vergrössern, als ausser aller Frage stehend bezeichnet werden kann, zeigt der Ureter in seinem ganzen Verlauf zahlreiche kleine, sackartige Ausbuchtungen der Wandung und die Bildung kleiner Divertikel. Es ist deshalb erklärlich, dass in mikroskopischen Bildern die Querschnitte der Hauptgänge von zahlreichen kleinen Querschnitten umgeben gesehen werden. Die letztern gehören diesen kleinen und kleinsten Divertikeln und Ausbuchtungen an, die im Verlaufe weniger Mikra vom Hauptgange sich abgrenzen und wieder in ihn einmünden.

Die äussere Nierenöffnung fällt mit der Athemöffnung zusammen; der Ureter mündet in den Athemgang (Fig. 8  $ur_4$ , *atg*).

Die Entwicklung der Ureterschleifen bei *Aneitella virgata* (Schema Fig. 18) ist einfacher als die der Aneiteen, ihr aber ähnlich. Der Schliessmuskel des *o. re. int* steht an Muskelmasse dem der Aneiteen nicht nach (Fig. 10 *o. re. int*); er lässt auf dem Querschnitt zwei Muskellagen unterscheiden, eine Ringmusculatur als Mitte und eine diesen Muskelring allenthalben umschliessende und ihn rechtwinklig kreuzende Längsmusculatur. Aus der innern Nierenöffnung gelangt man in ein breites Anfangsstück  $ur_1$  (Fig. 10  $ur_1$ ). Die über  $ur_1$  liegenden Hohlräume stellen die Querschnitte ziemlich bedeutender Divertikel dar, deren Ausbildung hier ebenso wie bei *Aneitea* und zu demselben Zweck eine reichliche ist; sie werden von  $ur_1$  ca. 100  $\mu$  weiter sämmtlich aufgenommen. Aus dem Lumen von  $ur_1$ , etwa in der Mitte — der ganze Unterabschnitt  $ur_1$  ist ca. 1,2 mm lang — zweigt sich ein Gang ab, der sich sofort nach vorn wendet (Schema

Fig. 18  $ur_2$ ). Er verläuft unter der Rückenhaut, ungefähr in der Mittellinie, umgeben von dem Filz der Athemröhrchen direct nach vorn, bis über die Mantelorgane hinaus, wendet sich hier unter Bildung eines ziemlich breiten, rasch sich zuspitzenden Divertikels ( $div_5$ ) um und kehrt nunmehr auf der rechten Seite, in der Höhe des Athemlochs, wieder unter der Rückenhaut verlaufend, nach hinten zurück ( $ur_3$ ). Unmittelbar vor der Oeffnung des Athemgangs bohrt sich das Endstück mit einer fast rechtwinkligen Biegung nach aussen durch die Haut (*o.re.ext*), von dem folgenden Athemgang durch eine dünne Hautfalte getrennt.

Das eigentliche Uretersystem ist mit der Bildung dreier Stücke: des breiten und kurzen Mittelstücks  $ur_1$  und der nach vorn und zurück zur äussern Nierenöffnung laufenden beiden Harnleiter  $ur_2$  und  $ur_3$ , beendet. Zu diesem System gehört als Anhang die Ausbildung mehrerer Divertikel.

Von  $ur_1$  (Schema Fig. 18) zweigt sich erstens ein ziemlich kurzer und schmaler Blindsack ab,  $div_1$ . Als Verlängerung von  $ur_2$ , nach dessen Vereinigung mit  $ur_1$  nach hinten, verläuft ein in Grösse und Ausdehnung ähnliches Divertikel,  $div_2$ . Sehr gross jedoch und in ihrer Entwicklung den eigentlichen Harnleitern völlig gleichwerthig sind die beiden Divertikel, in die sich  $ur_1$  spaltet —  $div_3$  und  $div_4$ . Diese beiden Schläuche wenden sich von links und vorn, der Rückenwölbung folgend, schräg nach rechts und hinten und endigen mit den Spitzen, dicht an einander liegend, in der rechten hintern Ecke über dem Diaphragma. Ihr Verlauf ist nicht parallel mit einander, sondern eine Schlinge,  $div_3$ , kreuzt die andere,  $div_4$ ; dem zu Folge reicht  $div_4$  etwa 0,6 mm mehr nach hinten. Eines weitem Divertikels,  $div_5$ , das als ausgezogene Spitze der beiden vereinigten Ureteren  $ur_2$  und  $ur_3$  angesehen werden kann, ist vorhin schon Erwähnung gethan.

Der oben geschilderte Verlauf des Uretersystems lässt sich durch Schnittbilder belegen. Man betrachte zunächst die Fig. 10, sie stellt einen Querschnitt in der Höhe der innern Nierenöffnung dar. Vergleicht man die durch einen Pfeil im Schema Fig. 18 angedeutete Lage des Schnitts mit der Fig. 10, so sieht man, dass ausser der durch den starken Schliessmuskel sofort in die Augen fallenden Nierenöffnung *o.re.int* die 3 Lumina, die vom Schnitt getroffen werden müssen, nämlich  $ur_1$ ,  $ur_2$  und  $ur_3$  in der Figur zu finden sind.  $ur_1$  ist ein weites Rohr; dass die über ihm liegenden Querschnitte solche von Divertikeln darstellen, die etwa 100  $\mu$  weiter sämmtlich von dem Hauptrohr aufgenommen werden, ist vorher schon erwähnt worden.

Die verhältnissmässig engen Lumina von  $ur_2$  und  $ur_3$  liegen rechts und links von der Körpermediane, zwischen ihnen breiten sich die Athembäumchen aus. Die Spitze  $div_5$ , in welche die beiden Ureteren zusammenlaufen, liegt weit vor dem Anfang der Pallialorgane und wurde bei der Durchmusterung der Schnittserie von vorn her als erste Bildung unter dem Diaphragma gefunden. Fig. 19 zeigt die Theilungsstelle des  $ur_4$  in die beiden  $div_3$  und  $div_4$ ; den Verlauf dieser zeigen Fig. 20 und 21. In der ersten, die aus mehreren Schnitten construiert ist, sieht man den  $div_3$  in ganzer Länge getroffen; er zieht am Boden auf dem Diaphragma von oben und innen nach unten und aussen; da er etwas von hinten nach vorn gebogen ist, zeigt Fig. 21, die einen Schnitt ca.  $530 \mu$  hinter dem vorigen darstellt, einen rechten und linken Querschnitt entsprechend den beiden Bogenschenkeln. Dagegen sieht man in Fig. 21 nunmehr den hinter  $div_3$  liegenden  $div_4$  in ganzer Länge getroffen; die sowohl in Fig. 20 wie Fig. 21 für die Anfangstheile der  $div_3$  und  $div_4$  gewählte Bezeichnung  $ur_1$  soll darauf hinweisen, dass sie aus der Theilung von  $ur_1$  hervorgegangen sind; eigentlich müssen sie, da sie schon Theile des Divertikels sind, auch mit der für diese angenommenen Bezeichnung kenntlich gemacht werden. Die in der untern Ecke über dem Diaphragma liegenden Spitzen der Divertikel, die ebenfalls mit  $div_3$  und  $div_4$  bezeichnet sind, werden nach vorn zu rasch kleiner und verschwinden schliesslich.

Das Epithel der Ureteren besteht aus Zellen ohne deutlich erkennbare Zellgrenzen mit grossem Kern. Die feine, mitunter deutlicher wahrnehmbare Längsstreifung des Protoplasmas ist, wie schon PLATE für *Janella* und *Aneitella* nachgewiesen hat, durch die Stern- oder Fingerform der Zellen bedingt. In die Reihe der Epithelzellen eingelagert finden sich Zellen mit halbkreisförmig gegen das Ureterolumen vorgewölbtem Protoplasma, das am freien Rande mit feiner Wimperung versehen ist, die Calottenzellen PLATE'S. Da die Verhältnisse sich nicht von den von PLATE gefundenen unterscheiden, so sei auf die Originalarbeit verwiesen.

Die gesonderte Ausmündung des äussern Nierengangs, der nicht in den Athemgang eintritt, ist auf Fig. 11 und 9 dargestellt; dort mündet  $ur_3$  im Ostium renale externum (*o.re.ext*), ehe aus der Mantelhöhle (*cav.pall*) der Athemgang (Fig. 9 *atg*) herausgetreten ist.

Die von mir bei der Untersuchung der Niere und des Ureterenaufbaues von *Aneitea* und *Aneitella* gefundenen Ergebnisse ermöglichen mit den Befunden PLATE'S bei der Untersuchung von *Janella schauinslandi* und *Aneitella berghi* und PFEIFFER'S bei der von *Tribo-*

*niphorus brisbanensis* eine theoretische Betrachtung über die Entwicklung dieser Organe in der ganzen Familie der Janelliden. Die Vergleichung der Schemata, deren Bilder des bessern Verständnisses wegen ich hier im Text reproducire, weist vor allem darauf hin, dass diesen Bildungen eine Stammform zu Grunde gelegen haben muss, aus der sie sich entwickelt haben. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich die Stammform als eine einfache, compacte Niere mit einem ebenso einfachen Ureter auffasse, der von der links gelegenen Niere nach oben und rechts verläuft (Textfig. A).

Als eine höhere Organisation der Arten eine Vergrößerung der Ureteroberfläche erheischte, entwickelten sich am Anfangstheil des Ureters durch Hinaustreiben der Ureterwand nach unten und rechts 2 Blindsäcke, Divertikel (Textfig. B). Nach rechts wölbten sie sich vor, weil links die Niere und das

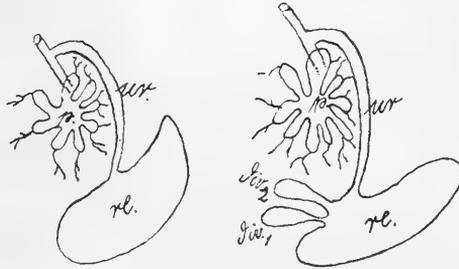


Fig. A.

Fig. B.

Herz den vorhandenen Platz in Anspruch nehmen; sie schoben sich deshalb zwischen die Athemröhrchen und das Diaphragma und reichten bei ihrer Weiterentwicklung bis an die gegenüber liegende Körperwandung.

Auf diesem Stadium der Entwicklung stehen Niere und Ureterbildung der *Aneitellen*. Die compacte Niere sendet bei *Aneitella virgata* (s. Textfig. D), die im Verhältniss zu *Aneitella bergi* wieder als die einfacher gebaute Form aufgefasst werden muss, einen einfachen Ureter nach vorn und 2 Divertikel nach rechts und unten. Die höhere Organisation hat allerdings ausser der durch 2 Divertikel schon eine weitere Oberflächenvergrößerung in die Wege geleitet, doch ist diese erst in ihrem Anfangsstadium angelegt; deshalb sind die  $div_1$  und  $div_2$  erst kurz und nur  $div_3$  und  $div_4$  ganz ausgebildet. Auch der Aufbau derselben Organe von *Aneitella bergi* schliesst sich diesem Schema an.

Vergleicht man hiermit den Aufbau des Ureters von *Aneitea*, so ist eine Complicirung der Verhältnisse durch Ausbildung grösserer Oberflächen hierbei unschwer zu erkennen. Auch die Entwicklung des Ureters von *Triboniophorus* bedeutet gegen die bei *Aneitea* vorhandene Bildung einen Fortschritt; endlich weist *Janella schauinslandi* einen weitem Entwicklungsfortschritt und damit die grösste, bis jetzt bei

den zweitentakligen Pulmonaten bekannte Complicirung des Excretionsorgans auf. Es erscheint deshalb am zweckmässigsten, bei der Beschreibung des anatomischen Aufbaues der Ureteren die vorher genannte Reihenfolge inne zu halten. Gleich von vorn herein sei die schon vorher gemachte Bemerkung wiederholt, dass die von PLATE bei der Untersuchung der *Ancitella berghi* gefundenen Resultate mit dem von mir bei *Ancitella virgata* festgestellten Befund überraschend übereinstimmen; der Aufbau bei *Ancitella berghi* stellt sich nur ein wenig complicirter dar. Betrachtet man die fig. 40 der PLATE'schen Abhandlung, die ich als Textfig. C hier reproducire, so sieht man

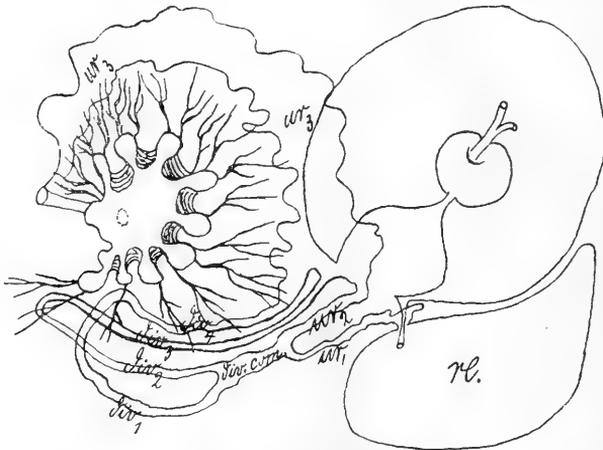


Fig. C. *Ancitella berghi*.

Folgendes: Von der innern Nierenöffnung führt ein schmaler Ureter,  $ur_1$ , in einen von PLATE als *div.com* bezeichneten, doppelt so breiten Harnleiter. Von diesem geht ein Anfangs wieder schmaler Canal,  $ur_2$ , direct nach vorn und oben, erweitert sich und zieht, quer über die Lunge verlaufend und der Wölbung der Rückenhaul folgend, als  $ur_3$  von links nach rechts bis zum Athemgang, von dem er kurz vor seiner Mündung in das Athemloch aufgenommen wird. Das *div.com* theilt sich in 2 lange Divertikel,  $div_1$  und  $div_2$ ; beide ziehen sich nach rechts und unten. Vom Anfangstheil des  $ur_3$  zweigen sich 2 ebenfalls parallel verlaufende, über einander liegende Divertikel,  $div_3$  und  $div_4$ , ab, die, demselben Weg folgend, in der Nähe des Rectums  $div_1$  und  $div_2$  treffen und sich derart mit ihnen verbinden, dass  $div_1$  und  $div_4$ , und  $div_2$  und  $div_3$  in einander übergehen. Es entstehen auf

diese Weise 2 Doppelschlingen zwischen  $ur_1$  und  $ur_3$ . Der auf der Textfig. D dargestellte Aufbau des Ureters von *Aneitella virgata* lässt, mit dem von *Aneitella berghi* verglichen, nun Folgendes erkennen:

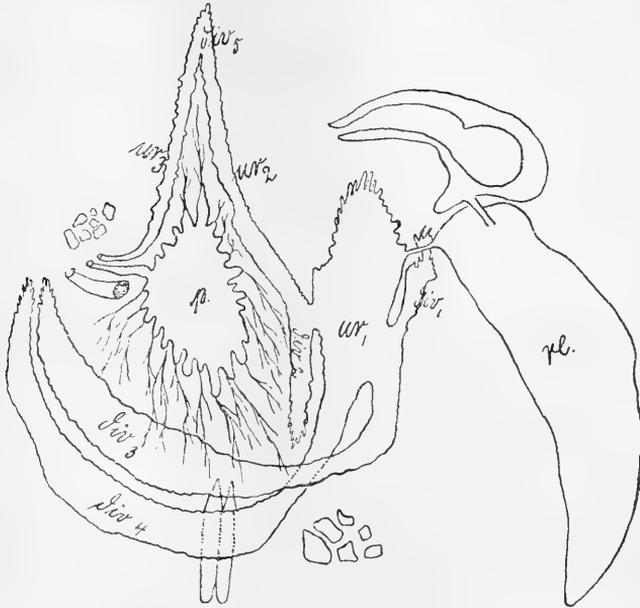


Fig. D. *Aneitella virgata*.

$ur_1$  entspricht dem  $ur_1$ ,  $ur_2$  und  $div.com$  der *Aneitella berghi*. Denkt man sich, dass die tief zwischen den beiden Schlingen  $ur_1$  und  $ur_2$  sich einsenkende Linie sich nach der Nierenöffnung zu hebt und sich verflacht, so ist aus den beiden Ureteren inclusive dem  $div.com$  ein Raum entstanden, der  $ur_1$  der *Aneitella virgata* entspricht. Aus diesem Hohlraum zieht nun bei beiden Species das Endstück des Harnleiters zur äussern Nierenöffnung, bei *Aneitella virgata* als Dreieck, mit der Spitze nach vorn gerichtet, bei *Aneitella berghi* als Bogen, der, der Rückenwölbung folgend, direct von links nach rechts verläuft. Die Spaltung des  $ur_1$  in 2 Divertikel ist bei beiden Species dieselbe, bei *Aneitella virgata* kommt es jedoch noch nicht zur Ausbildung der dem Grunde von  $ur_3$  — entsprechend  $ur_2$  der *Aneitella virgata* — entspringenden Divertikel  $div_3$  und  $div_4$ , die sich auf der rechten Seite mit  $div_1$  und  $div_2$  treffen und vereinigen, so dass die Divertikel  $div_3$  und  $div_4$ , welche  $div_1$  und  $div_2$  von *Aneitella berghi* entsprechen, blind auf der rechten Körperseite enden. Es findet sich ein zwar

kleiner Fortsatz  $div_2$ , welcher von der Wand des  $ur_2$  ausgeht; ob aber dieser den  $div_3$  und  $div_4$  der *Aneitella berghi* entsprechen soll, ist durchaus fraglich und ohne weiteres nicht anzunehmen.

Es wäre also homolog zu setzen, resp. würden sich entsprechen:

<i>Aneitella virgata</i>	<i>Aneitella berghi</i>
$ur_1$	$ur_1, div.com, ur_2$
$ur_2 + ur_3$	$ur_3$
$div_3 + div_4$	$div_1 + div_2$

Ob  $div_2$  von *Aneitella virgata* mit  $div_3$  und  $div_4$  von *Aneitella berghi* irgend welche Beziehung hat, ist, wie schon oben gesagt, sehr fraglich.

Der Fortschritt in der Entwicklung des Ureters bei *Aneitella berghi* liegt also nur in der Vergrößerung der Oberfläche von  $ur_1$  durch Theilung desselben in ein  $div.com$  und 2 Harnleiter und durch Ausbildung von 4 Divertikelschlingen gegenüber den zweien bei *Aneitella virgata*.

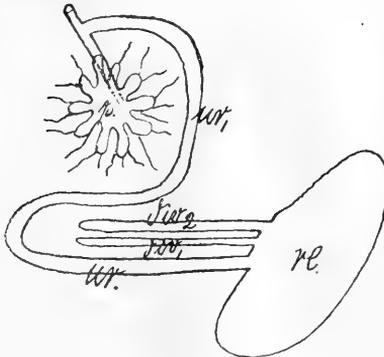


Fig. E.

Der Bau des Ureters bei den drei übrigen Gattungen, *Aneitea*, *Triboniophorus* und *Janella*, stellt nun in so fern einen Fortschritt in der Entwicklung dar, als die weitere Vergrößerung der Oberfläche von hier ab nicht mehr durch Divertikelbildung, sondern durch die Bildung neuer Ureterschlingen erfolgt. Von diesem Gesichtspunkt aus lässt sich das Schema von *Aneitea* (Textfig. E) etwa in folgender Weise von *Aneitella virgata* ableiten. Der aus der Niere

hervortretende Ureter wendet sich nicht direct nach oben und rechts, sondern er bildet vorher eine Schleife, die die ganze Körperbreite durchmisst und nach ihrem Ausgangspunkt wieder zurückstrebt. Sie folgt dem Verlauf der Divertikel aus dem schon angegebenen Grunde; der zurückkehrende Schenkel der Schleife wendet sich vor der Erreichung der Ausgangsstelle ganz in derselben Weise wie der einfache Ureter des Schemas Textfig. B nach vorn und rechts, nur dass er der Mittellinie näher liegt. Vergleicht man mit diesem Schema das von *Aneitea*, so findet man sofort, dass es nur der Vereinigung von  $div_1$  und  $div_2$  bedarf, um den von mir für *Aneitea* aufgestellten Verlauf zu erhalten; diese Vereinigung kann jeder Zeit stattfinden, wenn sich die Spitzen der bis an die andere Körperseite ausgestreckten

Blindschläuche treffen. Es würde also, stellt man *Aneitella virgata* der *Aneitea* gegenüber, sich wieder entsprechen, resp. durch Weiterentwicklung aus einander hervorgegangen sein:

$$\begin{array}{l}
 \textit{Aneitella virgata} \qquad \qquad \textit{Aneitea} \\
 ur_1 \qquad \qquad \qquad = ur_1 + ur_2 + ur_3 \\
 ur_2 + ur_3 \qquad \qquad = ur_4 \\
 div_1 \text{ und } div_2 = div_1 \text{ und } div_2 \\
 div_3 \text{ und } div_4 = div_3 \text{ und } div_4.
 \end{array}$$

Die Niere entspricht in ihrer einfachen, compacten Gestalt noch völlig der *Aneitella*-Niere.

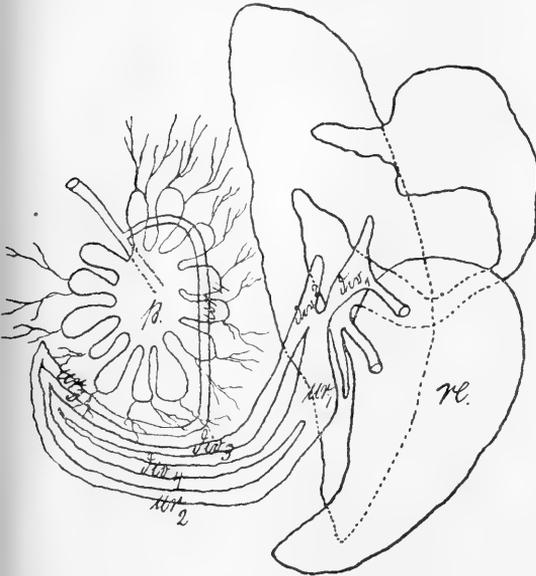


Fig. F. *Aneitea*.

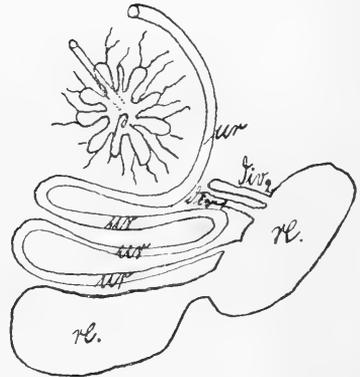


Fig. G.

In vollendeterer Form finden wir die Entwicklung eigentlicher Ureterschlingen bei den Gattungen *Triboniophorus* und *Janella*. Mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich annehmen, dass bei beiden die in der Textfig. E einfach vorhandene Ureterschleife doppelt angelegt ist (Textfig. G). Denkt man sich nun die beiden Ureterschleifen nicht über einander gelegt, sondern z. B. der bessern Platzverwerthung halber in einander geschoben, so sind die beiden Schemata von *Triboniophorus* und *Janella* gefunden. Bei ihnen sind die 4 Ureterschlingen, entsprechend den 4 Schenkeln der beiden Ureterschleifen, in einander gelagert, derart, dass die ganze erste Schleife innerhalb der beiden

Schenkel der zweiten verläuft. Unter einander verglichen — ich habe nebenstehend die Schemata der beiden Excretionsorgane entsprechend fig. 11 der Abhandlung PFEIFFER'S und fig. 23 der PLATE'SCHEN Arbeit reproducirt — sind  $ur_1 + ur_2 + ur_3$  von *Triboniophorus* (Textfig. H)

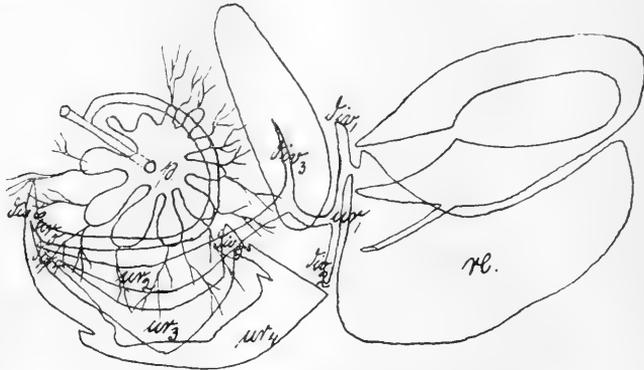


Fig. H. *Triboniophorus brisbanensis*.

=  $ur_1 + ur_2$  von *Janella* (Textfig. J), ebenso  $ur_4 + ur_5 = ur_3 + ur_3^1 + ur_4$ . Es ist erklärlich, dass bei der reichlichen Oberfläche, die die gut entwickelten Ureterschleifen bieten, die Bildung von Divertikeln nicht

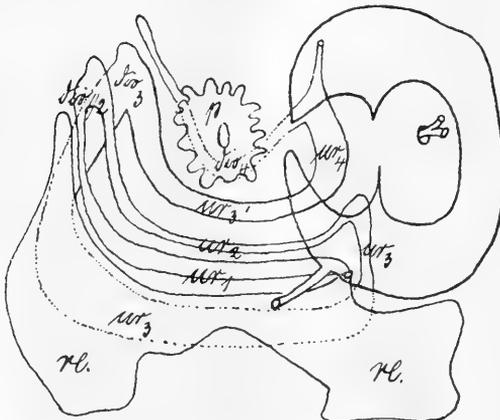


Fig. J. *Janella schauinslandi*.

fortschreitet, sondern eher eine Rückbildung derselben eintritt. So sehen wir, dass *Triboniophorus* zwar noch einzelne Ausstülpungen in  $div_1$ ,  $div_2$  und  $div_3$  aufweist, die, weil am Anfang des Ureters befindlich, in Beziehung zu  $div_1$  und  $div_2$  der Stammform gebracht werden könnten, dass diese aber im Vergleich zu der Grösse der Ureterschlingen als unwesentliche Anhänge zu bezeichnen sind, während *Janella* gänzlich frei von correspondirenden Bildungen ist. Wenn PLATE die lang ausgezogenen Zipfel der Ureterschleifen bei *Janella* als Divertikel bezeichnet hat, so entspricht doch diese Bezeichnung keiner der im Urschema vorhandenen

fortschreitet, sondern eher eine Rückbildung derselben eintritt. So sehen wir, dass *Triboniophorus* zwar noch einzelne Ausstülpungen in  $div_1$ ,  $div_2$  und  $div_3$  aufweist, die, weil am Anfang des Ureters befindlich, in Beziehung zu  $div_1$  und  $div_2$  der Stammform gebracht werden könnten, dass diese aber im Vergleich zu der Grösse der Ureterschlingen als unwesentliche Anhänge zu bezeichnen sind, während *Janella* gänzlich frei von correspondirenden Bildungen ist. Wenn PLATE die lang ausgezogenen Zipfel der Ureterschleifen bei *Janella* als Divertikel bezeichnet hat, so entspricht doch diese Bezeichnung keiner der im Urschema vorhandenen

Anlagen. Das Endstück des Ureters  $ur_4$  sendet zwar noch ein langes Divertikel aus,  $div_4$ ; meiner Ansicht nach jedoch dürfte dieses als die Anlage einer neuen Ureterschleife anzusehen sein. *Janella* lässt ein weiteres Moment der höhern Organisation durch die Thatsache erkennen, dass das Endstück des Ureters, im Gegensatz zu den andern Familien, nicht in den Athemgang mündet, sondern mit besonderer Oeffnung die Körperdecke durchbohrt.

*Triboniophorus* und *Janella* zeigen auch im Bau der Niere eine höhere Ausbildungsstufe. Die am einfachsten angelegte Niere, wie sie *Aneitella* und *Aneitea* noch besitzen, ein leicht gekrümmter, compacter Körper, geht bei *Triboniophorus* in so fern schon eine Veränderung ein, als hier die Niere einen Körper und zwei nach vorn gerichtete Zipfel unterscheiden lässt. Der linke laterale Zipfel reicht sehr weit nach vorn und liegt in der Nähe des linken Fussrandes; er ist vorn ziemlich spitz ausgezogen. Der rechte und mediane Zipfel überragt nur wenig die Kammebene des Diaphragmas nach vorn und ist abgerundet. Die Veränderung geht bei *Janella* so weit, dass bei dieser der Nierenkörper ein grosses, zweilappiges, flaches Gebilde darstellt, welches sich hinter dem Pericard und dem die Mantelhöhle umgebenden Filzwerk der Athemröhrchen ausbreitet. Beide Nierenlappen gehen durch eine Verbindungsbrücke continuirlich in einander über, so dass von einer doppelten Niere nicht gesprochen werden kann; die Breite der Verbindungsbrücke ist variabel.

Die Entwicklung des Nieren- und Ureterbaues innerhalb der Tracheopulmonaten liesse sich, um kurz die Betrachtung zu recapituliren, mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit also folgender Maassen annehmen:

I. Form (hypothetische Stammform): compacte einfache Niere; einfacher, von der Nierenöffnung nach oben und rechts verlaufender Ureter, der in den Athemgang mündet.

II. Form: Niere und Ureter ebenso, am Anfangsstück des Ureters bilden sich 2 Divertikel,  $div_1$  und  $div_2$  — *Aneitella virgata* —, die sich auch verdoppeln können — *Aneitella berghi*. Uretermündung wie vorher.

III. Form: Niere wie vorher. Der Ureter macht, ehe er den Verlauf nach oben und rechts einschlägt, eine ganze Schleife von links nach rechts und zurück;  $div_1$  und  $div_2$  sind noch völlig ausgebildet. Durch Vereinigung von  $div_1$  und  $div_2$  bildet sich das Schema für *Aneitea*.

IV. Form: Niere besteht aus Nierenkörper und 2 Zipfeln. Die Ureterschleife ist doppelt angelegt, Divertikelbildung geht zurück. Uretermündung wie vorher: *Triboniophorus*.

V. Form: Niere besteht aus 2 durch eine Brücke zusammenhängenden Lappen. Doppelte Ureterschleife wie vorher, Divertikelbildung fast verschwunden, ein aus dem Endstück des Ureters sich hervor wölbender Blindsack hat schon den Werth einer Ureterschlinge. Ureter mündet in äusserer Nierenöffnung gesondert vom Athemgang: *Janella*.

### Die Schalenkammer.

Die Rückbildung der Schale, welche bei den Gastropoden stets dadurch eingeleitet wird, dass der Mantel sich über die Schale hinüber schlägt, ist bei den einzelnen Gattungen der Tracheopulmonaten in verschiedenem Grade vorgeschritten. Beobachtungen über das Vorhandensein der Schalenkammer und des Inhalts derselben haben schon die frühern Untersucher gemacht, und diese Beobachtungen im Verein mit den neu gefundenen Resultaten gestatten eine gewisse Uebersicht über den Zerfall der Kammer im Lauf der phyletischen Entwicklung; zuvor seien jedoch die Ergebnisse meiner Untersuchung geschildert.

Die Schalenkammer der *Aneitea* stellt sich als ein ca.  $3\frac{1}{2}$  mm langes, schlauchartiges Gebilde dar; sie erreicht ihre grösste Breite etwa in der Mitte ihrer Ausdehnung mit 1,8 mm und verschmälert sich an beiden Enden. Sie liegt etwas links von der Körpermitte direct der Rückenhaut an, ist aber nicht in sie eingebettet, sondern verläuft unter ihr. Ihr vorderes Ende ragt über die Pallialorgane hinaus und ist deshalb sichtbar (s. Situs der Pallialorgane, Fig. 5 *sch*). Weiter hinten bedecken der Herzbeutel mit dem Herzen und die Niere die Umriss der Schalenkammer; die Niere etwa noch mit ihrer vordern Hälfte, die deshalb eine Einbuchtung auf der dorsalen Seite zeigt. Unmittelbar nach dem Aufhören der Schalenkammer wölbt sich das Nierengewebe bis an die Rückenhaut hinauf.

Die histologische Untersuchung hat zu einem sichern Ergebnisse nicht führen können, da der Conservirungszustand des Materials zu einem solchen nicht genügte. Immerhin hat sich so viel feststellen lassen, dass die Wandung der Schalenkammer aus einem Epithel besteht, welches eine deutlich conturirte Basalmembran abgesondert hat. An diese Basalmembran treten an verschiedenen Stellen Bindegewebszüge heran, die sich von aussen an sie anlegen; man sieht dann die

lang gestreckten  $\frac{1}{2}$ Bindegewebskerne neben der Basalmembran. Die Zellen des Epithels erscheinen nicht deutlich abgegrenzt; an einzelnen Stellen kann man kleine Intercellularspalten erkennen; die rundlichen Kerne sind ziemlich gross. Von der Fläche gesehen, erinnert das Bild, das die Zellen liefern, sehr an die von PLATE zuerst im Ureterepithel gefundenen Sternzellen.

Das, wie vorher angegeben, nach Präparation des Mantelstücks der Rückenhaut sichtbare vordere Ende der Schalenkammer liess als Inhalt eine weissliche, in kleinen Schollen über einander liegende, feste Masse erkennen, die der Nadel Widerstand leistete: den Rest der Kalkschale (Fig. 5 *sch*). Er bildet in der vordern Hälfte der Kammer eine grössere Kalkplatte, die jedoch nicht lamellösen Bau zeigt, sondern durch das Aneinanderbacken einzelner loser Kalkschollen entstanden zu sein scheint. Ihre Grösse ist im Anfangstheil der Schalenkammer am bedeutendsten; nachdem diese hinter das Herz und die Niere getreten ist, bildet sie nur noch einen dünnen, der ventralen Seite der Kammer anliegenden Kalkstreifen. Ihm folgen in der hintern Kammerhälfte mehrere einzelne, bedeutend kleinere Kalkschollen, die neben einander liegen. Da eine Verletzung des Mantelstücks vermieden werden musste, weil nur 2 Exemplare der Untersuchung zur Verfügung standen, so war es nicht möglich, durch das Diaphragma hindurch die genaue Anzahl festzustellen, doch scheinen es nur 3 oder 4 gewesen zu sein. Fig. 12 zeigt bei *A. II* die ganze Länge der Schalenkammer (*sch*) im Längsschnitt; während die nach vorn — in der Figur unten — liegende Partie keine Reste von Schalenstückchen enthält, weil sie durch die eingedrungene Salpetersäurelösung völlig aufgelöst worden sind, liegen in dem hintern — obern — Theil, der an die Niere anstösst, dicht bei einander solche Reste, die 3 oder 4 Kalkschollen anzugehören scheinen.

Durch ca. 24stündiges Einlegen in Pikrinsalpetersäure konnte der Kalk aufgelöst werden; die Schnittserie, die vom Mantelstück angefertigt worden ist, zeigt fast in jedem Querschnitt der Schalenkammer als organische Grundsubstanz der Kalkschale eine homogene, tief dunkel gefärbte Masse.

Ueber die Schalenkammer der *Aneitella virgata* liegt schon eine Notiz von EDGAR A. SMITH vor. Er sagt bei der Beschreibung der von ihm *Athoracophorus virgatus* genannten *Aneitella virgata* Folgendes: „Die Schale wird ersetzt (es ist nur ein Thier untersucht worden) durch 8 kleinere Kalkstückchen von verschiedener Form und Grösse — das grösste war über  $1\frac{2}{3}$  mm lang —, die in der Mitte des

Körpers wenig vor der Athemöffnung liegen.“ Bei dem von mir untersuchten Exemplar liegen an der Grenze des ersten und zweiten Körperdrittels mitten auf dem Rücken etwa 12 grössere und kleinere Bläschen, die scheinbar in die Haut eingebettet und mit einer durchsichtigen Membran abgeschlossen sind, so dass ihr weisslicher Inhalt durchschimmert; namentlich am herauspräparirten Mantelstück erkennt man diesen Inhalt bei der Untersuchung von der Innenfläche der Rückenhaut her als kleine Kalkconcremente (Fig. 2, 6 *sch*). Vor dem Enddarm liegt an dessen Wandung ein grösseres, ovales, etwa 2 mm langes und 1 mm breites Bläschen mit einem grössern Kalkstückchen; darum gruppiren sich die andern kleinen und kleinsten Bläschen. Am hintern Ende des Mantelstücks, zum Theil auf der rechten Seite hinter der Lunge, zum Theil in der Mittellinie sind noch 8 grössere und kleinere Schalenkammerbläschen vorhanden; irgend eine Verbindung mit den vordern Bläschen ist nicht nachzuweisen.

Der histologische Bau der Schalenkammerbläschen zeigt, soweit die mangelhafte Conservirung eine Untersuchung zulässt, im Grossen und Ganzen keine Verschiedenheit gegen den der *Aneitea*-Schalenkammer. Die Wand besteht aus einem ziemlich dunkel tingirten Plasmastreifen, der eine deutlich ausgeprägte Basalmembran aufweist und in den rundliche, grosse Kerne in unregelmässigen Abständen eingelagert sind. Zellgrenzen sind nicht zu unterscheiden, doch weisen die ab und zu deutlich erkennbaren Intercellularspalten darauf hin, dass es sich hier voraussichtlich um ähnliche Verhältnisse wie bei *Aneitea* handeln wird.

Wie schon Eingangs erwähnt, liegen in der Literatur über die Untersuchung der Schalenkammern der Tracheopulmonaten verschiedene Mittheilungen vor, die in Verbindung mit den hier geschilderten Verhältnissen eine Betrachtung über das Verhalten dieses Organs in den 4 Gattungen dieser Gruppe ermöglichen. Für *Aneitella* hat ausser der schon erwähnten Mittheilung von EDGAR A. SMITH auch PLATE festgestellt, dass die Rudimente der Schalenkammer in Gestalt geschlossener Epithelbläschen vorhanden sind, die in zwei Hauptgruppen, die eine am Vorderrand des Rückensinus und eine zweite am Vorderrand des Nierenkörpers, angeordnet sind. Die grössten Kalkstückchen maassen ca.  $\frac{3}{4}$  mm.

Zahlreicher schon sind die in der Gattung *Aneitea* gefundenen Untersuchungsergebnisse. MACDONALD 1856 und FISCHER 1867 haben, dieser bei *A. macdonaldi* und jener bei *A. hirudo*, eine Schalenkammer mit einem Kalkstück beschrieben, das beim ersten als ein längliches

Schild, beim zweiten als kleine, weisse bohnen- oder nierenförmige Platte sich darstellte.

Ich habe bei *Aneitea* eine Schalenkammer, aber mehrere Kalkstückchen gefunden. PLATE nimmt an, dass auch bei *A. macdonaldi* und *hirudo* mehrere Kalkstückchen in der Schalenkammer vorhanden sind, dass aber bei der Untersuchung nur das vordere, grosse entdeckt wurde, während die hintern kleinern übersehen worden sind.

*Aneitea gräffei*, die nach den Untersuchungen PFEIFFER's zu den Triboniophoriden gehört und von ihm als *Triboniophorus gräffei* reclamirt wird, hat nach HUMBERT 1863 und SIMROTH 1889 ebenfalls eine Schalenkammer mit mehreren Kalkstückchen, so dass die Verhältnisse sich als denen ähnlich darstellen, die ich bei *Aneitea* gefunden habe. Für *Triboniophorus schüttei* hat BERGH 1870 oberhalb des Pericardiums ein grösseres trianguläres Kalkstück, ein schmäleres an der Grenze zwischen Niere und Pericard und ca. 8 immer kleiner werdende Bläschen dahinter festgestellt, nachdem KEFERSTEIN, der dasselbe Thier schon 1865 untersucht hatte, schon von vielen ziemlich rundlichen Kalkconcrementen gesprochen hatte, die mit blossem Auge zuweilen als weisse Pünktchen wahrgenommen werden könnten. Dagegen hat KEFERSTEIN bei *Triboniophorus krefftii* neben dem Herzen und After vor der Lunge in der Körperwand ein kleines, dreieckiges, ziemlich dickes Schalenstück gefunden. In einer sehr ausführlichen Arbeit über die Gattung *Triboniophorus* hat PFEIFFER für *Triboniophorus brisbanensis* eine einheitliche Schalenkammer mit einem einheitlichen grossen Kalkstabe nachgewiesen.

Die Untersuchungen, die PLATE bei *Janella schauinslandi* angestellt hat, haben ergeben, dass *Janella* statt einer Schalenkammer nach oberflächlicher Schätzung in summa mindestens 60—80 Schalenbläschen besitzt. Die Hauptmasse liegt am Vorderrand des Sinus dorsalis als ein unter der Lupe weissliches Querband, ein zweiter Haufen bedeckt die Rückenfläche des linken Nierenlappens. Zwischen beiden spannt sich nicht selten eine bandförmige Reihe von Schalenbläschen aus, welche den medialen Pericardrand begleitet. In gleicher Weise haben HUTTON 1881 für *J. bitentaculata* und *marmorea* und SIMROTH 1889 festgestellt, dass die Schalenkammer in zahlreiche Schalenkammerbläschen aufgelöst war, wie sie auch beide das Vorhandensein der Bläschenreihe zwischen den beiden Häufchen von Schalenkammerbläschen schon bemerkt haben.

Es fragt sich nun, ob die Vergleichung der bei den einzelnen Gattungen der Tracheopulmonaten in Bezug auf die Schalenkammer

und deren Inhalt vorhandenen Verhältnisse irgend etwas Charakteristisches für jede Gattung erkennen lässt, so dass vielleicht ein für die Systematik verwendbarer Unterschied aufgestellt werden kann. Wie aus dem Vorstehenden zu ersehen ist, hat *Aneitella* keine einheitliche Schalenkammer, sondern eine kleine Anzahl Schalenkammerbläschen (*Aneitella virgata* ca. 20 verschieden grosse), die in zwei Häufchen angeordnet sind und je ein weissliches Kalkstück enthalten. Dieselbe Anordnung findet sich auch bei *Janella*. Es sind hier aber eine ungleich grössere Anzahl Schalenkammerbläschen (60—80) vorhanden und ausserdem die beiden Häufchen durch eine Reihe von Bläschen noch verbunden. Sehr fraglich dürfte es sein, ob die grössere oder kleinere Anzahl der Schalenbläschen ein für die Systematik verwerthbares Characteristicum der beiden Gattungen darstellt, weil ihre Zahl, wie bei allen rudimentären Organen, individuell variiren kann; dagegen scheint die Bläschenreihe zwischen den beiden Bläschenhaufen, deren Vorhandensein für *Aneitella* bis jetzt nicht nachgewiesen ist, doch eine constante Bildung bei *Janella* zu sein. Sowohl PLATE als auch HUTTON und SIMROTH haben bei den Janelliden (*schauinslandi*, *bitentaculata* und *marmorea*) übereinstimmend diese bandförmige Reihe von Kalkkörperchen beobachtet und beschrieben.

Die Untersuchung der beiden mir zur Verfügung stehenden Exemplare hat eine einheitliche Schalenkammer für *Aneitea* ergeben. Dass diese für die Gattung constant ist, kann zwar angenommen werden, bleibt aber noch für andere Arten zu erweisen; sowohl von MACDONALD als FISCHER ist irgend ein darauf bezüglicher Vermerk bei ihren Beschreibungen nicht gemacht worden. Bemerkt sei, dass der Bau der Schalenkammer, weil diese bei den Aneiteen zum grossen Theil über den Pallialorganen liegt, die sie von unten decken, nur aus einer Serie von Schnittpräparaten zu erkennen ist. Es scheint ferner, als ob der Inhalt dieser Kammer aus einzelnen, verschieden grossen Kalkplättchen besteht, von denen das vorderste das grösste ist.

Wenn MACDONALD für *A. macdonaldi* und FISCHER für *A. hirudo* nur je ein Kalkplättchen beschrieben, so liegt dies nach der schon vorher erwähnten PLATE'schen Annahme vielleicht daran, dass nur das vordere grosse Kalkstück von ihnen beobachtet wurde, die hintern kleinen aber übersehen worden sind.

Weit aus einander gehen die Angaben, wie die Schalenkammer und deren Inhalt bei der Gattung *Triboniophorus* sich darstellt. HUMBERT 1864 giebt für *Triboniophorus gräffei* 2 oder 3 grössere Kalkkörner und eine Anzahl anderer, bedeutend kleinerer an; nach eigenen

Untersuchungen hat SIMROTH 1889 bei der *Aneitea gräffei* HUMBERT gefunden, dass die Schale aus 3 getrennten Stücken besteht, die fest in die tiefere Lage der Cutis eingelassen sind; eine eigentliche Schalenkammer fehlt. KEFFRSTEIN sowohl wie BERGH beschreiben bei *Triboniophorus schüttei* viele, verschieden grosse Kalkconcretionen; der erste Forscher hat bei *Triboniophorus krefftii* nur ein kleines, dreieckiges, ziemlich dickes Schalenstück gesehen. Bei *Triboniophorus brisbanensis* ist nach PFEIFFER eine einheitliche Schalenkammer mit einem einheitlichen grossen Kalkstück vorhanden; ausserdem hat PFEIFFER noch das Vorhandensein eines drüsigen Schalenkammerdivertikels, einer Schalendrüse, festgestellt, ein Organ, das bis jetzt bei den andern Gattungen nicht aufgefunden worden ist.

Wenn ich die Befunde im Folgenden in eine kurze Uebersicht zu bringen versuche, so kann selbstverständlich von mir kein Anspruch darauf erhoben werden, dass diese von bleibendem Werth für die Systematik sein könnte. Erst die Nachuntersuchungen nicht nur von Thieren der einzelnen Gattungen und Arten, sondern namentlich verschiedener Individuen derselben Arten werden Klarheit darüber herbeiführen können, ob für eine Gattung oder Art constante Bildungen auftreten oder ob diese selbst individuellen Verschiedenheiten unterliegen. Eine solche Uebersicht als Ausdruck unserer derzeitigen Kenntnisse würde sich etwa folgender Maassen aufstellen lassen:

#### I. Schalenkammer einheitlich:

a) Schalenreste bilden mehrere, verschieden grosse Kalkstückchen, von denen das vorderste in der Regel das grösste ist: *Aneitea*.

b) Schalenrest stellt einen soliden Kalkstab dar (Schalendrüse?): *Triboniophorus*.

II. Schalenkammer in zahlreiche Schalenbläschen aufgelöst, die meist in zwei Häufchen angeordnet sind.

a) Die beiden Bläschenhaufen sind jeder für sich isolirt: *Aneitella*.

b) Zwischen den Bläschenhaufen verläuft eine bandartige Reihe von Bläschen und verbindet sie: *Janella*.

### Herz und Gefässsystem.

Der durch die Untersuchungen PLATE's und PFEIFFER's für *Janella* und *Triboniophorus* gefundene anatomische Aufbau des Herzens sowie die Ausbildung des Gefässsystems, die sich nach der Beschreibung einander sehr ähnlich sind, finden sich bei *Aneitea* und *Aneitella* lediglich wiederholt. Es erübrigt sich daher, die erst genannten Befunde zum Vergleiche mit heranzuziehen, und dürfte die einfache Beschreibung

der anatomischen Verhältnisse der beiden letzt genannten Gattungen für die Aufstellung der Gattungsdiagnose genügen.

Das Herz besteht bei *Aneitea* und *Aneitella* (Fig. 5 u. 6 *atr*, *ventr*) aus einem muskulösen Ventrikel (*ventr*), einem Atrium (*atr*) mit bedeutend schwächerer Wandung und einem Pericard (*per*), welches das Herz allseitig umgiebt. Das Herz von *Aneitea* ist bedeutend höher als das von *Aneitella*; der Ventrikel stellt hier ein fast gleichseitiges Dreieck dar mit ungemein stark entwickelter Muscularis, während der von *Aneitella* ein schmaler, spitz ausgezogener Keil ist. Atrium und Ventrikel sind durch eine tiefe Einschnürung von einander getrennt; vor dieser Einschnürung gruppieren sich kräftige, circular angeordnete Muskellagen des Ventrikels zu einer Art Sphincter. Die Atrioventricularöffnung ist bei beiden in den Ventrikel trichterförmig hineingezogen. Das Atrium von *Aneitea* erweitert sich von der Atrioventricularöffnung kegelförmig und wird dann wieder schmaler; es geht jedoch noch mit breiter Oeffnung in den Blutsinus über. Entsprechend dem Ventrikel ist auch das Atrium von *Aneitella* ein spitzzipfliges Gebilde; seine Einmündung in den Blutsinus ist sehr viel enger. Rund um die Mündungsstellen gruppieren sich bei beiden dichte Massen von Athemröhrchen.

Das Pericard (Fig. 5, 6 u. 12 *per*) steigt in einem äussern Blatte von der Atriumöffnung an dem Filzwerk der Lungen und an der Schalenkammer hinauf zur Rückenwölbung, folgt dieser und legt sich ventral an das Diaphragma an. Es begleitet dasselbe, bis es die Vorkammeröffnung an der andern Seite wieder erreicht hat; das innere Blatt überzieht Atrium und Ventrikel.

Der Pericardialraum wird lange nicht vom Herzen ausgefüllt; er steht durch die Nierenspritze (Fig. 12, 13 u. 18 *reper*) mit der Niere in Verbindung.

Aus dem Ventrikel entspringt ventralwärts die Körperaorta (Fig. 5 u. 6 *ao. com*). Das Atrium empfängt keine Gefässe, d. h., wie PLATE zuerst gefunden hat, die Lungenvene fehlt. Der Gasaustausch des Blutes mit der atmosphärischen Luft findet, vermuthlich unter Zuhülfenahme der kräftigen Musculatur der Athemhöhle und des Diaphragmas, innerhalb des dorsalen Blutsinus in den Athemröhrchen statt, die von den Divertikeln in baumförmiger Verästelung in den Blutsinus ausstrahlen; aus diesem Blutsinus strömt die Hämolymphe direct in das Atrium.

Die Aorta theilt sich nach dem Durchtritt durch das Diaphragma sofort in 2 grössere Stämme, die vordere und hintere Aorta. Letztere

wendet sich direct von vorn nach hinten; sie giebt starke Aeste an den Magen und die Darmschlingen ab und verzweigt sich in den einzelnen Leberlappen.

Die der vordern Aorta entspringenden Gefässe haben lediglich bei *Aneitea* in ihrem Verlaufe verfolgt werden können; da von *Aneitella* nur ein Exemplar zur Verfügung stand, so war eine genauere Untersuchung nicht möglich.

Sofort hinter der Bifurcationsstelle giebt die vordere Aorta eine Arterie für die Zwitterdrüse ab, unmittelbar darauf ein Gefäss für die Eiweissdrüse und den Uterus. Beide wenden sich zuerst zusammen nach hinten und kreuzen dorsal den Zwittergang; an der Kreuzungsstelle legt sich das erste Gefäss an den Gang, verläuft an diesem nach hinten und tritt in den Hilus der Drüse ein. Das zweite folgt dem Verlauf des Ganges, durch lockeres Bindegewebe mit ihm verbunden, in der Richtung nach dem Uterus; es giebt bald nach seinem Beginn einen Zweig ab, der direct nach links quer durch den Körper sich wendet, bis er den Enddarm erreicht hat. An diesem biegt er sich in einer engen Schleife wieder nach rechts um, folgt dem Enddarm und tritt mit ihm zusammen durch das Diaphragma in die Mantelhöhle ein (Fig. 5 a). Der Stamm der Arterie theilt sich, auf dem Uterus angekommen, in 3 Aeste. Der erste giebt einen Zweig für das Gewebe der flaschenförmigen Anhangsdrüse, einen zweiten für die Eiweissdrüse ab und versorgt schliesslich, von unten an die Prostata tretend, diese, während seine Endverzweigungen in den hintern Theil der Uteruswand eintreten. Der zweite Ast versorgt den mittlern und vordern Theil des Uterus, der dritte begleitet das Vas deferens nach vorn und verzweigt sich im Penis.

Die Aorta entsendet weiter nach vorn rechts und links einen Ast für die Speicheldrüsen, von denen der linke sich in mehrere Zweige theilt, die bis auf einen in das Gewebe der Drüse eindringen. Der eine begleitet den Ausführungsgang der Speicheldrüse nach vorn und verzweigt sich in der Höhe des Pharynx in dessen Wand. Der Rest der Aorta tritt nunmehr durch den Schlundring an die ventrale Fläche des Schlundkopfs. Er theilt sich in 3 grössere Zweige, die nach vorn, in der Umgebung des Mundes und nach links und rechts und oben in den Fühler und in die Haut des Kopfes sich verbreiten, gleichzeitig aber mehrere Aeste an den Schlundkopf selbst abgeben.

### Die dorsale Sinnesblase.

Bei *Janella schauinslandi* sowie bei *Aneitella berghi* hat PLATE

an der Innenfläche der Rückenhaut in der Mediane des Körpers etwas hinter der Niere ein Sinnesorgan gefunden, das er als subcutan bezeichnet und dem Osphradium der Basommatophoren und der Gattung *Testacella* als Homologon an die Seite gestellt hat. Er beschreibt es als einen Wulst hoher, einschichtiger Epithelzellen, der an der dorsalen Wand einer geschlossenen, von niedrigen Epithelzellen gebildeten Blase liegt. Die Sinnesblase hängt in den Dorsalsinus hinein und wird von dessen Blut umspült; in der Regel schimmert sie durch das Diaphragma als ein weisslichgelber Fleck hindurch. Dasselbe Organ hat PFEIFFER bei *Triboniphorus brisbanensis* nachgewiesen.

Bei der mikroskopischen Betrachtung der Innenfläche des Rückenhautstücks mit den von dem Diaphragma bedeckten Pallialorganen von *Aneitea* und *Aneitella* ist ein dem oben beschriebenen ähnlicher Fleck nicht gefunden worden. Die mikroskopische Durchmusterung der Schnittserien hat aber ergeben, dass die Sinnesblase auch hier vorhanden ist. Sie bildet eine 1,2 mm grosse, lang ovale Blase, die an der rechten Seite unmittelbar hinter der Niere der Rückenwand anliegt und ventral vom Diaphragma bedeckt wird, also noch innerhalb der Mantelhöhle gelegen ist. Die Blase besteht aus einer einfachen Schicht niedriger Epithelzellen mit grossen Kernen. Auf einer kammartigen Erhöhung, direct der Rückenwand anliegend, sieht man zahlreiche Kerne dicht neben einander liegen, die den Eindruck machen, als gehörten sie einem mehrschichtigen Epithel an. Man kann etwa 4—5 Reihen unregelmässig geordneter, grosser Kerne unterscheiden, die, von verschiedener Gestalt: rundlich, oval und lang gestreckt, sich alle durch das Vorhandensein zahlreicher Nucleoli auszeichnen; die innerste Reihe der Kerne, die dem Lumen der Blase zugewendet ist, liegt in gleicher Höhe. Diese Sinnesplatte nimmt etwa die Hälfte der dorsalen Wand der Sinnesblase ein; sofort nach ihrem Aufhören ist das Epithel der Blasenwand wieder einschichtig, wenn auch im Anfang die Zellen noch höher sind als in den spätern Abschnitten. Die innerste Epithelzellenreihe der Sinnesplatte trägt feine, anscheinend geschlängelte Härchen, ausserdem scheint es, als ob ein von beiden Seiten an die dorsale Wand der Sinnesblase herantretender, ziemlich kräftiger Strang einen Nerv darstelle, der sich in der Sinnesplatte auflöst. Da mir nur Canadabalsam-Präparate von noch dazu sehr zweifelhafter Conservirung zu Gebote standen, so habe ich das Vorhandensein des von PLATE an Glycerinpräparaten von *Janella* gefundenen, feinern anatomischen Aufbaues bei *Aneitea* nicht feststellen, auch mit Bestimmtheit nicht entscheiden können, ob der

oben erwähnte Strang in der That die Innervirung der Sinneszellen besorgt. PLATE giebt an, dass das Epithel der Sinnesplatte ebenfalls einschichtig ist und dass der Anschein, als wären die Kerne auf mehrere Lagen vertheilt, dadurch verursacht wird, dass die Zellen aus einem fadenförmigen und einem verdickten, den Kern umfassenden Abschnitt bestehen. Am freien Rande der Zellen finden sich zwei verschiedene Arten von Anhängen, erstens sehr kleine, dicht stehende gerade Borsten, die wie Cilien aussehen, zweitens lange, häufig etwas geschlängelte Wimpern, die ungefähr so gross sind, wie das Sinnesepithel hoch ist. An der ventralen Wand der Blase tragen die Epithelzellen ebenfalls sehr zarte, gerade Borsten, die etwas weiter aus einander stehen. PFEIFFER hat an den Epithelzellen der Sinnesplatte bei *Triboniophorus* auch einen feinen Wimperbesatz sowie gerade gerichtete Borsten beschrieben, welche frei in das Lumen der Blase hinein ragen. Es dürfte daher wohl kein Fehlschluss sein, wenn man bei der sonstigen anatomischen Verwandtschaft der Gattungen einen gleichen Aufbau auch für *Aneitea* und *Aneitella* annimmt.

Ueber dem Sinnesorgane bildet das Bindegewebe der Rückenhaut ein aus lockern Maschen bestehendes Gewebe; im Lumen der Blase sieht man schwach gefärbtes, feinkörniges Gerinnsel liegen, das als der geronnene Ueberrest einer eiweisshaltigen Flüssigkeit aufzufassen ist, welche die Blase einst gefüllt hat.

Die Sinnesplatte der *Aneitella virgata* (Fig. 22) zeigt von dem sonst beobachteten Schema eine Abweichung. Sie liegt in der Hauptsache zwar auch der dorsalen Wand der Sinnesblase an, aber sie beginnt am vordern Ende mit zwei Zipfeln, die der rechten und linken Wand der Blase aufgelagert sind und die, nach hinten und oben sich wendend, nach 0,4 mm langem Verlaufe an der dorsalen Blasenwand sich in eine Sinnesplatte vereinigen (Fig. 23), deren Querschnitt etwa pilzförmig aussieht.

Ueber die Function des Sinnesorgans können nur Versuche am lebenden Thiere Aufschluss geben; PLATE hat die Möglichkeit angenommen, dass es vielleicht dem Temperatiergefühl diene und die Thiere veranlasse, das directe Sonnenlicht zu vermeiden und unter schützenden Blättern etc. Zuflucht zu suchen.

### Der Genitalapparat.

In den Angaben der frühern Autoren haben die Geschlechtsorgane der zweitentakligen Tracheopulmonaten schon eingehende Würdigung gefunden. Abgesehen davon, dass PLATE und PFEIFFER auf

Grund ihrer Untersuchungen und mit Berücksichtigung der frühern Literatur eine erschöpfende Beschreibung des Genitalapparats von *Janella*, *Aneitella* und *Triboniophorus* gegeben haben, sind auch die Angaben MACDONALD's über den Aufbau der Geschlechtsorgane von *Aneitea macdonaldi* sowie die FISCHER's über dasselbe Organ von *Athoracophorus* (*Aneitea*) *hirudo* sehr ausführlich. MACDONALD unterscheidet bei seinem Exemplar — *Aneitea macdonaldi* GRAY — ein Ovarium und einen Testikel, die dicht neben einander die Mitte der Rückenfläche einnehmen. Aus dem erstern, das links vom andern gelegen ist, entspringt ein enger Oviduct. Den Testikel umschlingen die Windungen des Uterus; aus seinem vordern, engern Theil geht das Vas deferens hervor, das an der Unterfläche des Penis nahe der Insertionsstelle des Retractors in diesen einmündet. Der Retractor selbst heftet sich an die linke Rückenwand an. MACDONALD beschreibt ferner ein ziemlich grosses, kurz gestieltes Receptaculum seminis, das er mit purpurröthlich braunem Secret angefüllt fand, und einen kleinen, sackähnlichen Anhang am Beginn des Uterus. Aus der Beschreibung beigegebenen Figur geht hervor, dass sein Ovarium die Zwitterdrüse, sein Oviduct der Zwittergang ist; dass er die Eiweissdrüse als Hoden und wahrscheinlich die eng in einander gewundenen Krümmungen des Uterus, der Prostata und des Vas deferens in toto als Uterus angesprochen hat. Dass auf der Figur unter 9 ein Theil des Uterus als Spermotheca bezeichnet ist statt der daneben gezeichneten rund ovalen Samentasche, ist wohl durch einen Fehler verursacht.

Die Beschreibung des Genitalsystems, welche FISCHER von *Athoracophorus hirudo* giebt, entspricht schon fast völlig den Thatsachen. Er findet die Zwitterdrüse aus zwei grössern Packeten zusammengesetzt, von denen jedes einen besondern Ausführungsgang besitzt; beide vereinigen sich zum Zwittergang. Er beschreibt die Eiweissdrüse als aus einzelnen gesonderten Drüsenläppchen bestehend, die dem Ausführungsgange aufsitzen; er erwähnt ferner, dass das Vas deferens mit dem Oviduct nur für einen sehr kleinen Abschnitt gemeinsam verläuft, im Uebrigen völlig getrennt und mit einzelnen Prostata-drüsenläppchen umgeben, nach vorn zum Penis zieht und dort in ihn einmündet. Als Anhangsorgan beschreibt er ausserdem ein kurz gestieltes Receptaculum und ein Divertikel des Uterus, das voraussichtlich der flaschenförmigen Drüse entspricht.

Die weiter unten folgende Anatomie der Geschlechtsorgane von *Aneitea* wird erkennen lassen, dass einzelne Theile des FISCHER'schen

*Athoracophorus hirudo* bei meiner Art genau wieder gefunden sind, abgesehen davon, dass der Aufbau z. B. der Eiweissdrüse und der Prostata sich etwas anders darstellt; augenscheinlich gehören beide Arten einer Gattung an. Auch die MACDONALD'schen Angaben enthalten, wenn auch Vieles durch Verkennen der Thatsachen eine falsche Deutung erfahren hat, nichts, was der Annahme widerspricht, dass, soweit der Bau der Genitalien in Frage kommt, das MACDONALD'sche Exemplar eine *Aneitea* gewesen ist.

Das Genitalsystem von *Aneitea* liegt vornehmlich im vordern Drittel der Leibeshöhle auf der rechten Seite. Nach Ablösung des zur Untersuchung der Pallialorgane herauspräparirten Hautstücks sieht man Windungen des Oviducts, einen Theil der Eiweissdrüse, der Prostata und des Zwittergangs den Raum zwischen der ersten Magenwindung und dem Schlundkopf auf der rechten Seite ausfüllen; vor ihnen verläuft schräg von rechts und vorn nach links und hinten, ziemlich bis an die linke Seitenwand reichend, der Penis. Hebt man den Oviduct in die Höhe, so sieht man darunter, von Darmschlingen umgeben, die Zwitterdrüse liegen. Penis und Vas deferens verlaufen mit dem Vaginaltheile des Oviducts, über diesen gelagert, an der rechten Fusskante nach vorn bis zur Genitalöffnung, in der Penis und Vagina unmittelbar neben einander münden.

Die Zwitterdrüse (Fig. 24 *gl. her*), die bei der Ansicht von oben durch den Oviduct und die angrenzende Magenwandung völlig bedeckt wird, stellt ein graugelbliches Organ von der Form eines unregelmässigen Vierecks dar, dessen eine Seite stark vorgewölbt ist. Die Höhe beträgt 11, die Breite 7 mm; als grösster Dickendurchmesser wurden 5 mm gefunden. Diese Maasse gelten für das erste, anscheinend ganz ausgewachsene Exemplar; bei dem zweiten, kleinern, sind sie bedeutend geringer, 6, 4, 4; wahrscheinlich hat dieses seine volle Geschlechtsreife noch nicht erlangt. An der nach vorn gewendeten Fläche der Drüse, die man als Basis bezeichnen kann, findet sich ein hilusartiger Ausschnitt. Das ganze Organ ist aus einzelnen Drüsenläppchen zusammengesetzt; sie vereinigen sich in der Hauptsache zu 5 grössern, nur durch lockeres Bindegewebe zusammengehaltenen Packeten. Aus diesen grössern Drüsenhäufchen treten Ausführungsgänge, dünnhäutige, graue Röhren, hervor, die sich mit einander und einer Anzahl kleiner und kleinster, vom Scheitelpunkt der Drüse zur Basis herabsteigenden Gänge zum Zwittergang vereinigen. Der Zwittergang (*d. her*) tritt aus dem Hilus der Drüse als ein gelbliches Rohr mit derben Wänden. Er verläuft in mäandrischen Win-

dungen; seine Länge, diese Windungen nicht mit gerechnet, beträgt 5,3 cm. Der Dickendurchmesser nimmt vom Ursprunge des Zwittergangs im Verlaufe zum Oviduct zu, so dass er etwa 3 cm hinter der Austrittsstelle aus der Zwitterdrüse das Doppelte des anfänglichen beträgt. Im weitem Verlauf verjüngt sich der Zwittergang wieder; er mündet in den Anfangstheil des Oviducts. Irgend eine bläschenförmige Erweiterung seiner Endpartie, die als Samenblase angesprochen werden könnte, ist nicht vorhanden; das Lumen des Endstücks ist im Gegentheil verengert.

Der Oviduct ist ein derbwandiges, cylindrisches, von oben nach unten etwas abgeflachtes, musculöses Rohr von  $4\frac{1}{2}$  cm Länge. Er ist mit taschenartigen Ausstülpungen versehen und liegt ausschliesslich auf der rechten Körperseite, mit seinem Anfangstheile unmittelbar unter der Rückenhaut, wobei er die Körpermitte erreicht. In seinem Verlaufe beschreibt der Oviduct zwei Curven, eine kleinere, nach links offene, und eine sehr viel grössere, nach rechts geöffnete, verläuft dann eine kleine Strecke gerade und bildet ein fast rechtwinkliges Knie vor seiner Einmündung in die Geschlechtsöffnung. Der Durchmesser wechselt dabei derart, dass der Anfangstheil, der mit einer nicht scharf ausgeprägten Spitze beginnt, durchschnittlich  $2\frac{1}{2}$  mm dick ist und im weitem Verlauf, vornehmlich in der zweiten Curve, durchschnittlich 4 mm gemessen werden.

In die Spitze des Anfangstheils münden unmittelbar neben einander der Zwittergang und der Ausführungsgang der Eiweissdrüse (*d. alb*); 1 mm direct unter der Einmündung des Zwittergangs verlässt das Vas deferens den Oviduct (*v. df*). *Aneitea* fällt also unter die Kategorie der Tracheopulmonaten ohne oder mit nur ganz winzigem Spermoviduct. Die Strecke, auf der Eileiter und Samengang hier verwachsen sind, beträgt nur 1 mm, dann ist die Trennung des männlichen und weiblichen Genitalrohrs perfect.

Der Oviduct nimmt in einer Einschnürung seines Rohrs zwischen zwei Taschen, 5 mm hinter der Trennungsstelle des Vas deferens von ihm, die Mündung einer accessorischen Anhangsdrüse (*fl. dr*) auf. Unter allmählicher Verstärkung seines Durchmessers geht er dann in die zweite grössere Curve über und wendet sich nach vorn und abwärts. Schon ziemlich im Endstück, ca. 1 cm vor der Genitalöffnung, durchdringt die Wandung des nunmehr wieder dünner gewordenen Rohrs der Stiel des Receptaculum seminis (*rec. s*). Unmittelbar dahinter legt sich der Oviduct mit einem Knick direct auf die Fussplatte auf und läuft auf dieser entlang nach vorn. Etwa 4 mm vor

dem Ostium erleidet das Rohr eine ringförmige Einziehung; es findet dann in der Geschlechtsöffnung sein Ende.

Die Eiweissdrüse (*alb*) stellt ein langgezogenes, schmales, sich derb anführendes Organ von weissgrauer Farbe dar, das bei dem grössern Exemplar eine Länge von 17 bei einer Breite von 6 mm erreicht. Die Drüse hat an ihrer Unterseite 3 Furchen, den Anlagerungsstellen der ersten Magenwindung — hinten — einer Darmschlinge — unten — und des Uterus — vorn — entsprechend; sie bedeckt die genannten Organe völlig oder zum Theil. In ihrem Verlaufe macht sie eine halbe Drehung um sich selbst und endet mit einem Bogen mit scharfem Rande; zusammengesetzt wird sie aus zahlreichen Drüsenläppchen. Biegt man an der Oberfläche der Eiweissdrüse die Drüsenläppchen aus einander, so sieht man fast in der Mitte der Drüse einen gleich in der Drüsen Spitze beginnenden Ausführungsgang verlaufen (*d. alb*), in den dann die einzelnen Gänge der Drüsenläppchen einmünden. Der Sammelgang mündet selbst in die Spitze des Uterus, unmittelbar hinter, vom Kopfe des Thieres aus gerechnet, dem Zwittergang.

Zwischen die Windungen des ersten kleinern Bogens, den das Uterusrohr beschreibt, eingebettet liegt eine accessorische Drüse, die ihrer Gestalt nach flaschenförmige Drüse (*fl. dr*) genannt worden ist und sowohl anatomisch wie auch nach ihrem histologischen Bau von PFEIFFER in seiner Abhandlung über die Gattung *Triboniophorus* beschrieben worden ist. Sie ist dort im Verhältniss zu der sonstigen Ausbildung des Genitalapparats sehr klein, nur 3—4 mm lang, während der Uterustheil, in den sie mündet, ca. 8 mm Durchmesser hat. *A. I* hat eine flaschenförmige Drüse von 1,2 cm Länge und grauweisser Farbe. Die Gestalt ist cylindrisch. Das Ende, etwas kolbig verdickt, erreicht 2,5 mm, die Basis etwa 1 mm Durchmesser. Die ähnlich wie die Uteruswandung aus Muskelzügen bestehende Drüsenwand, die eine beträchtliche Stärke aufweist und nur einen engen Gang im Innern der Drüse frei lässt, wird bis zur Einmündungsstelle bedeutend schwächer; ähnlich wie auch der Uterus weist das Drüsenlumen auf dem Querschnitte eine zahlreiche Menge ziemlich hoch stehender Falten auf.

Das Vas deferens (*v. df*) begleitet zunächst den Oviduct auf seiner der Körpermedianen zugewandten Seite. Am Grunde der Einmündungsstelle des Receptaculum seminis kreuzt es das Genitalrohr an der Innenseite, läuft dann an der äussern weiter nach vorn bis an den Grund des Penis, steigt an diesem hinauf und mündet in dessen Spitze, neben der Insertionsstelle des Retractors. Der Anfangstheil

des Vas deferens ist eingebettet in eine Rinne des Parenchyms der Prostata (*prost*), derart, dass dieses ihn bis auf einen kleinen Streifen, der sichtbar bleibt, völlig umfasst. Die Prostata ist eine compacte Drüse von 18 mm Länge und durchschnittlich 5 mm Breite, flach von oben nach unten zusammengedrückt, und füllt den Zwischenraum zwischen den Bogen des Oviducts aus. Sie ist aus einzelnen Drüsenlappen zusammengesetzt, die jedoch nicht, wie FISCHER für *Athoracophorus hirudo* gezeichnet und beschrieben hat, in Abständen als einzelne Partien dem Vas deferens aufsitzen, sondern sich durch Bindegewebe zu einer Drüse vereinigen. Aus dem Drüsenparenchym treten zahlreiche kleine Ausführungsgänge in die Wandung des Vas deferens hinein.

In das Genitalrohr mündet dort, wo der zweite Bogen aufhört und der Oviduct in den geraden Schenkel des Knies übergeht, der Ausführungsgang des Receptaculum seminis (*rec. s.*). Sowohl MACDONALD als FISCHER haben bei *A. macdonaldi* bezw. *Athoracophorus (Aneitea) hirudo* dieses Organ als eine rundliche Blase mit so kurzen Stiel beschrieben, dass man sie als dem Oviduct aufsitzend bezeichnen könnte. Bei *A. I* ist diese Blase lang gestielt; ein dünner, häutiger Gang von 4 mm Länge stellt ihren Ausführungsgang dar. Die Samentasche selbst hat 6 mm Durchmesser. Sie besteht aus einer dünnen, bindegewebigen Membran und ist bei beiden Thieren mit weisslichen Spermaballen gefüllt. *A. II* hat einen bedeutend kürzern Ausführungsgang der Samentasche bis zum Oviduct von nur  $1\frac{1}{2}$  mm Länge. Verbunden ist die nach innen und rückwärts gelagerte Samentasche durch ziemlich festes Bindegewebe in der Hauptsache mit Partien der Prostata.

Der Penis von *A. I* ist ein walzenförmiger, am Scheitelpunkt etwas spitz auslaufender Körper, der mit einer weisslich glänzenden, sehnenartigen Hülle umgeben zu sein scheint und eine Länge von ca. 1 cm bei durchschnittlich 4 mm Durchmesser hat. Trennt man die Hülle mit der Präparirnadel ab, so sieht man, dass man drei Abschnitte des Penis unterscheiden kann, die, der erste nach oben, der zweite nach unten, der dritte wieder nach oben, derart in einander gewickelt sind, dass das Ganze einem soliden Körper gleicht. Jeder dieser drei Abschnitte (Fig. 25 1, 2, 3) ist etwa gleich lang — 7—9 mm —; der erste, bis 1 reichende ist glattwandig und von fast überall gleichmässigem Durchmesser —  $2\frac{1}{2}$  mm —, der zweite und dritte sind stark um sich selbst gedreht und nach dem Ende zu dünner werdend, bis der letzte Theil, der in das Vas deferens übergeht, sich von diesem nicht mehr unterscheidet. Bei *A. II* sind die einzelnen Abschnitte

nicht durch so festes Bindegewebe umhüllt und deshalb, wenn sie auch ebenso in einander gewickelt sind wie bei *A. I.*, schon ohne Präparation mit der Lupe zu erkennen. Der Retractor inserirt sich als ein Muskelbündel an der Spitze des Penis neben dem Vas deferens, seine zweite Insertionsstelle liegt an der linken Rücken- und Seitenwand in der Höhe der Niere.

Ueber die Anatomie der Geschlechtsorgane des von ihm untersuchten *Athoracophorus (Aneitella) virgatus* hat EDGAR A. SMITH keine Angaben gemacht. PLATE beschreibt bei *Aneitella berghi* eine Zwitterdrüse mit kaum sichtbarer Lappung, als Anhang an den Zwittergang ein kleines Seitendivertikel, das er als Vesicula seminalis deutet, und eine Eiweissdrüse. Ein Spermoviduct fehlt. Der Oviduct trägt eine kleine, von hohem Epithel ausgekleidete Anhangsblase, die als Drüse angesehen werden muss und die ganz am Anfang, gleich hinter der Eiweissdrüse, dem Oviduct aufsitzt. Das Vas deferens beginnt mit einer etwas über 1 mm langen Anschwellung, die durch zahlreiche drüsige Divertikel (Prostata) hervorgerufen wird. Oviduct und Vagina sind bei dem PLATE'schen Exemplar nicht scharf zu sondern, ihre Grenze kann jedoch bei der Einmündung des sitzenden Receptaculum angenommen werden. Der Penis besteht aus zwei Schläuchen, von denen der innere auf seinem hohen Epithel eine derbe Cuticula trägt, die jedoch glatt bleibt und keine Reizpapillen bildet; Penis und Oviduct vereinigen sich in einem langen Vestibulum.

Leider ist es mir nicht möglich gewesen, bei dem mir zur Verfügung gewesenen Exemplar von *Aneitella virgata* die Angaben über den Bau der Geschlechtsorgane dieser Species vollständig klar zu stellen. Bei der Präparation des Genitalapparats, der wahrscheinlich bei der Aufwicklung des Digestionstractus verletzt worden ist, hat sich gezeigt, dass nur sein Anfang und Ende intact geblieben sind; der grössere Theil des Oviducts sowie das ihn begleitende Stück des Vas deferens sind für die Untersuchung verloren gegangen. Es bleibt mir deshalb nur übrig, die erhaltenen Stücke nach ihrem Aufbau und ihrer Einrichtung zu beschreiben.

Auf der rechten Seite des vordern Körperdrittels unmittelbar unter der Rückenhaut liegt auf der ersten Magenwindung eine für die Grösse des ganzen Thieres — 23 mm Länge — ziemlich umfangreiche Zwitterdrüse (Fig. 26 *gl. her.*). Sie erscheint unter der Lupe als aus sehr kleinen Drüsenläppchen zusammengesetzt und stellt ein ziemlich derbes und compactes Organ von gelblichweisser Farbe dar, das ca. 4 mm lang und 3 mm breit ist. Begrenzt wird sie vorn vom Schlundkopf,

an der medianen Seite vom Schlundrohr und der ersten Magenwindung, hinten durch das Rectum; nach aussen reicht sie bis an die Seitenwand der Körperhaut. Sie bedeckt hinten die erste Magenwindung, weiter nach vorn den ganzen Genitalapparat und wird zum Theil bedeckt vom Penis (*pe*), der schräg von vorn und rechts nach links und hinten auf ihr liegt, ferner von einem Theil einer knieförmigen Darmschlinge und von der rechten Speicheldrüse (*sal*), die an ihrem Aussenrand sich hinzieht. Unter ihr liegt eine bedeutend kleinere Eiweissdrüse, die kaum ein Drittel des Umfangs der Zwitterdrüse erreicht; sie hat eine sandsteingraue Farbe mit einem leichten Stich ins Gelbliche; ihre Oberfläche erscheint fein gekörnt.

Von hier ab fehlt der Zusammenhang. Es bleibt damit unentschieden, ob *Aneitella virgata* ebenso wie *berghi* keinen Spermooviduct hat, ob der Zwittergang eine Vesicula seminalis und der Oviduct accessorische Drüsen an seinem Anfangstheil besitzt und wie die Prostata gebaut und angeordnet ist. Der noch vorhandene Theil des Oviducts (Fig. 27 *ovd*) bildet ein ca. 2,3 mm langes, dünnwandiges Rohr, das aus einer schwachen Muskelschicht und einem darauf sitzenden Epithel besteht. Es vereinigt sich mit dem Penis zu einem Vestibulum von ca.  $1\frac{1}{2}$  mm Länge; kurz vor der Vereinigungsstelle nimmt der Eileiter noch zwei Ausführungsgänge auf, die beide neben einander einmünden. Der eine, der obere, ist sehr kurz und gehört einem lang ovalen Receptaculum seminis von ca. 1 mm Länge an, das aus einer dünnen Bindegewebslage besteht, der ein Epithel aufsitzt. Der zweite, untere und längere, ist der Ausführungsgang eines cylindrischen, an der Spitze umgeknickten Schlauchs (*ac.dr*), der jeden Falls als eine accessorische Drüse anzusprechen ist. Das ganze, ca.  $1\frac{1}{2}$  mm lange und fast überall gleich breite — ca.  $\frac{1}{2}$  mm — Organ umgiebt eine derbe, bindegewebige Hülle; sein Lumen weist eine grössere Anzahl Krümmungen und Schlängelungen auf, die als helle Streifen durch das Gewebe hindurchscheinen, ähnlich als ob Septa im Innern sich erheben, um die Oberfläche zu vergrössern.

Mit dem Oviduct verbindet sich etwa  $1\frac{1}{2}$  mm vor der Geschlechtsöffnung der Penis (*pe*). Er stellt ein 4,3 mm langes Gebilde dar, das überall dieselbe Breite, 0,4 mm, besitzt und nur an seinem Ende, wo es in das Vas deferens übergeht, sich etwas verjüngt. Man kann an ihm ein äusseres, dünneres, bindegewebiges und ein inneres, dickeres Rohr aus Muskelgewebe unterscheiden. Das innere Rohr mündet mit ziemlich weiter Oeffnung in das Vestibulum und geht an der andern Seite in das Vas deferens über. Dieses ist von dem Grunde des Penis

an ihm heraufgestiegen und bildet ein dünnwandiges, enges, häutiges Rohr, das sich in seinem Endstück sowohl verdickt wie auch erweitert und nach einigen Windungen in die Spitze des Penis mündet. An derselben Stelle entspringt der Retractor penis; er verläuft quer von vorn und rechts nach hinten und links über die dorsale Fläche der Eingeweide und endet in der Haut der linken Körperwand, in der Nähe des Fusses, nachdem er den äussern Rand der Niere begleitet hat.

Die Muskelschichten des Penis sowohl wie die des Oviducts setzen sich auf das Vestibulum (*vest*) fort, werden jedoch schon im hintersten Theile desselben sehr dünn. Das Vestibulum ist ein überall gleich weites Rohr und endet mit ca. 0,4 mm Durchmesser in der Geschlechtsöffnung.

Wenn auch der Geschlechtsapparat von *Aneitella virgata* in seiner ganzen Ausdehnung nicht hat beschrieben werden können, so fällt gegenüber den Angaben, die PLATE über diese Organe bei *Aneitella bergi* gemacht hat, doch sofort auf, dass die verhältnissmässig grosse Anhangsdrüse an den Oviduct in der Nähe des Receptaculum und der Vereinigung des Penis mit dem Eileiter bei *Aneitella bergi* vollständig fehlt. Wie schon vorher erwähnt, besitzt diese Art eine nur sehr kleine accessorische Drüse am Anfangstheile des Oviducts, gleich hinter der Eiweissdrüse. Uebereinstimmend bei beiden Arten sind die compacte Eiweissdrüse und die Bildung eines langen Vestibulums; ob wie bei *Aneitella bergi* ein Spermoviduct fehlt, konnte, wie schon vorher gesagt, nicht festgestellt werden. Ich habe auf Fig. 27 versucht, den nach dem Bau der analogen Theile bei *Aneitella bergi* zu vermuthenden Verlauf des Oviducts und des Vas deferens durch Punkte einzuzeichnen, ohne dass selbstverständlich diese Linien etwas anderes als eine Vermuthung darstellen sollen.

### Darmcanal und Situs viscerum.

Bereits MACDONALD hat in seiner Beschreibung des Aneiteum slug deren Digestionstractus ausführlich behandelt und abgebildet. Er hat bei *Aneitea macdonaldi* einen viereckigen, hornigen Kiefer, dessen unterer Rand eine scharfe Schneide bildet, und eine kurze, mässig breite Zunge gefunden. Die Radulazähne bestehen aus einer etwa vierseitigen Platte mit concavem äussern und hintern und convexem vordern und innern Rande, die einen einfachen, kegelförmigen Zahnfortsatz trägt, der in 2 Spitzen ausläuft. Der Rhachiszahn ist verkümmert, vorn zweispitzig und läuft nach hinten in eine kleine Spitze

aus. Er unterscheidet ferner am Digestionstractus den Oesophagus, einen Vormagen, Magen und Darm sowie 4 Leberlappen, deren jeder einen Gallengang in den Darm schickt. FISCHER giebt ebenfalls an, dass die Zähne bei *Athoracophorus hirudo* auf einer viereckigen Platte ruhen, jedoch sind sie dreispitzig und in der ersten Seitenzahnreihe vierspitzig; die mediane Spitze ist die grösste. Er nennt den verkümmerten Rhachiszahn unähnlich den Seitenzähnen; auf der Zeichnung erscheint er auf einer Basalplatte als ovales Gebilde, das in 3 rückwärts gerichtete kleine Spitzen ausläuft, von denen die mittlere die längere ist, während die beiden Seitenspitzen sehr klein sind. Der gebogene Kiefer besteht aus einer viereckigen Platte mit breitem Rand, der zahnlos ist. Er unterscheidet ferner Oesophagus, Magen und Darm; der Magen hat einen kleinen Blindsack und empfängt 2 Ausführungsgänge von 2 Leberdrüsen.

EDGAR A. SMITH beschränkt sich bei der Beschreibung des *Athoracophorus (Aneitella) virgatus* auf die Bemerkung, dass er oben in der Mundöffnung einen dreitheiligen hornigen Kiefer gefunden habe mit concavem Schneiderand und einem kleinen dreiseitigen Vorsprung in der Mitte, der seitlich bis über die Ränder hinaus reicht. Für *Aneitella berghi* giebt PLATE an: Der Kiefer trägt einen mässig vorspringenden medianen Höcker. Die Radulazähne haben 2 Basalplatten, eine hintere und eine vordere, und in der Regel 5, in einzelnen Fällen 4, auch 6 Spitzen, von denen die mediane die grösste ist. Der Rhachiszahn ist durch die Verschmelzung der beiden innersten Zähne entstanden und hat deshalb vorn und hinten je 2 Basalplatten. Bei der Verschmelzung ist der linke Zahn etwas rückgebildet worden, so dass der Rhachiszahn asymmetrisch gebaut ist und rechts 4 ungefähr gleich grosse, links nur 3 Spitzen trägt, von denen eine auffallend gross ist.

Der lange einheitliche Magen hat keinen Blindsack; es sind 2 Leberdrüsen vorhanden, die getrennt ausmünden. Der Pharynxretractor entspringt mit doppelter Wurzel gleich hinter und unter der Radulapapille, steigt gegen den Rücken empor und verwächst mit der Rückenhaut am Hinterrand der Pallialorgane, dicht vor der Sinnesblase.

Die beiden Aneiteenexemplare haben nach meinen Untersuchungen im Dache der Mundhöhle, deren Oeffnung nach unten dem Fusse zugekehrt ist, einen hornigen Kiefer eingelagert (Fig. 28 *mand*), der einen Bogen mit convexer dorsaler und concaver ventraler Seite darstellt. Der vordere Rand ist mit einem deutlich ausgeprägten Zahnfortsatz versehen. An der untern Kieferfläche hinter dem Zahn ent-

springt ein sich nach hinten ziemlich rasch verbreiternder blattartiger Fortsatz (*v*).

Die Mundhöhle führt in den Pharynx (Fig. 29 *phar*). Er hat eine stumpf kegelförmige Gestalt, derart, dass die Spitze des Kegels nach vorn und die Basis nach hinten gerichtet ist. (In Fig. 29 ist vom Pharynx die obere und hintere Partie gezeichnet, so dass die der Mundhöhle zugekehrte Verjüngung seiner Breite nicht mehr zu erkennen ist.) Das Dach des Schlundkopfs liegt nicht in der Mediane des Körpers, sondern weicht nach links ab; ausserdem ist bei *A. I* der hintere Rand, der sich steil absenkt, in der Form verzogen, so dass die linke Hälfte etwa 2 mm mehr nach hinten vorspringt als die rechte, was zweifellos auf besondern Muskelcontractionen beruht. Den Boden des Schlundkopfs bildet ein aus starken Muskelbündeln bestehendes Zungenpolster, das die Radula trägt. Sie springt am hintern Ende des Schlundkopfs in Form einer Papille, Radulapapille, vor und wird rechts vom Schlund und einem Speichelgang, links vom andern Speichelgang begrenzt. Sowohl der Schlund wie die Speichelgänge liegen an der Seite der Papille in einer Einsenkung, die jedoch von der Papille nicht überdacht wird. Da die Papille von einer dünnen, muskulösen Membran bedeckt ist, ist eine Spaltung äusserlich schwer zu erkennen; man sieht jedoch, dass sich die Radularänder beiderseits nach innen spiralförmig aufgerollt haben.

Die Zähne der Radula (Fig. 30 u. 31) haben mehrere Eigenthümlichkeiten. Der Rhachiszahn steht einmal nicht mit den übrigen Zähnen in einer Reihe, sondern, wie man will, tiefer oder höher als diese. Er ist, wenn auch noch gut entwickelt, doch gegen die benachbarten Seitenzähne rückgebildet, also auch kleiner, und trägt meist 3 Spitzen, von denen die mediane die grösste ist. Die Seitenzähne sind in der Regel mit 4 Spitzen versehen und stehen auf einer etwa doppelt so langen wie breiten vordern Basalplatte; das Vorhandensein einer zweiten, hintern Basalplatte habe ich nicht feststellen können. Die Basalplatte des Rhachiszahns ist fast quadratisch, aber bedeutend kürzer als die der Seitenzähne, deshalb steht der Rhachiszahn auch nicht in der Reihe. Die Grösse der Seitenzähne (Fig. 30, 31  $s_1, s_2$  etc.) nimmt vom Mittelzahn nach jeder Seite hin zu; kurz vor dem Rande werden die Zähne schnell wieder kleiner, so dass die letzten (Fig. 31 *m*) kleine, schmale Gebilde mit 2, auch 3 kleinen Spitzen darstellen.

Sowohl bei der Bildung der Rhachis- wie der Seitenzähne kommen zahlreiche Abweichungen vor. Der dreispitzige Rhachiszahn kann durch Einschiebung einer kleinen 4. Spitze, die manchmal nur schwach

angedeutet ist, vierspitzig werden; wahrscheinlich durch Verschmelzung zweier Spitzen entstehen auch Seitenzähne mit 3 Spitzen. Eigenthümlich ist ferner, dass bei den kleiner werdenden, dem Rande nahe sitzenden Seitenzähnen (Fig. 31 s 153) constant nur 3 Spitzen vorkommen, so dass die Verkümmernng sich nicht nur auf die Grösse, sondern auch auf die Ausbildung der Zahnsitzen erstreckt. Die dreispitzigen Seitenzähne findet man am meisten in der ersten Reihe neben der Rhachis, sie kommen dort vereinzelt unter normalen Zähnen vor, können jedoch auch zu mehreren in einer Reihe neben einander stehen. Die Variabilität in der Anzahl der Spitzen beschreibt schon FISCHER, der bei *Athoracophorus hirudo* in der ersten Seitenreihe vierspitzige, in den weitem dreispitzige Seitenzähne gefunden hat.

In das Dach des Schlundkopfs münden die Ausführungsgänge der beiden Speicheldrüsen (Fig. 29 *d. sal*), der rechte ein wenig vor dem linken, ein. Bei *A. I* sind die Eintrittsstellen beide seitlich von der Mittellinie des Schlundkopfs gelegen, wenn auch die linke der Mitte näher liegt als die rechte; bei *A. II* mündet der linke Speichelgang direct in die Mittellinie, der rechte seitlich. Der linke Speichelgang ist bei *A. II* in eine Furche der Schlundkopfmusculatur neben dem Rande der Radulapapille eingebettet, bis er das Dach des Schlundkopfs erreicht hat.

In einer medianen Furche der ventralen Schlundkopfseite tritt die Schlundkopfarterie in die Musculatur ein; sie verzweigt sich namentlich im Grunde derselben. Von der Mitte der untern Schlundkopfseite geht rechts und links nach aussen je ein schmales, sehniges Band in das Gewebe der Fussplatte über, das den Schlundkopf auf seiner Unterlage festhält; ein ähnliches breites Muskelband hält den Schlundkopf mit der Stirnhaut, welche den obern Rand der Mundhöhle bildet, verbunden.

Der Eingang zum Schlund ist bei *A. I* etwa in der Mitte des Schlundkopfdachs, zwischen den Mündungsstellen der beiden Speicheldrüsen gelegen, bei *A. II* ist die Durchtrittsstelle etwas mehr nach vorn gerückt und liegt noch im ersten Schlundkopfdrittel. Der Oesophagus (Fig. 29 *oes*) verläuft dann auf dem Schlundkopfe nach hinten, senkt sich an der rechten Seite der Radulapapille in die Tiefe, passirt die Cerebralcommissur und geht in ein feinhäutiges Rohr über, das nach einem Verlaufe von ca. 2 cm Länge mit einer geringen Erweiterung des Lumens in den Magen mündet (Fig. 29a *oes*).

Bedeckt wird der Schlund zunächst durch den unmittelbar hinter dem Schlundkopfe sich quer darüber legenden Penis und dann durch Darm-

schlingen. Ihn begleiten die beiden Ausführungsgänge der Speicheldrüsen (Fig. 29 *d. sal*). Sie entspringen aus grauweissen, grosslappigen Drüsen (Fig. 29 *sal*), die, auf dem Anfangstheile des Magens liegend, gleichzeitig dorsoventral eine Darmschlinge umgreifen, unmittelbar hinter dem Penis an der rechten Körperseite gelegen und durch lockeres Bindegewebe an das Magen- resp. Darmrohr angeheftet sind. Die beiden Speichelgänge treten mit dem Schlunde durch den Schlundring, ihres weitem Verlaufs und ihrer Einmündung in den Schlundkopf ist vorher schon Erwähnung gethan. Die Innenfläche des Schlundes ist mit 8—10 ziemlich hohen, dicht neben einander liegenden Längsfalten bedeckt; sie strahlen beim Uebergang der ampullenartigen Erweiterung des Schlundrohrs kranzförmig auf den ersten Theil der Magenwandung aus.

Der Magen (Fig. 29a *sto*) wendet sich als bedeutend erweitertes Rohr — sein durchschnittliches Lumen beträgt 1,6 cm — in zwei Spiraltouren nach hinten und verschwindet am hintern Körperende unter den aufgelagerten Leberdrüsen (*hep*). Er geht hier jedoch nicht sofort in den Darm über, sondern bildet erst einen etwa  $\frac{1}{2}$  cm langen Blindsack (Fig. 29a, 32 *coec*), aus dem das Darmrohr seinen Ursprung nimmt. In diesen Blindsack, und zwar an der ventralen Seite desselben, münden 3 Lebergänge ein. Ihnen entsprechen 3 Leberdrüsen, die, durch ein sehr lockeres Bindegewebe mit einander verbunden, leicht den Eindruck einer Drüse erwecken. Sie bilden einen 23 mm hohen, an der Basis 12 mm breiten Kegel (Fig. 29a *hep*), der das hinterste Körperende ausfüllt. Bei *A. II* ist die Basis kleiner (7 mm), der Kegel läuft in eine scharfe Spitze aus. Erst bei der Präparation der Lebergänge kann man die einzelnen Drüsen isoliren. Man kann dann unterscheiden 2 ungefähr gleich grosse, dorsal gelegene Lebern, eine rechte und eine linke (Fig. 32 *hep. dors. d* und *s*), die in Länge und Breite 15 : 7 resp. 13 : 6 mm messen und beide einem lang gezogenen Oval gleichen, und eine bei weitem grössere (21 : 13 mm) ventral gelegene Leber (*hep. ventr*); zwischen ihnen verläuft eine sie trennende Darmschlinge. Die Lebern selbst bestehen aus einer Anzahl verschieden grosser, durch lockeres Bindegewebe verbundener Drüsenläppchen, die mit ihren sich vereinigenden Ausführungsgängen dann je einen Lebergang bilden.

Alle 3 Lebergänge münden in einer Höhe in den Endtheil des Magens; die Gänge der linken dorsalen (Fig. 32 *d. hep. dors. s*) und der ventralen Leber (*d. hep. ventr*) nahe bei einander in den Grund der blindsackähnlichen Erweiterung des Magenrohrs (*coec*), etwa  $2\frac{1}{2}$  mm

vor Beginn des Darmrohrs. Der Ausführungsgang der rechten dorsalen Leber (*d. hep. dors. d*) mündet diesen beiden gegenüber; er bildet vor seiner Einmündungsstelle ein etwa  $2\frac{1}{2}$  mm langes und  $1\frac{1}{2}$  mm breites Divertikel.

Das Parenchym der Leber bei *A. I* ist hellbraun gefärbt mit einem Stich ins Graue; die Leber der *A. II* dagegen grauschwarz. Wodurch die Verschiedenheit in der Färbung bedingt ist, habe ich nicht ermitteln können.

Die Innenfläche des Magens lässt Streifungen etc. nicht erkennen. Der ca. 33 cm lange Darm schlägt sich nach seinem Heraustreten aus dem Magenblindsack sofort wieder auf die dorsale Fläche des Magens, läuft nun, den Magenspiralen folgend, bis zum Schlundkopfe nach vorn und bildet hier eine Schleife von der Form einer lang gestreckten 8. Der eine Schenkel dieser Schleife bedeckt zum Theil den Schlund (siehe Fig. 29) und wird selbst von beiden Speicheldrüsen dorsoventral umschlossen. Der jetzt wieder nach hinten verlaufende Darm legt sich an die ersten Darmschlingen an, bildet am hintern Körperende eine zum Theil durch die Leberdrüse bedeckte Schleife und läuft noch einmal nach vorn; dort geht er in den Mastdarm (Fig. 29a *rect*) über, der durch das Diaphragma in die Mantelhöhle tritt und an der rechten Körperseite in der Renoanalrinne sich öffnet.

Das überall gleich weite Darmrohr lässt eine Gliederung in einzelne Abschnitte nicht erkennen. Auf der Innenfläche erscheint eine feine, ringförmige Streifenbildung, im letzten Darmabschnitte vor dem Rectum treten fein beginnende und allmählich sich erhöhende Längsstreifen auf. Im Rectum, das durch seine plötzliche geringere Weite und stärkere Wand sich deutlich absetzt, erheben sich diese Falten derartig, dass der Querschnitt des Rectums sternförmig erscheint. Die Querfalten sind mit einem hohen Epithel bedeckt, dessen Kerne basalständig sind und das eine dichte Wimperung trägt. Diese Wimperung wird allmählich flacher bis zu der Stelle, wo das Rectum in die Körperhaut eintritt, dort hört sie vollständig auf.

Die von PFEIFFER zuerst bei *Triboniophorus* beschriebenen Rectaldrüsen sind bei *Aneitea* ebenfalls in der Wandung des an die Haut sich anlehenden oder in dieselbe eindringenden Theils des Enddarms eingebettet, derart, dass sie einen zwischen Sphincter und Epithelrohr gelegenen Raum ausfüllen (Fig. 15 *dr*). Es sind unregelmässige, mit einer deutlichen Membran umgebene, lebhaft sich färbende Zellen, deren centrale oder wandständige Kerne zahlreiche tiefblau gefärbte Körnchen erkennen lassen und deren Plasma ein unregelmässiges, schwamm-

artiges Netzwerk hellerer Fasern bildet. Die Drüsen sind einzellig und verschieden gross; nahe dem Endstück des Mastdarms treten grössere, blasenförmige Zellen auf und münden in das Lumen des Rectums mit einem flaschenförmigen Fortsatz, der sich zwischen die Epithelzellen des Darms hindurchschiebt. Das Secret der Drüsenzellen, die sich in das Darmlumen öffnen oder kurz vor diesem Stadium stehen, stellt sich als ein von tiefblau gefärbtem Netzwerk zusammengesetzter Ballen von wahrscheinlich schleimiger Consistenz dar, der, wie PFEIFFER auch annimmt, aller Wahrscheinlichkeit nach der leichtern Passage der Darmingesta förderlich sein soll.

Der Kiefer von *Aneitella virgata* (Fig. 33) ist an seinem leicht gebogenen vordern Rande völlig glatt. PLATE zeichnet für *Aneitella berghi* einen, wenn auch kleinen, Zahn, der aus der Mitte des Vorderandes hervorspringt. Dieser Zahn fehlt bei *Aneitella virgata*; im Uebrigen ist die Bildung des blattartigen Fortsatzes bei beiden ziemlich gleich. Die Radulazähne gleichen bis auf den Rhachiszahn denen von *Aneitella berghi* fast vollkommen (Fig. 34). Es sind ziemlich lang gestreckte Platten mit 5 deutlichen Spitzen, von denen die mediane die grösste, die äussere die nächst grösste ist. Die 3 mittlern Spitzen sind unbedeutend. Hinter dem Zahne sieht man eine hintere Basalplatte auf die Radulamembran sich herabsenken. Gegen *Aneitella berghi* ist nur in so fern ein Unterschied vorhanden, als die 3 mittlern Spitzen dort noch in ziemlicher Länge entwickelt sind, während sie bei *Aneitella virgata* in der Entwicklung sehr zurückbleiben. Anders verhält sich jedoch der Mittelzahn. PLATE hat nachweisen können, dass der Mittelzahn von *Aneitella berghi* durch Verschmelzung der beiden innersten Seitenzähne entsteht; conform dieser Bildung zeigt der Rhachiszahn 2 hintere Basalplatten und, da vom linken Zahn einige Spitzen degeneriren, 7 Spitzen. Ein ähnliches Verhältniss bei *Aneitella virgata* zu finden, ist mir nicht gelungen. Der Mittelzahn ist auch hier deutlich ausgebildet, wenn er auch in der Entwicklung gegen die Seitenzähne zurücksteht, aber er hat nur eine hintere Basalplatte und ebenso viel Spitzen — 5 — wie die Seitenzähne. Von ihnen ist die mittelste die grösste; im Grossen und Ganzen sind die Spitzen nur schwach entwickelt. Aehnlich wie bei *Aneitea* haben sich auch bei *Aneitella virgata* Anomalien in der Spitzenbildung nachweisen lassen. Die Seitenzähne (Fig. 34 s<sub>2</sub>) sind mitunter nur mit 4 Spitzen versehen, es fehlt dann eine von den mittlern, kleinern Spitzen. Nach der Mitte jeder Seite der Radulaplatte werden die Zähne kräftiger und sind die Spitzen stärker entwickelt; am Rande tritt, ebenso wie

bei *Aneitea*, eine Degeneration der Zahngebilde bis zu einem einfachen Stabe ein.

Der Pharynx ist bedeutend breiter als lang (Fig. 26 *phar*), so dass die kegelförmige Gestalt des *Aneitea*-Schlundkopfs hier nicht in demselben Grade in die Erscheinung tritt; am besten markirt sich die Kegelform bei der Betrachtung des Schlundkopfs von unten und hinten (Fig. 35). Die ventrale Seite (Fig. 35 *ventr.f*) ist stark abgeflacht und läuft nach vorn ziemlich spitz zu; die Länge beträgt  $2\frac{1}{2}$ , die Breite 5 mm, bei 4 mm Höhe. Am hintern Ende der untern Fläche ist deutlich die spiralgige Einrollung der Radula an den beiden Rändern der Radulapapille (Fig. 35 *pap*) zu erkennen; sie wird von oben durch den darüber liegenden Schlund (*oes*) verdeckt. Dieser (Fig. 26 *oes*) entspringt in der Mitte der obern Seite des Schlundkopfs im letzten Drittel; an seiner Ursprungsstelle treten die beiden Ausgänge der Speicheldrüsen (*d.sal*) durch das Dach des Schlundkopfs hindurch in die Mundhöhle hinein. Von den dazu gehörigen Speicheldrüsen (*sal*) liegt die rechte hart am rechten Körperende auf der Zwitterdrüse unmittelbar unter der Rückenhaut; die linke ist in eine Lücke zwischen dem Schlundkopfe, Schlunde und dem Anfangstheile des Magens eingebettet.

Der Verlauf des Darmcanals ist folgender: Der lang gestreckte, ziemlich weite Magen läuft in einer Spiraltour bis an den Anfang der Hinterleber. Er verengt sich ohne Bildung eines Divertikels, ebenso wie bei *Aneitella berghi*, zum Darmrohr; dieses windet sich wieder nach vorn und bildet, am Anfangstheil des Magens angekommen, eine grosse Uförmige Schlinge, die von der linken Seitenwand hervortritt und, bis über die Mittellinie hinaus nach rechts reichend, der Rückenhaut anliegt. In einer dritten Spiraltour wendet sich der Darm, den vorigen Touren sich anlegend, wieder nach hinten und bildet, allseitig vom Gewebe der Vorderleber bedeckt, eine zweite U-Schlinge, deren Schenkel nunmehr in einer Spiraltour nach vorn in den Enddarm übergeht. Dieser liegt dorsal, verläuft zwischen und zum Theil unter der ersten Uförmigen Darmschleife und der zweiten Spiraltour des Magens von links nach rechts und tritt in die Mantelhöhle ein, wo er hinter der Athemöffnung die Haut durchbohrt (Fig. 9 *rect*). Die einzelnen Spiralen sind durch verschiedene Linien in Fig. 26 eingezeichnet derart, dass die erste am Vorderende anfangende Tour mit Strichen ----, die zweite mit Strich und Punkt -----, die dritte mit Strich und 2 Punkten -----, die vierte endlich mit Punkten .... bezeichnet ist.

Die Leberdrüsen (Fig. 26 *hep*) theilen sich in eine Vorder- und Hinterleber (*hep. ant* und *hep. post*), die durch eine Darmschlinge von einander getrennt sind. Ihre Farbe ist ein gleichmässiges helles Gelblichweiss; ihre Zusammensetzung aus einzelnen Drüsenläppchen entspricht der der *Aneitea*-Leber. Die beiden Leberausführungsgänge münden in die Darmschlinge, welche die beiden Lebern trennt, in gleicher Höhe, eine in der vordern, die andere in der hintern Wand, ein (Fig. 26 *d. hep*); die Anordnung deckt sich demnach mit der von *Aneitella berghi* völlig.

### Nervensystem.

Ueber den Bau des Nervensystems von *Aneitea* liegen Untersuchungen bisher nicht vor. Dagegen hat PLATE für *Aneitella berghi* eine Beschreibung der Ganglien und der daraus entspringenden Nerven gegeben, aus der zu entnehmen ist, dass die beiden Gehirnganglien je einen lappenförmigen Fortsatz tragen und dass 3 Visceralcentren vorhanden sind. PLATE hat von jedem Gehirnganglion 4 Nerven verfolgen können, ferner 4 der Visceralkette und 6 jedem Pedalganglion entspringende gefunden.

Die beiden Cerebralganglien von *Aneitea* sind flache, scheibenförmige, im Ganzen rundliche Gebilde, die auf der vordern, dem Oesophagus anliegenden Seite glatt und auf der Rückseite leicht buckelförmig gewölbt sind. Sie besitzen, wie dies PLATE schon für *Janella schauinslandi* und *Aneitella berghi* angegeben hat, einen nach vorn und aussen zeigenden lappenförmigen Vorsprung. Die Commissur bedeckt den Schlund von oben, sie ist schmal, aber ziemlich lang. Von den Gehirnganglien gehen folgende Nerven ab:

1) Das Buccalnervensystem. Es besteht aus 2 kleinen, runden Ganglien, die auf dem Schlundkopfe dicht unter der Ursprungsstelle des Schlundrohrs liegen. Sie sind durch eine Quercommissur mit einander verbunden. Von ihnen strahlen mehrere feine Nervenäste aus, die sich in der Wand des Schlundkopfs verbreiten. Mit dem Cerebralganglion jeder Seite verbindet sie ein Nerv, der, seitlich vom Buccalganglion ausgehend, Anfangs durch lockeres Bindegewebe an den Speichelgang jeder Seite geheftet ist und an dem medialen Rande der vordern Fläche jedes Gehirnganglions endet.

2) Vom rechten Cerebralganglion ein Nerv für die Genitalorgane. Er entspringt an dem obern, dem Rücken zugewendeten Rande des Ganglions, läuft nach aussen an den Oviduct, in dessen Wand er

seine Zweige entsendet, und folgt mit seiner Hauptmasse dem Vas deferens, mit dem er in den Penis hineintritt.

3) Der grosse Fühlernerv. Er ist der an Masse bedeutendste Nerv, der das Gehirnganglion verlässt, und entspringt am äussern Rande jedes Ganglions. Auf der linken Seite läuft er um die Basis des Schlundkopfs herum nach vorn und versorgt den Fühler mit seinen Verzweigungen; der rechte Tentakelnerv kreuzt sich mit dem Genitalnerv, geht aussen um den Grund des Penis herum und innerviert den andern Fühler. An jedem Fühler inseriren sich Retractoren, die, neben einander liegend, von hinten und aussen an ihn herantreten. Von diesen Retractoren (Fig. 36 *retr*) ist einer der vordere (*retr. ant*); er geht vom Tentakel als breiter, bandartiger Muskel nach vorn, um der dorsalen Haut des Kopfes sich anzuheften. Von den 3 andern, nach rückwärts verlaufenden Retractoren (*retr. post*) geht der oberste am meisten nach aussen und heftet sich an der Seitenfläche der Haut an; die beiden andern verlaufen gemeinschaftlich und enden am Grunde des Schlundkopfs.

4) Auf jeder Seite entspringt ein Nerv, der, ziemlich kräftig, mit einem schwächern zusammen direct nach vorn läuft. Er verlässt diesen schwächern etwa in der Mitte des Schlundkopfs und senkt sich sofort in die Haut ein; der schwächere Nerv geht weiter nach vorn, an der innern Seite des Fühlers vorbei und innerviert wahrscheinlich die Lippen und die Umgebung des Mundes.

Unter der Gehirngangliencommissur, bedeckt vom Schlundrohre und flankirt von beiden Seiten durch die Gehirnganglien, liegt die Visceral-kette, welche wir ihres einheitlichen Aussehens willen als Visceralganglion bezeichnen wollen. Es bedeckt nach unten zum Theil die Pedalganglien; zwischen ihm und diesen befindet sich ein Spalt, durch den die Aorta anterior nach vorn tritt, um sich am Boden des Schlundkopfs zu verzweigen. Von der hintern Fläche erscheint das Visceralganglion als ein grösserer Knoten, über den in der Mitte eine Furche verläuft und der am linken untern Rande ein kleines dreiseitiges Ganglion als Anhang trägt, das zwischen Pedal- und Cerebralganglion eingekleilt erscheint. Kippt man jedoch die Ganglienmasse auf, so sieht man auf der vordern, dem Schlundkopfe zugekehrten Fläche deutlich, wie die 3 einzelnen Ganglienknotten das Visceralganglion zusammensetzen; das rechte grössere Stück besteht aus zwei Theilen, die an der Vorderfläche deutlich getrennt, an der Hinterfläche mit einander verschmolzen sind und als Rest der frühern Trennung die vorher erwähnte Furche zeigen. Die einzelnen Ganglienzellen sind

ferner im Visceralganglion so gross, dass sie unter starker Lupenvergrösserung zu sehen sind; die Oberfläche erscheint dadurch wie gefeldert.

Von der hintern Fläche des Visceralganglions, nahe der Durchbruchsstelle der Aorta, gehen 2 Nerven ab, die gemeinsam entspringen. No. 1 verläuft an der Aorta entlang nach hinten, er folgt der Aorta posterior auf ihrem Verlaufe bis zur Spitze des aus den Leberdrüsen bestehenden Hinterendes und giebt überall Gefässe an den Darmtractus und die Leberdrüsen ab. No. 2 ist etwas stärker als No. 1 und begleitet mit No. 1 zusammen die Arterie bis zu der Stelle, wo diese das grosse Gefäss für die Genitalorgane abgiebt. Hier trennt sich der Nerv von dem Visceralnerven 1 und der Aorta und schlägt sich auf die rechte Seite hinüber. Bei der Präparation des Mantelstücks ist er an dieser Stelle abgetrennt worden; auf seinem weitem Verlaufe tritt er an die ventrale Fläche des Diaphragmas von rechts heran, läuft auf ihm nach der Mediane zu bis etwa in die Mitte der Lunge, durchbohrt es dort und verzweigt sich im Athmungsorgan. Ferner entspringt von der hintern Fläche, aber vom linken kleinen Ganglionknoten an der Grenze zwischen Visceral- und Cerebralganglion ein Nerv 3, der auf der rechten Seite nach hinten verläuft. Er ist ebenfalls wie der vorige bei der Präparation des Mantelstücks abgetrennt worden; über seinen weitem Verlaufe ist schon bei der Beschreibung des Situs der Pallialorgane gesagt worden, dass er auf dem Diaphragma bis in die Höhe der Niere entlang läuft, es dann durchbohrt und in die Niere eintritt.

Unter den bisher genannten Ganglien und von diesen verdeckt liegen die Pedalganglien, 2 Ganglienknoten, die durch den vorher erwähnten Spalt von dem Visceralganglion getrennt sind. Von ihnen aus gehen ausser einer Anzahl kleinerer Nerven, die sich in die Haut der Sohle verbreiten und die von wechselnder Dicke sind, 2 grosse, starke Nerven hervor. Sie liegen auf der Sohle nahe dem äussern Rande, verlaufen nach hinten und geben zahlreiche Aestchen an die Sohle und die untern Seitenränder der Haut ab.

Bei der Beschreibung des Situs der Pallialorgane ist eines Nerven Erwähnung gethan worden, der zusammen mit einer Arterie an den Enddarm herantritt und mit ihm durch das Diaphragma in die Mantelhöhle tritt. Es ist nicht gelungen, den Zusammenhang mit dem Nerven, von dem er bei der Präparation abgetrennt worden ist, wieder herzustellen. Ein 4. Visceralnerv ist er jeden Falls nicht; von der Oberfläche des Visceralganglions entspringen deutlich nur 3 Nerven,

deren Verlauf gefunden und beschrieben worden ist. Er gehört indess jeden Falls zum Visceralnervensystem; vielleicht ist er von einem der beiden in das Diaphragma eintretenden Nerven 1 oder 3 abgezweigt worden.

Die einzelnen Ganglienmassen stehen durch Commissuren unter einander in Verbindung. Ausser den schon erwähnten Cerebral- und Buccalcommissuren ist also noch eine cerebroviscerale, eine visceropedale und eine Pedalcommissur vorhanden; letztere verbindet ventral die beiden Pedalganglien und bildet den Boden des Spalts, durch welchen die Aorta anterior an die Unterfläche des Schlundkopfs tritt.

### Zusammenstellung der Untersuchungsergebnisse.

Mit der hier in Kürze wiederholten Charakteristik der von mir untersuchten beiden Exemplare der Gattung *Aneitea* möchte ich mir den Versuch gestatten, die Gattungsdiagnose *Aneitea* zu begründen. Ich schicke die Charakteristik dieser Art sowie die der *Aneitella virgata* voraus.

*Aneitea gräffei*. Die beiden Exemplare gehören zu den zweitentakligen Landschnecken und stammen von den Neuhebriden, Inseln des australischen Archipels. Am Kopf sind 2 ein Kopfschild umfassende Kopffurchen vorhanden, denen auf der rechten Seite ein Manteldreieck folgt; die Haut des hintern Körperabschnitts durchziehen eine mediane Rückenfurche sowie schräg davon ausgehende Seitenfurchen. Die Genitalöffnung liegt in der rechten Kopffurche, unmittelbar am Grunde des rechten Fühlers oder dicht dabei. In der rechten Mantelecke münden in eine Renoanalrinne der Anus und der Athemgang mit der äussern Nierenöffnung. Ein Hyponotum fehlt; die Tentakel tragen Augen, sind einstülpbar und werden durch 4 Retractoren, 1 vordern und 3 hintere, bewegt. Der Körper ist lang gestreckt und läuft in eine Spitze aus. Die Farbe der conservirten Thiere ist ein gleichmässiges helles Grau.

Die Pallialorgane: Lunge, Niere, Herz, Schalenkammer und das Sinnesorgan sind durch ein Diaphragma von der übrigen Leibeshöhle getrennt.

Die Lunge liegt auf der rechten Seite und ist eine Büschellunge; um eine von Muskelzügen gebildete Mantelhöhle legt sich ein aus Divertikeln und Athemröhrchen bestehendes, nach allen Seiten verzweigtes Röhrensystem an, das unmittelbar von dem Blut eines grossen dorsalen Sinus umspült wird und den Gasaustausch zwischen

den Athembäumchen und dem Blute vermittelt. Der Athemgang führt aus der Mantelhöhle schräg nach hinten und oben in das Athemloch; in ihn mündet der Ureter ein.

Die linksseitig gelegene Niere ist ein compactes, sichelförmiges Organ. Die innere Nierenöffnung führt aus der central gelegenen Harnkammer durch einen mit einem Schliessmuskel umgebenen Ausführungsgang in den Ureter, ferner ist eine Verbindung der Niere mit dem Herzbeutel im Renopericardialgang vorhanden. Der Ureter bildet ein System von Schlingen, die theils ventral auf dem Diaphragma, theils dorsal unter der Rückenhaut von links nach rechts und zurück verlaufen und mit einem langen, ziemlich in der Mittellinie des Körpers nach vorn gehenden Endstück in den Athemgang einmünden. Das System besteht aus 3 Schlingen und wird complicirt durch die Bildung zweier grosser Divertikel, die den Ureterschlingen an Ausbildung gleich, sich zwischen diese hineinschieben. Das Ureterepithel trägt stellenweise Calottenzellen und ist durchweg aus Sternzellen zusammengesetzt.

Die Schalenkammer ist einheitlich. Sie erstreckt sich, etwas rechts von der Mittellinie direct unter der Rückenhaut gelagert, in ca. 5 mm Länge als lang ovales, sich vorn und hinten verschmälerndes Gebilde und wird zum grössten Theil von den Mantelorganen an der ventralen Seite bedeckt. Ihr Inhalt besteht aus einem grössern vordern und mehreren, 3—4, hintern, kleinen Kalkstückchen, die einen scholligen Aufbau zeigen.

Ein Sinnesorgan ist innerhalb des Diaphragmas am hintern Ende der Niere gelegen. Es besteht aus einer Sinnesplatte, die einem weitmaschigen Gewebe aufsitzt.

Das Genitalsystem besteht aus einer Zwitterdrüse, deren langer, geschlängelter Ausführungsgang — Zwittergang — in den Oviduct mündet. Unmittelbar darauf — in 1 mm Entfernung — verlässt den Oviduct das Vas deferens; der Spermooviduct ist also sehr kurz. Der Oviduct ist ein flach cylindrisches Rohr von ca. 4 cm Länge mit 2 Bogen und einem fast rechtwinkligen Knick in seinem Verlauf. Am Anfangstheil neben dem Zwittergang nimmt er den Ausführungsgang einer Eiweissdrüse, in den zweiten Bogen den einer flaschenförmigen Drüse auf. Ferner mündet in ihn der Stiel eines ziemlich grossen Receptaculum seminis. Kurz vor der Geschlechtsöffnung vereinigt sich der Oviduct mit dem Penis; ein Vestibulum fehlt. Das Vas deferens entspringt gleich hinter der Einmündung des Zwittergangs aus dem Oviduct, verläuft an der medianen Seite desselben, umgeben von der

compacten Prostata bis an die Stelle, wo Oviduct und Penis zusammenstossen, kreuzt dort den Oviduct von innen nach aussen, läuft am Penis hinauf und geht an dessen Spitze in ihn über. Der Penis ist ein gewundener Schlauch, dessen in einander gewickelte Lagen eine ziemlich feste, bindegewebige Haut umgiebt; das Endstück ist durch einen Retractor an der linken Körperseite in der Höhe der Niere befestigt.

Am Eingange in den Verdauungstractus findet sich ein horniger Kiefer mit einem deutlichen Zahnfortsatz am vordern Rande sowie eine einem Polster aus Muskelbündeln aufliegende Radula. Der Rhachiszahn ist kleiner als die Seitenzähne, etwas rückgebildet, aber nicht rudimentär, er trägt in der Regel 3 Spitzen und steht ausser der Reihe. Die Seitenzähne sind meist vierspitzig und werden am Rande rudimentär. Die Radula ist nach hinten zu jederseits in eine Papille spiralg aufgerollt. Der Schlund tritt, begleitet von 2 Speichergängen, unter der Cerebralcommissur hindurch und mündet in den Magen, dessen Anfangstheil die beiden Speicheldrüsen, grossflockige, aus einzelnen Drüsenläppchen locker zusammengesetzte Gebilde, bedecken. Der Magen lässt eine Gliederung nicht erkennen, er geht spiralg um seine Axe gedreht, bis ans Hinterende, bildet dort einen Blindsack und geht in den Darm über, der wieder in Spiralwindungen von hinten nach vorn, noch einmal nach hinten und wieder nach vorn verläuft; in der Höhe des Magenanfangs endet er mit einem derbwandigen Rectum. In den Blindsack münden 3 Lebergänge, die ebenso vielen Leberdrüsen entsprechen.

Das Nervensystem besteht aus 2 Cerebralganglien, die unter sich durch die Cerebralcommissur sowie mit den beiden auf dem Schlundkopfe liegenden Buccalganglien durch eine Commissur verbunden sind. Sie entsenden an jeder Seite 3 Nerven für die Haut der Lippen und des Kopfes und die Fühler; rechts noch einen unpaarigen Nerv für die Geschlechtsorgane. Unter den Cerebralganglien, mit diesen durch eine Commissur verbunden, liegen 3 Visceralganglien; sie entsenden 3 Nerven für den Digestionsapparat, die Geschlechtsorgane, die Lunge und die Niere. Mit ihnen und unter sich ebenfalls durch Commissuren verbunden, sind noch 2 Pedalganglien vorhanden, die ausser kleinern Aesten für die Haut der Sohle und der Seitenwand je einen sehr starken Sohlenerv abgeben.

*Aneitella virgata.* Der flache Körper ist vorn abgerundet und läuft hinten in eine stumpfe Spitze aus. An den Seitenrändern

befindet sich ein 2 mm breiter, unregelmässig gezackter Saum. Die Farbe ist ein stumpfes Gelblichweiss, über den Rücken verlaufen 5 dunkel gefärbte Streifen. Die Haut ist glatt. Kopfschild und Manteldreieck fehlt. An der rechten Seite findet sich eine Furche in Halbbogenform mit 3 Quereinschnitten, die bis zum rechten Tentakel führt; in sie münden von vorn nach hinten: der Harnleiter, der Athemgang und das Rectum. Die beiden Tentakel sind einstülpter und tragen an den vordern, etwas kolbig aufgetriebenen Rändern die Augen.

Die Mantelhöhlenorgane: Lunge, Herz, Niere, die Schalenkammerbläschen zum Theil und das Sinnesorgan sind durch ein Diaphragma von der Leibeshöhle geschieden.

Die Lunge ist eine Büschelung. Sie liegt auf der rechten Seite; aus der von Muskelzügen umgebenen Mantelhöhle dringt der Athemgang nach oben und aussen durch die Haut.

Die auf der linken Seite gelegene Niere ist ein halbmondförmiges Gebilde; aus der centralen Harnkammer führt ein mit kräftiger Muscularumgebener Gang in den Anfangstheil des Ureters. Ein Renopericardialgang ist vorhanden. Der Ureter besteht aus mehreren Schleifen, die — die Ureteren — in Dreieckform von hinten und links nach vorn und von dort nach hinten und rechts oder — die Divertikel — von links nach rechts verlaufen. Es sind 3 Ureter und 2 grosse Divertikelschlingen vorhanden. Der Harnleiter öffnet sich in der rechts gelegenen Hautfurche — der Renoanalrinne — für sich, von dem dahinter liegenden Athemgange getrennt.

Statt einer einheitlichen Schalenkammer liegen an der Grenze des ersten und zweiten Körperdrittels etwa 12 grössere und kleinere Schalenkammerbläschen, die Kalkconcremente enthalten. Ein grösseres, ovales Bläschen liegt an der vordern Wand des Rectums. Am hintern Ende des Mantelstücks, neben und hinter der Lunge, sind weitere 8 grössere und kleinere Schalenkammerbläschen vorhanden; eine Verbindung dieser Gruppe mit der vorn gelegenen fehlt.

Das Sinnesorgan liegt am hintern Ende des Diaphragmas. Die Sinnesplatte beginnt mit 2 Schenkeln, die sich zu einem Hügel mit pilzförmigem Durchschnitt vereinigen.

Das Genitalsystem, so weit es hat untersucht werden können, besteht aus einer Zwitterdrüse, dem Oviduct, einem kurz gestielten Receptaculum seminis, einer eigenthümlichen, grossen Anhangsdrüse, die mit dem Receptaculum zusammen mündet, dem Vas deferens und dem Penis. Ueber den Spermoviduct, den grössten Theil des Oviducts, die Prostata und den Zwittergang war genaue Aufklärung nicht zu

erhalten. Die Anhangsdrüse zeigt zahlreiche Krümmungen, die als helle Streifen durch das Gewebe hindurchscheinen. Penis und Oviduct vereinigen sich zu einem langen Vestibulum, der Penis besteht aus einer äussern, dünnen, bindegewebigen und einer innern, dicken, muskulösen Scheide und ist durch den Retractor penis an die linke Körperwand am Ende der Niere angeheftet.

Der Kiefer im Dache der Mundhöhle hat einen glatten vordern Rand. Die Zähne der Radula, deren hinteres Ende jederseits spiralig zu einer Papille aufgerollt ist, stehen auf einer hintern Basalplatte, sie haben 5 Spitzen, von denen die mittlere die grösste, die äussere die nächst grösste ist. Der Mittelzahn hat ebenfalls nur eine hintere Basalplatte; er ist deutlich ausgebildet und mit 5 schwach entwickelten Spitzen versehen, von denen die mittlere die grösste ist. Anomalie in der Zahnbildung kommt vor. Schlundkopf, Schlund, Speicheldrüsen, Magen und Darmcanal weichen in nichts von dem bei *Aneitea* beschriebenen Bau ab; es fehlt nur der Blindsack am hintern Mageneinde. Die Leber setzt sich aus 2 grössern Drüsenhaufen zusammen; die beiden Ausführungsgänge münden einander gegenüber in den Anfangstheil des Darms.

Ich habe die Ergebnisse der Untersuchung meiner *Aneitea* und *Aneitella* in der folgenden Tabelle (S. 751—755) den bei den übrigen *Aneitea*- und *Aneitella*-Arten bekannten Verhältnissen gegenüber gestellt.

In Anlehnung an PLATE'S „Allgemeine Charakteristik der Janelliden“ sowie seines „Versuchs einer Revision der Systematik“ will ich in Folgendem den augenblicklichen Stand der Kenntnisse über die Familie der Janelliden in eine kurze Diagnose zusammenzufassen mich bemühen.

*Janellidae*. Landbewohnende Nacktschnecken von Australien, Neuseeland und Polynesien. 2 Fühler, die durch mehrere Retractoren eingestülpt werden können, tragen am Endknopfe die Augen. Ein dreieckiges, spitz auslaufendes Kopfschild ist vorhanden oder kann auch nur angedeutet sein. Genitalöffnung gleich hinter dem rechten Fühler. Athemloch auf dem Rücken, stets rechts von der Mittellinie; es führt in eine kleine, von einer Muskelschicht umgebene Mantelhöhle, welche mit den Divertikeln einer Büschelung communicirt. Das Athemloch liegt auf einem dreieckigen, von 3 Furchen begrenzten Mantel; die Mantelfurchen können auch undeutlich sein oder fehlen. In den Athemgang mündet die Nierenöffnung, oder beide münden getrennt; die beiden Oeffnungen können mit der Afteröffnung in einer Renoanalrinne angeordnet sein. Die Pallialorgane: Lunge, Herz, Niere, Schalenkammer

Arten der Gattung <i>Ancitea</i>		Arten der Gattung <i>Anciteella</i>	
<i>macdonaldi</i>	<i>hirudo</i>	<i>gräffei</i> (Neuhebriden)	<i>berghii</i>
<p>2 Tentakel. Mantel und Kopfschild, mediane Rückenfurche, Seitenfurchen. Haut mit warzenartigen Erhöhungen. Fahlgelbbraun, mit röthlichbraunen oder schwarzen Flecken auf dem Rücken</p>	<p>2 Tentakel. Lang ovale Form. Mantel- und Kopfschild, mediane Rücken- und Seitenfurchen. Gelblich, mit grossen, runden, schwärzlichen Flecken, der Mantel einfarbig</p>	<p>2 Tentakel. Mantel und Kopfschild, mediane Rückenfurche, ca. 20 Seitenfurchen, Renoanalrinne, Farbe von Milchweiss bis Lichtbraun oder Lichtgelb, purrothes Band an der Spitze des Schildes und der hinteren Hälfte des Fusses</p>	<p>2 Tentakel. 2 Kopffurchen, die sich nicht vereinigen. Mantel von 2 rechten Furchen begrenzt. Renoanalrinne. Farbe schmutzig hellgelb, über den Rücken verlaufen 5 Längsstreifen von schmutzig hellbrauner Farbe</p>
<p>Habitus</p>	<p>2 Tentakel. Nach EDCAR A. SMITH: (Schwache Anzeichen einer centralen und mehrerer lateraler Furchen. Von der Athemöffnung läuft eine enge Furche schief nach vorn zur Rückenmitte; sie theilt sich dort in zwei Äste, die Augenstakel jeder Seite vorbet.) Eine rechte Kopffurche läuft vom Mantel bis zum Grunde des rechten Fühlers. Den Mantel begrenzt rechts eine Furche in Halbboogenform (Renoanalrinne). Farbe stumpfes Gelb (röthlichgelb SMITH) mit 5 unregelmässigen, dunklen Streifen über dem Rücken</p>	<p>2 Tentakel. Mantel und Kopfschild, mediane Rückenfurche, ca. 20 Seitenfurchen, Renoanalrinne, Farbe von Milchweiss bis Lichtbraun oder Lichtgelb, purrothes Band an der Spitze des Schildes und der hinteren Hälfte des Fusses</p>	<p>23 mm (27 mm SMITH)</p>
<p>Länge</p>	<p>6,4 cm</p>	<p>4,8—8,7 cm</p>	<p>34 mm</p>

	Arten der Gattung <i>Aneitea</i>		Arten der Gattung <i>Aneiteila</i>	
	<i>macdonaldi</i>	<i>hirudo</i>	<i>griffiei</i> (Brisbane, HEDLEY)	<i>griffiei</i> (Neue Hebriden)
Fundort	Aneiteum-Insel (Neuhebriden)	Neucaledonien	Brisbane (HEDLEY) Woollongong (N.-S.-Wales, HUMBERT) Port Hacking und der Currajong (Dr. Cox)	Neuhebriden
Lunge	kleine Mantelhöhle mit Alveolen tragenden Wänden, kleine, netzförmige Oeffnungen führen aus der Athemhöhle ins Pericard	?	grosse Athemöffnung	Büschelunge, die in den grossen dorsalen Sinus hineinragt taucht
Niere	Hinter dem Herzen, quer über die Eingeweide von links nach rechts verlaufendes Organ, mit Muskelfasern, die eine Comprimierung desselben ermöglichen	?	?	einheitlicher Nierenkörper mit Harnkammer und Trabeckelwerk
Ureter	?	?	?	aus 4 quer und 1 nach vorn laufenden Schlinge bestehend (2 davon stellen grosse Divertikel dar)
äußere Nierenöffnung	in den Athemgang	?	in den Athemgang (SIMROTH)	in den Athemgang
				in den Athemgang
				unmittelbar vor dem Athemgang.
				virgata
				(Wild Island, SMITH) Admiralitäts-Inseln
				wie vorher
				wie vorher, Nierenkörper lang oval, sichelförmig gebogen
				4 Querschlingen, 1 nach vorn verlaufende; 2 Querschlingen sind grosse Divertikel

innere Nierenöffnung	?	?	?	am dorsoventral gestellten Vorderrand der Niere	am Vorderrand der Niere	am vordern Nierenrand
Renopericardialgang	?	?	?	vorhanden	vorhanden	vorhanden
Schalenkammer u. Kalkschale	ein schildförmiges Kalkstückchen mit abgerundeten Rändern	ein nierenförmiges Kalkstückchen	ca. 12 dicht zusammenliegende, abgerundete Kalkstücke von unbestimmtem Umfang, das vordere ist das bei weitem grösste	vorhanden	2 Reihen kleiner Schalenebläschen, nicht mit einander verbunden, die mit kleinern und grössern (bis 2 mm) Kalkstückchen bis zu $\frac{3}{4}$ mm Grösse enthalten	2 Gruppen Schalenebläschen, nicht mit einander verbunden, mit kleinern und grössern (bis 2 mm) Kalkstückchen. (8 kleine Kalkstückchen, das grösste $1\frac{2}{3}$ mm in der Mitte des Rückens, wenig vor der Athemöffnung, SMITH)
Sinnesorgan	?	?	?	vorhanden	vorhanden	vorhanden
Herz und Gefässe	vorhanden	?	?	dünnhäutiges Atrium und muskulöser Ventrikel, umgeben von einem Pericard; Aorta theilt sich sofort nach der Durchbrechung des Diaphragmas in einen vordern und hintern Ast	Atrium und Ventrikel, umgeben vom Pericard. Atrium öffnet sich mit breiter Oeffnung in den dorsalen Sinus; aus dem Ventrikel tritt eine Aorta heraus	wie vorher

		Arten der Gattung <i>Anotia</i>			Arten der Gattung <i>Aneitella</i>		
		<i>macdonaldi</i>	<i>hirudo</i>	<i>gräffei</i> (Brisbane, HEDLEY)	<i>gräffei</i> (Neuhebriden)	<i>berghei</i>	<i>virgata</i>
Eiweissdrüse			vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden
flaschenförmige Drüse	vorhanden, doch unter andern Zeichnungen: Hoden, Ovarium aufgeführt	vorhanden	vorhanden	?	vorhanden (sehr kurz)	sehr kleiner Anhang	? (grosse Anhangsdrüse, die mit dem Recept. seminis zusammen in den Oviduct mündet
Spermoviv. duct		vorhanden (sehr kurz)	?	?	sehr kurz, 1 mm	fehlt	?
Prostata		vorhanden	vorhanden	vorhanden	compact	vorhanden in Form drüsiger Divertikel	?
Samenblase	?	?	?	?	nicht vorhanden	vorhanden	?
Receptaculum seminis	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden, gestielt	vorhanden	vorhanden
Musculus retractor penis	vorhanden	vorhanden	vorhanden	vorhanden	linker Rand der Rückenhaut in der Höhe der Niere ist die Insertionsstelle	vorhanden, Anheftung an die Mediane der Rückenhaut, etwas hinter den Pallialorganen	vorhanden, Anheftung an den linken Rand der Rückenhaut in der Höhe der Niere
Kiefer	viereckiger, horniger Kiefer mit unterm scharfen Schneidrand	vorhanden mit viereckiger Platte, Rand meist glatt	kleiner Mittelzahnfortsatz, nach unten halbmondförmige, nach innen sich umbiegende Hörner	mit deutlichem Zahnfortsatz am vordern Rande und blattartigem Fortsatz an der untern Kieferfläche	der gerade, vordere Rand trägt einen niedrigen, stumpfen Zahnfortsatz, die Unterfläche einen blattartigen Fortsatz	vorhanden mit glattem, vordern Rand und unterm, blattartigem Fortsatz (Kiefer mit kleinem dreiseitigem Vorsprung am concavenschnneiderand, SMITH)	

Rhachiszahn	rudimentär, vorn zweispitzig, nach hinten in eine feine Spitze auslaufend	rudimentär	?	nicht rudimentär, nur kleiner als die Seitenzähne, 3 Spitzen, von denen die mittlere die grösste, Basalplatte fast quadratisch	aus der Verschmelzung zweier Seitenzähne entstanden, vorn und hinten 2 Basalplatten, 7 Spitzen, Bau etwas asymmetrisch	eine hintere Basalplatte; nicht rudimentär; 5 Spitzen
Seitenzähne	Basalplatten etwa quadratisch, mit concavem äussern und hintern inneren convexem innern und vordern Rand. Zahn einfach, kegelförmig, etwas nach innen gebogen, mit kleinem, eckigem Fortsatz an jeder Seite der Basis	dreispitzig, die erste Längsreihe neben der Rhachis vier-spitzig, mediane Spitze die grösste	irreguläre, vielspitige Spitzen	4 Spitzen, von denen die innere die grösste, Basalplatte rechteckig	vordere und hintere Basalplatte; meist 5 Spitzen, von denen die mediane die grösste ist	eine hintere Basalplatte; 5 Spitzen, von denen die mittlere die grösste, die äussere die nächst grösste ist
Leberdrüsen	?	2 Leberdrüsen	?	3 Leberdrüsen	2 Leberdrüsen	2 Leberdrüsen
Lebergallengänge	?	2 Lebergänge	?	3 Lebergallengänge	2 Lebergallengänge	2 Lebergallengänge
Fühlertractoren	?	?	mehrere Retractoren (SIMROTH)	1 Retractor anter., 3 Retractores post.	2 Retractores post., 2 Retractores ant., 1 Retractor wendet sich nach innen und kreuzt sich mit dem der Gegenseite	3 Retractores post.
Visceralganglien	?	?	2 Visceralganglien	3 Visceralganglien	?	?

und ein Sinnesorgan sind durch ein bindegewebiges Diaphragma von dem Leibesinnern getrennt; auf diese Weise wird unter der Rückenhaut ein grosser Blutsinus gebildet, der mit dem Atrium direct communicirt, in welchem die Mantelorgane liegen, und in dem die Mantelhöhle mit der Büschellunge frei aufgehängt ist. Niere einfach oder gelappt, Ureter mit complicirtem Verlauf durch Schlingen- und Divertikelbildung. Schale verkümmert, in einer oder zahlreichen Schalenkammern als solider Kalkstab oder einzelne grössere Kalkstückchen oder zahlreiche kleine Concremente erhalten. Kiefer trägt an der Unterseite einen blattartigen Fortsatz; die Radula, mit zahlreichen Querreihen von Zähnen, ist am hintern Ende nach jeder Seite spiralförmig aufgerollt. Mittelzahn rudimentär oder nicht. Magen einfach; der Darm zerfällt in Mittel- und Enddarm. 2 oder 3 Leberdrüsen münden vereint oder getrennt in den Darm und umschliessen nicht die Zwitterdrüse; diese liegt im vordern Körperdrittel auf der rechten Seite. Vesicula seminalis fehlt oder selten vorhanden; Spermooviduct fehlend, gering oder gut ausgebildet. Eiweissdrüse und Receptaculum seminis stets vorhanden; ebenso accessorische Geschlechtsdrüsen. Penis glatt oder mit Reizpapillen; ein Vestibulum ist vorhanden oder fehlt. Centralnervensystem mit stark genäherten, theilweise verschmolzenen Visceralganglien; innerhalb des dorsalen Blutsinus ein Sinnesorgan, das als modificirtes Oosphradium zu deuten ist.

a) *Janella* GRAY, 1850.

Der Rücken zerfällt in Notum und Hyponotum. Die Medianfurche ist gut entwickelt und reicht bis zum hintern Körperende. Mit Seitenfurchen, Kopfschild und Manteldreieck; letzteres entweder durch Furchen deutlich begrenzt oder beim Fehlen dieser Furchen nur angedeutet. Athemöffnung im Manteldreieck; sie, der Nierenporus und der Anus münden getrennt. Niere zweilappig. Schalenkammer in zahlreiche kleine Bläschen mit je einem Concrement aufgelöst; die Bläschen bilden zwei am Vorder- und Hinterende des Diaphragmas gelegene Häufchen, die durch eine bandartige Reihe von Bläschen verbunden sind. Kiefer mit stark entwickeltem Mittelzahn; 2 Leberdrüsen, deren Mündungen zusammenfallen. Rhachiszahn gut entwickelt. Eiweissdrüse compact, Spermooviduct fehlend oder vorhanden; Vesicula seminalis fehlt, Genitalöffnung bildet ein Vestibulum. Neu-seeland.

b) *Triboniophorus* HUMBERT, 1863.

Kein Hyponotum. Mediane Rückenfurche und Seitenfurchen. Kopf-

schild und Manteldreieck durch deutliche Furchen begrenzt. Nierenöffnung mündet in den Athemgang, beide liegen mit dem Anus in einer Renoanalrinne. Niere einheitlich mit 2 vordern Zipfeln. Einheitliche Schalenkammer mit einem soliden Kalkstab oder mehreren Schalenstückchen. Kiefer ohne Mittelzahn. Rhachiszahn rudimentär oder nicht. Magen einfach, mit Blindsack am Ende, 3 Leberdrüsen, die 3 gesonderte Gallengänge in den blindsackähnlichen Anfang des Darmes schicken. Eiweissdrüse compact, Spermoviduct fehlt; desgleichen eine Samenblase, Penis und Oviduct münden getrennt in der Geschlechtsöffnung nach aussen. Australischer Continent: Sydney, Brisbane.

c) *Aneitea* GRAY, 1860.

Hyponotum fehlt. Mediane Rückenfurche und Seitenfurchen, Kopfschild und Manteldreieck durch scharfe Furchen begrenzt. Nierenöffnung mündet in den Athemgang; dieser neben der der Afteröffnung in einer Renoanalrinne. Niere compactes, sichelförmig gebogenes Organ. Schalenkammer einheitlich, mit mehreren Kalkschalenstückchen, von denen das vorderste das grösste ist. Kiefer mit schwachem mittlern Zahnfortsatz oder glatt, Rhachiszahn nicht rudimentär, nur kleiner als die Seitenzähne oder verkümmert. Magen einfach, mit blindsackähnlicher Erweiterung am Ende, in welche 3 Leberdrüsen ebenso viele Gallengänge schicken. Eiweissdrüse compact oder perlchnurförmig, Spermoviduct sehr kurz, Samenblase fehlt, desgleichen ein Vestibulum. Neuhebridien, Neucaledonien, australischer Continent (Brisbane, Woollongong).

d) *Aneitella* COCKERELL, 1891.

Flache Körperform mit schmalem Saume an den Rändern, Medianfurche fehlt, Kopfschild vorhanden oder durch eine rechte Furche angedeutet. Manteldreieck fehlt. Athemloch, Ureteröffnung und Anus in einer Renoanalrinne; die ersten beiden münden getrennt, oder der Athemgang nimmt den Ureter auf; Niere einfaches, gebogenes Organ. Schalenkammer in zahlreiche Bläschen mit je einem Kalkstückchen aufgelöst; die Schalenbläschen liegen, wie bei *Janella*, in zwei Häufchen am vordern und hintern Rande des Diaphragmas, sind aber nicht durch ein Band von Bläschen verbunden. Kiefer glatt oder mit schwachem Mittelzahn; Radulazähne zum Theil auch mit vorderer Basalplatte, Rhachiszahn gut entwickelt. Magen einfach, ohne Blindsack; 2 Leberdrüsen, deren Ausführungsgänge in den Mitteldarm einander gegenüber münden. Eiweissdrüse compact, Spermoviduct fehlt,

kleine Samenblase vorhanden, desgleichen ein langes Vestibulum. Polynesien (Neupommern, Admiralitäts-Inseln).

Eine abschliessende Charakteristik ist, wie aus dem obigen Versuche der Systematik zu ersehen ist, nur für *Janella* und *Aneitella* gegeben, dagegen ist es nicht möglich gewesen, tiefgreifende, prägnante Unterschiede zwischen *Triboniophorus* und *Aneitea* aufzustellen. Es liegt dies zum grossen Theil daran, dass bei der Schwierigkeit für den europäischen Untersucher, in den Besitz des Materials zu gelangen, die Untersuchungen sich immer nur auf einzelne Exemplare erstrecken; kommt nun noch hinzu, dass die Gattungen *Aneitea* und *Triboniophorus* zweifellos nahe verwandt sind und sich in mancherlei Punkten gleichen, so ist es ohne die Untersuchung einer genügend grossen Menge von Individuen beider Gattungen sehr schwer, die mitunter recht geringen Unterschiede sicher festzustellen und die Diagnose damit zu begründen. Den australischen Forschern, die in der Nähe des Materials sich dasselbe leichter verschaffen können, wird es wohl vorbehalten bleiben müssen, die Charakteristik der beiden Arten zu beendigen und damit die Frage, ob und wodurch lässt sich die Gattung *Aneitea* von *Triboniophorus* trennen, endgültig zu entscheiden.

---

### Literaturverzeichniss.

- BERGH, R., 1870, Anatomische Untersuchungen des *Triboniophorus schüttei* KFST., in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Jg. 1870, V. 20, p. 843—854, tab. 11—13.
- COCKERELL, T. D. A., 1891, On the geographical distribution of slugs, p. 215.
- , 1892, Remarks on Australian slugs, in: Ann. Mag. nat. Hist., (6) V. 9, p. 371—372.
- COLLINGE, WALTER, E., 1894, Description of a new species of slug of the genus *Janella*, in: Proc. zool. Soc. London, p. 526—30.
- CROSSE et FISCHER, 1870, Faune conch. de Nouv. Calédonie, in: J. Conch. V. 18, p. 238.
- FISCHER, PAUL, 1868, Anatomie de l'*Athoracophorus hirudo*, ibid. V. 16, p. 225—234.
- GRAY, J. E., 1860, On the bitentaculate slug from *Aneiteum*, in: Ann. Mag. nat. Hist., (3) V. 6, p. 195—196.
- , 1860, On the arrangement of the land pulmoniferous Mollusca into families, ibid. p. 269.
- HEDLEY, C., 1889, On *Aneitea gräffei* and its allies, in: Proc. Roy. Soc. Queensland, V. 5, p. 162—173.

- HUMBERT, A., 1864, Études sur quelques Mollusques terrestres nouveaux ou peu connus. § 2. Description d'un nouveau genre de Pulmoné terrestre bitentaculé (*Triboniophorus*), in: Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, V. 17, p. 116—120.
- HUTTON, F. W., 1878, Description of some new slugs, in: Trans. New Zealand Inst., V. 11, p. 331—332.
- , 1881, Notes on the anatomy of the bitentaculate slugs of New Zealand, *ibid.* V. 14, p. 158—161, tab. 5.
- KEFERSTEIN, W., 1865, 1) Ueber die zweitentakligen Landschnecken (*Janella*, *Aneitea*, *Triboniophorus*), in: Z. wiss. Zool., V. 15, p. 76—86, tab. 6, fig. 1—13. — 2) Ueber die Anatomie der *Janella bitentaculata* QU. et G. von Neuseeland, *ibid.* p. 446—449, tab. 34.
- KNIGHT, CHARLES, 1859, Observations on the „bitentaculate slugs“ of New Zealand (*Limax bitentaculatus* QUOY et GAIMARD, *Janella antipodarum* GRAY, „*Aneiteum slug*“? MACDONALD), in: Trans. Linn. Soc. London, V. 22, p. 381—382.
- MACDONALD, J. D., 1856, Observations on the external characters and internal anatomy of a bitentaculate slug found at the island of *Aneiteum*, New Hebrides, in: Ann. Mag. nat. Hist., (2) V. 18, p. 38—42.
- PFEIFFER, W., 1900, Die Gattung *Triboniophorus*, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat., p. 293—358, tab. 17—20.
- PLATE, L., 1891, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., p. 505—630.
- , 1894, Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die *Oncidiiden*, *ibid.* V. 7, Anat., p. 93—234.
- , 1897, Ueber einen neuen Typus der Lungenathmung; die Niere und ein subcutanes Sinnesorgan bei Nacktschnecken aus der Familie der *Janellen*, in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, p. 141—145.
- , 1898, Ueber regenerative Amitose, Degenerationserscheinungen und Phagocytose in den Athemröhren der *Janellen*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 5, p. 839—856.
- , 1898, Beiträge zur Anatomie und Systematik der *Janelliden* (*Janella schauinslandi* n. sp. und *Aneitella berghi* n. sp.), in: Zool. Jahrb., V. 11, Anat., p. 193—280, 6 Tafeln.
- SEMPER, C., 1870—94, Reisen im Archipel der Philippinen, V. 3, Landmollusken, p. 108, 109.
- , 1894, Die Niere der Pulmonaten, in: Reisen im Archipel der Philippinen, 2. Ergänzungsheft (herausgegeben von H. SIMROTH), p. 81—85.
- SIMROTH, H., 1889, Beiträge zur Kenntniss der Nacktschnecken, in: Nova Acta Acad. Leop., V. 54, p. 69—86.
- , 1898, Neuere Arbeiten über nackte Pulmonaten, zusammenfassende Uebersicht, in: Zool. Ctrbl., V. 20, p. 641—660.
- SMITH, EDGAR A., 1884, An account of the land and freshwater Mollusca collected during the voyage of the „*Challenger*“ from December 1872 to May 1876, in: Proc. zool. Soc. London, p. 263 f. (*Athoracophorus virgatus*, tab. 22, fig. 1, 1a).

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 29—34.

## Erklärung der Abkürzungen in den Figuren.

<i>a</i> Arterie, die das Rectum begleitet	<i>hep. dors. s</i> linke dorsal gelegene Leberdrüse
<i>ac. dr</i> accessorische Geschlechtsdrüse	<i>hep. post</i> Hinterleber
<i>alb</i> Eiweissdrüse	<i>hep. ventr</i> ventral gelegene Leberdrüse
<i>an</i> Anus	<i>k</i> Kamm
<i>ao. com</i> Aorta communis	<i>ksch</i> Kopfschild
<i>atg</i> Athemgang	<i>m</i> Randzahn der Radula
<i>atl</i> Athemloch	<i>ma</i> Mantelstück
<i>atr</i> Atrium	<i>mand</i> Mandibel
<i>cav. pall</i> Athemböhle	<i>mf</i> Mittelfurche
<i>coec</i> Cöcum	<i>mu</i> Muskel
<i>D</i> Darm	<i>n</i> Nerv, der das Rectum begleitet
<i>d. alb</i> Eiweissdrüsengang	<i>n. pul</i> Lungennerv
<i>d. hep</i> Ductus hepaticus	<i>n. re</i> Nierennerv
<i>d. hep. dors. d</i> Ductus hepat. dorsalis dexter	<i>nu</i> Bindegewebskern
<i>d. hep. dors. s</i> Ductus hepat. dorsalis sinister	<i>oes</i> Schlundrohr
<i>d. hep. ventr</i> Ductus hepaticus ventralis	<i>o. ge</i> Genitalöffnung
<i>d. her</i> Zwittergang	<i>o. re</i> Nierenöffnung
<i>dia</i> Diaphragma	<i>o. re. ext</i> äussere Nierenöffnung
<i>div</i> Divertikel	<i>o. re. int</i> innere " "
<i>Dr</i> Schlauchdrüsen	<i>ovd</i> Oviduct
<i>dr</i> grosse einzellige Drüsen	<i>pap</i> Papille
<i>dr<sub>1</sub></i> kleine " "	<i>pe</i> Penis
<i>d. sal</i> Speichelgang	<i>per</i> Pericard
<i>ep</i> Epithel	<i>pes</i> Fuss
<i>fl. dr</i> flaschenförmige Drüse	<i>phar</i> Pharynx
<i>gl. her</i> Zwitterdrüse	<i>prost</i> Prostata
<i>gl. pe</i> Fussdrüse	<i>pul</i> Lunge
<i>hep. ant</i> Vorderleber	<i>r</i> Rhachiszahn
<i>hep. dors. d</i> rechte dorsal gelegene Leberdrüse	<i>re</i> Niere
	<i>rect</i> Rectum
	<i>rec. s</i> Receptaculum seminis
	<i>reper</i> Renopericardialgang

<i>retr</i> Retractor penis	<i>so</i> Sinnesorgan
<i>retr. ant</i> Retractor anterior	<i>sto</i> Magen
<i>retr. post</i> Retractor posterior	<i>te</i> Tentakel
<i>rf</i> Rückenfläche	<i>ur</i> Ureter
<i>s</i> Saum	<i>v</i> ventraler, blattförmiger Fortsatz des Kiefers
<i>s<sub>1</sub></i> Seitenzahn 1	<i>ventr</i> Ventrikel
<i>sal</i> Speicheldrüse	<i>ventr. f</i> Ventralfläche
<i>sch</i> Schalenkammer	<i>vest</i> Vestibulum.
<i>sf</i> Seitenfurche	

## Tafel 29.

Fig. 1. *Aneitea gräffei*, Alkohol-exemplar, im ausgestreckten Zustande von oben gesehen. 1 : 1.

Fig. 2. *Aneitella virgata*, Alkohol-exemplar, von oben gesehen. 3 : 1.

Fig. 3. *A. II.* Grosse und kleine Hautdrüsen (*dr* und *dr<sub>1</sub>*). LEITZ, Oc. II, Obj. 6. 275 : 1.

Fig. 4. *A. I.* Schlauchförmige Drüsen (*Dr*), wie vorher. 275 : 1.

Fig. 5. *A. I.* Situs der Pallialorgane, von der ventralen Seite gesehen. 3 : 1.

Fig. 6. *Aneitella virgata*, ebenso. 5 : 1.

Fig. 7. *A. I.* Querschnitt. Mündung des *o. re. int* in *ur<sub>1</sub>*. 16 : 1.

## Tafel 30.

Fig. 8. *A. I.* Querschnitt. Mündung des Athemgangs (*atg*) und der äussern Nierenöffnung (*o. re. ext*, *ur<sub>4</sub>*). Schlauchförmige Drüsen (*Dr*) und deren Ausführungsgänge in den Athemgang. 16 : 1.

Fig. 9. *Aneitella virgata*. Mündung des Athemgangs (*atg*) und des Enddarms (*rect*), Querschnitt. 37 : 1.

Fig. 10. *Aneitella virgata*. Querschnitt in der Höhe der innern Nierenöffnung (*o. re. int*). 28 : 1.

## Tafel 31.

Fig. 11. *Aneitella virgata*. Querschnitt in der Höhe der äussern Nierenöffnung (*o. re. ext*). 37 : 1.

Fig. 12. *A. II.* Längsschnitt Renopericardialgang (*reper*), Längsschnitt durch die ganze Schalenkammer (*sch*). 14 : 1.

Fig. 13. *A. I.* Schema der Pallialorgane. 15 : 1.

Fig. 14. *A. I.* Querschnitt (combinirt aus einer Schnittserie), *div<sub>3</sub>* in ganzer Länge getroffen, die bevorstehende Vereinigung von *div<sub>4</sub>* und *ur<sub>1</sub>*. 16 : 1.

Fig. 15. *A. I.* Querschnitt. Vereinigung von *ur<sub>2</sub>* und *ur<sub>3</sub>*. 16 : 1.

Fig. 16. *A. I.* Querschnitt. Verbindung von *div<sub>3</sub>* und *div<sub>4</sub>*. 16 : 1.

## Tafel 32.

- Fig. 17. *A. I.* Querschnitt. Uebergang von  $ur_3$  in  $ur_4$ . 16 : 1.  
 Fig. 18. *Aneitella virgata*. Schema der Pallialorgane. 20 : 1.  
 Fig. 19. *Aneitella virgata*. Querschnitt. Theilungsstelle von  $ur_1$   
 in die beiden  $div_3$  und  $div_4$ . 28 : 1.  
 Fig. 20. *Aneitella virgata*. Querschnitt (construirt aus mehreren  
 Schnitten). Verbindung von  $div_3$  mit  $ur_1$ . 15 : 1.

## Tafel 33.

- Fig. 21. *Aneitella virgata*. Querschnitt (ebenso). Verbindung von  
 $div_4$  mit  $ur_1$ . 15 : 1.  
 Fig. 22. *Aneitella virgata*. Sinnesorgan (*so*). Querschnitt durch  
 die beiden Zipfel der Sinnesplatte. 28 : 1.  
 Fig. 23. *Aneitella virgata*. Sinnesorgan (*so*). Querschnitt durch  
 die pilzförmige Sinnesplatte. 28 : 1.  
 Fig. 24. *A. I.* Genitalapparat eines erwachsenen Thieres. 3 : 1.  
 Fig. 25. *A. I.* Penis, aus einander gewickelt. 6 : 1.  
 Fig. 26. *Aneitella virgata*. Situs viscerum. 7 : 1.  
 Fig. 27. *Aneitella virgata*. Genitalorgane (zum Theil). 15 : 1.

## Tafel 34.

- Fig. 28. *A. I.* Kiefer. 14 : 1.  
 Fig. 29. *A. I.* Digestionstractus: Pharynx (*phar*), Schlund (*oes*),  
 Magen (*sto*), Darm, Leber (*hep*) und Speicheldrüsen (*sal*) s. auch Fig. 29a.  
 4 : 1.  
 Fig. 30. *A. I.* Radula mit Rhachiszahn (*r*) und den 4 ersten  
 Seitenzähnen ( $s_1-4$ ). 275 : 1.  
 Fig. 31. *A. I.* Radula mit Seitenzähnen (*s*) und Randzähnen (*m*).  
 275 : 1.  
 Fig. 32. *A. I.* Die Leberdrüsen und ihre Ausführungsgänge.  $1\frac{1}{2}$  : 1.  
 Fig. 33. *Aneitella virgata*. Kiefer, von unten gesehen. 10 : 1.  
 Fig. 34. *Aneitella virgata*. Radula mit Rhachiszahn (*r*) und den  
 ersten 3 Seitenzähnen. 585 : 1.  
 Fig. 35. *Aneitella virgata*. Schlundkopf von unten und hinten  
 mit der Radulapapille (*pap*).  $5\frac{1}{2}$  : 1.  
 Fig. 36. *A. II.* Anordnung der Tentakelretractoren. 14 : 1.

# Ueber die Sehnervenkreuzung bei den Reptilien.

Von

**Dr. J. Gross,**

Assistent am Zoologischen Institut zu Giessen.

---

Hierzu Tafel 35 u. 36.

Das Chiasma nervorum opticorum gehört wohl zu den ältesten Problemen der Anatomie. Schon zu GALEN'S Zeiten ist darüber gestritten worden, ob die Sehnerven des Menschen sich total oder partiell kreuzen. Dieser Frage, die ja auch für die medicinischen Wissenschaften von Bedeutung ist, verdanken wir denn auch die Mehrzahl der wichtigsten Entdeckungen über die Structur des Chiasmas beim Menschen und bei den Säugethieren. Denn die zu ihrer Lösung angestellten Untersuchungen förderten natürlich auch die andere, nicht weniger interessante Frage nach dem feinern histologischen Bau im Chiasma der verschiedenen Thiere. Mit dem Aufblühen der vergleichenden Anatomie im Laufe des verflossenen Jahrhunderts wurden dann auch die niedern Classen der Wirbelthiere in die Untersuchungen mit einbezogen, so dass wir jetzt bereits eine reiche Literatur über das Chiasma besitzen. Am wenigsten erforscht sind in dieser Hinsicht noch die Reptilien. Ueber die Verhältnisse des Chiasmas bei dieser Classe finden sich nur wenige kurze Angaben. Die werthvollen neuern Arbeiten über das Reptiliengehirn von EDINGER, HERRICK und P. RAMÓN lassen das Chiasma entweder unberücksichtigt oder erwähnen es nur ganz kurz. Specialuntersuchungen über die Sehnervenkreuzung dieser wichtigen Wirbelthierclassen fehlen noch ganz. Den ersten Anfang zur Ausfüllung dieser Lücke zu machen, ist der Zweck der nachstehend mitgetheilten Untersuchungen.

## Literatur.

Die älteste Angabe über die histologische Structur des Chiasmas der Reptilien findet sich 1874 bei SCHEEL (14). Er giebt kurz an, dass bei *Emys europaea* das Verhalten der Sehnervenkreuzung bis ins Einzelne analog dem von *Rana esculenta* sei, d. h. dass jeder Nerv sich zum Zweck der Durchkreuzung mit dem andern in zahlreiche kleine Bündelchen theilt, die sich gegenseitig kreuzen. Diese Angabe wurde im folgenden Jahre von STIEDA (17) bestätigt und für *Testudo graeca* dieselbe Beschaffenheit des Chiasmas nachgewiesen. Auch HOFFMANN (7) schliesst sich derselben Auffassung an. Ein ähnliches Verhalten fand HERRICK (6) bei der Schwarznatter (*Coryphodon constrictor*). Doch zeigt sich bei dieser Schlange eine Besonderheit in so fern, als jedes dieser kleinen Bündel von einem queren Netzwerk von Bindegewebsfasern umhüllt wird. Ferner findet sich in WIEDERSHEIM'S Grundriss der vergleichenden Anatomie (19) folgender hierher gehöriger Satz: „Während es sich bei den meisten Teleostiern nur um eine einfache Uebereinanderlagerung der beiden Sehnerven handelt, tritt bei einigen (*Harengus*, *Engraulis*) der eine Opticus durch einen Schlitz des andern hindurch, und dieses Verhalten sehen wir bei Reptilien immer weiter gedeihen, bis schliesslich eine sehr complicirte, gegenseitige Durchflechtung zu Stande kommt.“ Dazu giebt der genannte Autor schematische Abbildungen von *Lacerta agilis* und einem Agamen. Diese lassen erkennen, dass sich jeder Nervus opticus bei *Lacerta* in 2, bei dem Agamen in 3 Blätter spaltet, die sich mit den entsprechenden der andern Seite kreuzen. Es zeigt sich also ein viel einfacheres Verhalten als bei den Schildkröten und *Coryphodon*. Auch einige von EDINGER (3) abgebildete Horizontalschnitte durch das Chiasma von *Lacerta* und *Varanus* sprechen deutlich für sehr primitive Verhältnisse. In derselben Abhandlung spricht der Autor noch kurz die Ansicht aus, dass die Sehnervenkreuzung bei den Reptilien wahrscheinlich total sei. Folgende kurze Angabe über das Chiasma der Saurier enthält schliesslich noch eine Arbeit von STUDNIČKA (18) über den Bau des Sehnerven der Wirbelthiere. „Es ist interessant, dass bei dem Eintritt in das Chiasma die Gliazellen des Sehnerven aufhören aufzutreten, so dass wir da eine scharfe Grenze vor uns haben; in dem Chiasma fehlen sie fast ganz (junge Stadien von *Lacerta*!).“

Das ist alles, was ich in der Literatur, soweit sie mir zugänglich war, über die Beschaffenheit des Chiasma nervorum opticorum bei

den Reptilien finden konnte. Einige Angaben über die Histologie der Sehnerven werde ich noch gelegentlich bei der Mittheilung meiner eignen Untersuchungen zu besprechen haben. Von einer ausführlichen Aufzählung der reichhaltigern Literatur über das Chiasma der übrigen Wirbelthierclassen glaubte ich absehen zu dürfen, da FRITZ (4) erst kürzlich eine ebenso eingehende wie übersichtliche Zusammenstellung derselben gegeben hat. Ich kann mich daher auf die Anführung des Allerwichtigsten beschränken.

Ueber das recht versteckt in der Masse des Gehirns liegende und daher erst spät entdeckte Chiasma der Cyclostomen ist noch wenig bekannt.

Bei Selachiern und Ganoiden findet wahrscheinlich totale Kreuzung statt. Ueber die feinem Structurverhältnisse sind die Ansichten noch getheilt. Nach STANNIUS (16) und ROHON (12) zerfällt jeder Nerv in eine Anzahl sich alternirend kreuzender Bündel. Nach SANDERS (13) kreuzen sich die Sehnerven bei einer Anzahl von ihm untersuchter Haifische und Rochen dagegen in den tiefern Partien des Chiasmas blätterweise „wie die durch einander geschobenen Finger zweier Hände“; in der dorsalen Hälfte des Chiasmas soll dagegen „einfache Decussation“ stattfinden.

Bei den Teleosteen finden sich zum Theil die primitivsten Verhältnisse, indem der eine Nerv sich einfach über den andern legt. Bei *Clupea* und *Engraulis* durchbohrt dagegen der eine Opticus den andern. Bei *Abramis* endlich spaltet sich jeder Sehnerv in 2 Blätter, die sich alternirend kreuzen. Für den Goldkarpfen (*Cyprinus auratus*) hat KRAUSE (8) experimentell totale Kreuzung nachgewiesen.

Für die Dipneusten ist überhaupt erst in neuerer Zeit die Existenz eines Chiasmas nachgewiesen worden. Ueber seinen feinem Bau ist noch nichts bekannt.

Ueber die Structur des Chiasmas bei den Amphibien hat in neuester Zeit FRITZ (4) eingehende Untersuchungen angestellt, so dass diese Wirbelthierklasse in Bezug auf die Sehnervenkreuzung jetzt zu den am besten bekannten gehört. Das MARCHI'sche Degenerationsverfahren hat für den Frosch unzweifelhaft eine totale Kreuzung nachgewiesen. Die Kreuzung geschieht bei allen untersuchten Amphibien, sowohl Urodelen als Anuren, bündelweise, und zwar verschlingen sich die überaus zahlreichen und feinen Bündel nach Art eines Flechtwerks. Diese Bündel sind bei den Urodelen ganz ventral klein, nehmen dann gegen die Mitte des Chiasmas an Stärke zu, um dorsalwärts wieder feiner zu werden. Bei den Anuren sind die Bündel

dagegen im ventralen Chiasmaabschnitt am stärksten und nehmen in dorsaler Richtung allmählich an Stärke ab. Das Chiasma ist gegenüber den Sehnerven arm an Gliazellen. Diese fehlen dem Urodelenchiasma oft ganz oder sind doch nur in verschwindend kleiner Zahl vorhanden; etwas zahlreicher finden sie sich bei den Anuren. Die Kreuzung findet bei den Urodelen unter viel stumpferm Winkel statt als bei den Anuren.

Bei den Vögeln scheint durchweg eine blätterweise Kreuzung stattzufinden. Die Zahl der Blätter, in die jeder Nerv zerfällt, ist dabei sehr verschieden gross. So theilt sich nach SINGER u. MÜNZER (15) bei *Strix ulula* jeder Nerv nur in 2 dicke Blätter. Für *Strix noctua* giebt dagegen MICHEL (9) eine Spaltung der Nerven in je 5 Blätter an. SCHEEL (14) fand bei der Ente 4—5 dicke Blätter, bei der Eule 9—10 dünnere, bei der Gabelweihe 11—12, bei der Dohle 17—18 sehr dünne Blättchen. Noch andere Autoren fanden bei andern Vögeln noch verschiedene andere Zahlen von sich kreuzenden Blättern im Chiasma. Die aufgezählten Angaben dürften indess genügen, um zu zeigen, dass die Structur der Sehnervenkreuzung bei den Vögeln zwar in so fern einheitlich ist, als die Kreuzung sich überall blätterweise vollzieht, dass aber die Zahl der Blätter oft bei nahe verwandten Arten, wie z. B. bei den verschiedenen Eulen, sehr bedeutend variirt. Fast alle Autoren stimmen ferner darin überein, dass bei den Vögeln durchweg eine totale Kreuzung der Sehnerven stattfindet. Nur MUNK (10) spricht sich für partielle Kreuzung bei der Taube aus.

Bei sämtlichen Säugethieren zerfällt nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren jeder Kern in eine grosse Anzahl kleiner Bündel, die sich wechselweise nach Art eines Flechtwerks durchkreuzen. Je höher wir in der Reihe der Säugethiere aufsteigen, um so feiner wird dieses Flechtwerk, um so weniger Fasern enthält jedes Bündel. Beim Menschen kommt es schliesslich zu einer Kreuzung der einzelnen Fasern, so dass hier von Bündeln nicht mehr gesprochen werden kann. Die alte Frage nach der totalen oder partiellen Kreuzung der Sehnervenfasern, welche überhaupt den ersten Anstoss zu allen Untersuchungen über die Structur des Chiasmas gegeben hat, konnte trotz überaus zahlreicher experimenteller und pathologischer Untersuchungen noch immer keine befriedigende Lösung finden. Noch immer stehen sich die beiden Ansichten schroff und unvermittelt gegenüber. Eine Aufzählung der umfangreichen, diese Frage behandelnden Literatur würde uns zu weit führen; ich verweise daher auf die Originalarbeiten.

### Material und Methoden.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf folgende 10 Arten:

<i>Anguis fragilis</i> L.,	<i>Platydactylus mauretanicus</i> L.,
<i>Lacerta viridis</i> GESSN.,	<i>Chamaeleo vulgaris</i> DAUD.,
<i>Lacerta agilis</i> WOLFF,	<i>Emys europaea</i> GRAY,
<i>Tropidonotus natrix</i> BOIE,	<i>Testudo graeca</i> L.,
<i>Zamenis viridostavus</i> WAGL.,	<i>Alligator lucius</i> CUV.

Von den meisten angeführten Arten standen mir mehrere Repräsentanten zu Gebote, nur von *Alligator lucius* konnte ich bloss ein Exemplar untersuchen.

Die den frisch getödteten Thieren entnommenen Gehirne wurden durchweg einige Tage in Formol (10fache Verdünnung der käuflichen Formalinlösung) gehärtet, dann nach der erforderlichen Vorbehandlung in Paraffin eingebettet und in Horizontal- oder Frontalschnittserien zerlegt. Das Färben der mit Eiweiss aufgeklebten Schnitte geschah hauptsächlich nach der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylin-Methode, und zwar kamen die Schnitte zuerst auf ungefähr 1 Stunde in die Eisenalaunlösung und wurden dann 2 Stunden in unverdünntem DELA-FIELD'schen Hämatoxylin stark überfärbt und dann durch nochmaliges kurzes Eintauchen in Eisenalaun wieder entfärbt. Die so behandelten Schnitte ergaben sehr scharf differenzirte Bilder. Besonders hoben sich die einzelnen Nervenfasern durch ihre rein blaue Färbung sehr schön hervor. Ueberhaupt glaube ich, dass die HEIDENHAIN'sche Färbungsmethode für manche neurologische Untersuchungen sehr brauchbar sein dürfte und sich dabei durch relativ grosse Einfachheit auszeichnet. Ausserdem wurden noch MALLORY's Hämatoxylin und Säurefuchsin mit Methylenblau nach SAHLI versucht, ohne jedoch so befriedigende Resultate zu ergeben wie die HEIDENHAIN'sche Methode.

Einen gänzlichen Misserfolg hatten leider meine Versuche mit dem MARCHI'schen Degenerationsverfahren, welches ich auf folgende Arten anwandte:

<i>Anguis fragilis</i> L.,	<i>Emys europaea</i> GRAY,
<i>Lacerta viridis</i> GESSN.,	<i>Testudo graeca</i> L.,
<i>Tropidonotus natrix</i> BOIE,	<i>Platydactylus mauretanicus</i> L.

10 Wochen nach erfolgter Enucleation war ich aus äusseren Gründen gezwungen, die Thiere zu tödten. Sowohl der makroskopische Befund als auch die Untersuchung der Schnitte liess keinerlei sichere Anzeichen von Degeneration im durchschnittenen Nerven erkennen. Dieses negative Resultat überraschte mich um so mehr, als dieselbe

Methode KRAUSE (8) am Karpfen und WLASSAK (20) und FRITZ (4) an Fröschen vorzüglich gelungen ist. Schon 4 Wochen nach der Blindung getödtete Frösche zeigten bei mikroskopischer Untersuchung deutliche Degenerationserscheinungen im durchschnittenen Opticus. Bei Reptilien scheint also eine bedeutend längere Zeit bis zum Eintritt der ersten Degenerationserscheinungen erforderlich zu sein als bei Amphibien und Fröschen.

### Eigene Untersuchungen.

#### *Anguis fragilis* (Fig. 1).

Wie die Figur zeigt, kreuzen sich die Nerven unter ziemlich stumpfem Winkel. Die Kreuzung findet so statt, dass sich der eine Nerv in 3, der andere in 2 Blätter spaltet, die sich alternirend kreuzen nach dem oft gebrauchten Bilde der durch einander geschobenen Finger zweier Hände. Eine individuelle Verschiedenheit zeigt sich in so fern, als bald der linke Nerv in 3, der rechte in 2 Blätter zerfällt, bald das umgekehrte Verhältniss stattfindet. Von den 3 Blättern eines Nerven ist stets das mittelste das dickste, das dorsale und ventrale sind bedeutend schwächer. Zerfällt ein Nerv nur in 2 Blätter, so sind beide annähernd gleich stark. Die Nervenfasern sind wie bei allen Reptilien von einem Netzwerk grober Gliafasern umgeben, wie sich sehr schön auf Querschnitten zeigt. Gliazellen sind nicht sehr zahlreich vertreten. Im Tractus opticus liegen sie ziemlich regellos, nur an manchen Stellen zu dreien oder vieren hinter einander. Im Nervus bilden sie längere, dem Verlauf der Nervenfasern parallel gerichtete Reihen. Im Chiasma sind die Gliazellen nur sehr spärlich vertreten. Blutgefäße finden sich im Chiasma sowohl als im Sehnerven der Blindschleiche nur ganz vereinzelt.

#### *Lacerta agilis* (Fig. 2).

Die Kreuzung der Sehnerven vollzieht sich in einem spitzen Winkel. Jeder Nerv spaltet sich in 3 Blätter. Von diesen 3 Blättern ist jedes Mal das dorsale am stärksten. Das mittlere ist schon bedeutend weniger dick. Das ventralste endlich erreicht nur ungefähr ein Viertel der Stärke des dorsalen. Die Blätter des linken Nerven liegen bei meinen Exemplaren unter denen des rechten. Die Gliazellen verhalten sich in Zahl und Vertheilung ähnlich wie bei der Blindschleiche. Doch zeigt sich in so fern ein Unterschied, als bei *Lacerta agilis* das Chiasma keineswegs einen Mangel an Gliazellen

gegenüber dem Tractus und Nervus opticus zeigt. Wie oben erwähnt, fand STUDNIČKA bei jungen Stadien von *Lacerta*, „dass bei dem Eintritt in das Chiasma die Gliazellen des Sehnerven aufhören aufzutreten, so dass wir da eine scharfe Grenze vor uns haben; in dem Chiasma fehlen sie fast ganz“. Es scheint also, dass im Lauf der Entwicklung ein Einwuchern von Gliazellen in das Chiasma stattfindet. Blutgefässe sind im Chiasma und Sehnerven nur spärlich vertreten, wenn auch etwas reichlicher als bei der Blindschleiche.

### *Lacerta viridis* (Fig. 3).

Der Winkel des Chiasmatis beträgt ungefähr  $90^\circ$ . Aehnlich wie bei *Anguis fragilis* theilt sich der eine Nerv in 3, der andere in 2 Blätter. Welcher von beiden Nerven die grössere Zahl von Blättern aufweist, zeigt dieselben individuellen Schwankungen wie bei der Blindschleiche. Die 2 Blätter des einen Sehnerven sind immer ungefähr gleich stark. Von den 3 Blättern des andern sind das dorsale und ventrale annähernd gleich dick, das mittlere Blatt ist nur halb so stark wie jedes der beiden andern. Die Zahl der Gliazellen ist viel grösser als bei *Lacerta agilis*; sie liegen meist zu 4 oder 5 hinter einander, so kurze, parallele Reihen in der Längsrichtung der Sehnerven bildend. Durch diese regelmässige Vertheilung der Gliazellen erscheint jeder Nerv und die das Chiasma zusammensetzenden Blätter in eine grosse Zahl kleiner Bündel zerklüftet. Eine deutliche Abnahme der Gliazellen beim Eintritt der Nerven in das Chiasma macht sich am ausgewachsenen Thier ebenso wenig bemerkbar wie bei *Lacerta agilis*. Das Chiasma sowohl wie auch Tractus und Nervus opticus werden von einem reichlichen Blutgefässnetz durchsetzt.

### *Platydactylus mauretanicus* (Fig. 4).

Im Chiasma des Geckos kreuzen sich die Nerven in einem stumpfen Winkel. Jeder Nerv zerfällt in 3 Blätter. Das ventrale und mittlere Blatt auf jeder Seite sind ungefähr gleich stark, das dorsale ist beträchtlich schwächer. Die Blätter des linken Nerven liegen ventral und werden von denen des rechten überlagert. An den Stellen, wo zwei Blätter sich berühren, spalten sich von jedem einige kleine Bündelchen ab, die sich mit eben solchen des benachbarten kreuzen. So kommen an den genannten Stellen etwas complicirtere Bilder zu Stande; in Fig. 4 ist ein Schnitt durch eine solche Stelle abgebildet. Die Gliazellen liegen in verhältnissmässig geringer Zahl meist in kurzen Längsreihen über Tractus und Nervus vertheilt. Im Chiasma fehlen

sie fast ganz. An Blutgefässen ist das Chiasma des Geckos ebenso arm wie das der Blindschleiche.

*Chamaeleo vulgaris* (Fig. 5 u. 6).

Von dieser Art, deren Chiasma besonders interessante Verhältnisse aufweist, hatte ich 2 Exemplare zur Verfügung, die sich etwas abweichend von einander verhielten. Ich will zunächst die Sehnervenkreuzung des einen Thieres schildern, von dem die beiden Figuren entnommen sind. Die beiden Nervi optici bilden einen Winkel von ungefähr  $90^\circ$ . Bei der Durchmusterung der Horizontalschnittserie, in welche ich das Chiasma zerlegt hatte, zeigte sich, wenn man von der Ventralseite beginnt, Folgendes. Man sieht durch eine ganze Reihe von Schnitten den einen Nerven glatt über den andern wegstreichen (Fig. 5), und zwar zuerst den linken, dann von einem bestimmten Schnitt an den rechten. Die Serie zeigt also ganz ähnliche Bilder, wie wir sie schon von den Eidechsen und der Blindschleiche kennen. Ungefähr in der Mitte des Chiasmas treten auf einmal ganz andere Bilder auf. Von nun an zeigen sich auf allen Schnitten die Nerven in eine ganze Anzahl kleinerer Stränge zertheilt, so dass sehr mannigfaltige und complicirte Bilder entstehen.

Aus dem Studium dieser Serie ergibt sich also Folgendes:

Das Chiasma des Chamäleons zerfällt in zwei ziemlich gleich starke Hälften. Die ventrale Hälfte wird gebildet von je einem dicken Blatt jedes Nerven. Das linke zieht unter dem rechten weg. In der dorsalen Hälfte sind dagegen die beiden Optici in eine grosse Zahl dünner Blättchen und feiner Bündelchen zerfallen, die sich unter einander kreuzen. Das Chiasma des zweiten von mir untersuchten Exemplars stimmt mit dem soeben geschilderten sonst in allem überein; nur betheiligen sich am Aufbau seiner ventralen Hälfte 2 Blätter von jedem Nerven. Die aus dem linken Nerv stammenden werden von den rechten überlagert.

Die Tractus und Nervi optici sind reichlich mit Gliazellen durchsetzt, die besonders im Nervus lange Reihen bilden, aber auch im Chiasma kaum weniger zahlreich sind. Das Blutgefässnetz ist beim Chamäleon ebenfalls stark entwickelt. Durch die starke Entwicklung von Gliafasern und durch die Anordnung der Gliazellen werden die Sehnerven sehr deutlich in einzelne Stränge zerlegt. Dieses Verhalten hat bereits STUDNÍČKA (18) für das Chamäleon und ausserdem noch für *Varanus* und *Uromastix* beschrieben. Es scheint also für die grössern Saurier im Allgemeinen charakteristisch zu sein.

*Tropidonotus natrix* (Fig. 7).

Die Nerven kreuzen sich unter einem stumpfen Winkel. Jeder Nerv zerfällt in 2 Blätter von sehr ungleicher Dicke. Das eine übertrifft das andere ungefähr 4—5mal an Stärke. Bei den mir vorliegenden Stücken ist im rechten Opticus das dorsale Blatt das dünnere, im linken dagegen das ventrale. Die Blätter des rechten Nerven ziehen über die entsprechenden des linken hinweg. Ein Querschnitt durch das Chiasma der Ringelnatter ergibt daher folgenden Aufbau. Zu oberst liegt das dünne dorsale Blatt des rechten Nerven, darauf folgt das dicke dorsale des linken, dann das dicke ventrale des rechten und endlich das dünne ventrale des linken. Die Mitte des Chiasmata wird also von den beiden starken Blättern eingenommen, seine dorsale und ventrale Partie bilden die dünnen Blätter der beiden Optici. Ob diese Verhältnisse ganz constant sind, wage ich nicht zu entscheiden. Ich finde es nicht unwahrscheinlich, dass hier grosse individuelle Schwankungen vorkommen, wie wir sie ja auch bei andern Reptilien beobachten konnten. Das Glianetz ist sehr stark ausgebildet. Durch dasselbe werden die Nerven noch schärfer in einzelne Stränge zerlegt, als wir das schon bei *Chamaeleo* sahen. Besonders im Nervus opticus liegen die Gliazellen in sehr langen longitudinalen Reihen. Im Chiasma und im Tractus opticus sind die Reihen der Gliazellen nicht so lang. Nach STUDNÍČKA (18) und HERRICK (6) nimmt an der Zerspaltung des Opticus der Schlangen in einzelne Stränge auch Bindegewebe, das von der Pia her in den Nerven eindringt, einen hervorragenden Antheil. Nach meinen Präparaten kann ich mich diesen Angaben anschliessen für die weiter vorn gelegenen Theile des Nervus opticus. Nach dem Chiasma hin wird das Bindegewebe spärlicher und fehlt in diesem selbst und im Tractus opticus ganz. Blutgefässe finden sich im Chiasma von *Tropidonotus natrix* in verhältnissmässig grosser Zahl.

*Zamenis viridiflavus*.

Auch bei dieser Schlange bilden die Sehnerven im Chiasma einen stumpfen Winkel. Jeder Nerv zerfällt in 4 Blätter, die sich alternirend kreuzen. Die Dicke der einzelnen Blätter ist bei verschiedenen Exemplaren sehr wechselnd. Ebenso zeigen sich in so fern individuelle Schwankungen, als bald die Blätter des linken Nerven von denen des rechten überlagert werden, bald das umgekehrte Verhalten stattfindet. An den Stellen, wo sich 2 Blätter berühren, spalten sich meist einige Bündel von jedem Blatt ab, die sich mit eben solchen des andern Blattes gesondert kreuzen. Diese Erscheinung ist nicht besonders

auffallend, da ja die Sehnerven der Schlangen, wie erwähnt, durch Glia und bindegewebige Septa in eine grosse Anzahl selbständiger Bündel zerspalten sind. Dabei ist die Zusammensetzung des Sehnerven aus einzelnen Strängen oder Bündeln bei *Zamenis* noch deutlicher ausgeprägt als bei *Tropidonotus*. Auch reichen die bindegewebigen Septa bei *Zamenis* weiter nach hinten und erstrecken sich zuweilen bis in das Chiasma hinein. Blutgefässe sind hier ebenso reichlich vertreten wie bei *Tropidonotus*.

### *Emys europaea* (Fig. 8).

Das Chiasma der Sumpfschildkröte ist am frühesten und bisher am häufigsten untersucht worden. SCHEEL (14), STIEDA (17) und HOFFMANN (7) geben übereinstimmend an, dass sich jeder Sehnerv in eine Anzahl kleiner Bündelchen auflöse, welche sich durchflechten. Ich kann diese Angaben durchaus bestätigen. Nur fallen neben den Bündeln besonders in den dorsalen Partien des Chiasmata immer auch eine Anzahl breiterer, allerdings sehr flacher Blätter auf. Die Kreuzung der Sehnerven geschieht also nicht so rein bündelweise wie etwa bei Amphibien und Säugethieren, sondern Blätter und Bündel wechseln regellos mit einander ab. Das Chiasma von *Emys* zeichnet sich noch dadurch vor dem der bisher betrachteten Reptilien aus, dass die Blätter oder Bündel des einen Nerven nicht glatt über oder unter denen des entgegengesetzten wegstreichen. Vielmehr durchflechten sie sich mit ihnen nach Art einer Strohmatten. Das Chiasma erhält auf diese Weise ein ähnlich complicirtes Gefüge, wie es für die Amphibien und Säugethiere charakteristisch ist. Die Neuroglia ist reich entwickelt. Die Gliazellen liegen meist in längern longitudinalen Röhren, besonders dicht an den Grenzen der einzelnen Bündel, die von einer aus Gliafasern und -zellen gebildeten Scheide umhüllt erscheinen. Das Chiasma zeigt gegenüber dem Tractus und Nervus keine merkliche Abnahme von Gliazellen. Bindegewebe ist im Chiasma nur spärlich und nur in Begleitung der ziemlich zahlreichen Blutgefässe vertreten. Der Sehnerv der Schildkröten ist, wie STUDNIČKA (18) gezeigt hat, rinnenförmig gestaltet. Dies kommt dadurch zu Stande, dass der Nerv in seiner ganzen Ausdehnung durch ein longitudinales bindegewebiges Septum bis in die Mitte seines Durchmessers getheilt ist. Dieses aus der embryonalen Fissur des Nervus opticus hervorgegangene Septum enthält Blutgefässe, deren Verzweigungen auch in das Chiasma eindringen. Meine Beobachtungen entsprechen in diesem Punkt vollkommen denen von STUDNIČKA. Die Sehnervenkreuzung geht bei

*Emys* unter einem Winkel von ungefähr  $40^{\circ}$  vor sich. Durch die Kleinheit des Winkels ist es bedingt, dass der Längendurchmesser der Chiasmplatte den Breitendurchmesser an Grösse bedeutend übertrifft.

### *Testudo graeca* (Fig. 9).

Das Chiasma von *Testudo graeca* unterscheidet sich auf den ersten Blick von demjenigen von *Emys europaea* durch den viel grössern Kreuzungswinkel. War dieser bei *Emys* spitz, so nähert er sich bei *Testudo*  $180^{\circ}$ , ist also viel stumpfer als bei irgend einem andern Reptil. Diese auffallende Grösse des Winkels bedingt es, dass die Chiasmplatte sehr breit und ganz kurz ist, ähnlich wie bei Säugethieren. Die aus dem Chiasma austretenden Nerven machen zuerst eine starke Biegung nach innen, verlaufen dann eine Strecke parallel, um schliesslich wieder nach aussen zu den Augen hin umzubiegen. So kommt eine sehr charakteristische, lyraförmige Figur zu Stande.

Die Structur des Chiasmas ist der für *Emys* geschilderten ähnlich. Auch *Testudo* zeigt die complicirte, strohmattenähnliche Durchflechtung von Blättern und Bündeln. Nur treten die Bündel den Blättern gegenüber an Zahl stark zurück, wie sich bei einem Vergleich von Fig. 8 und 9 ohne weiteres ergibt. Ferner erstreckt sich dieser complicirte Kreuzungsmodus nicht über die ganze Dicke des Chiasmas. In der ventralsten Partie hört er vielmehr plötzlich auf, und hier kreuzen sich einfach je ein Blatt von jeder Seite. Die Blätter sind allerdings nur dünn, lassen sich aber auf Horizontalschnittserien immerhin über eine ganze Reihe von Schnitten verfolgen und sind jeden Falls viel dicker als die ganz flachen Blättchen in den dorsaleren Theilen des Chiasmas. Das rechte Blatt zieht unter dem linken durch.

Gliazellen finden sich im Nervus opticus reichlich und in der gewöhnlichen Anordnung zu longitudinalen Reihen. Im Tractus sind sie weniger zahlreich und weniger regelmässig. Das Chiasma ist auffallend arm an Gliazellen. Sie finden sich fast nur an den Grenzen der einzelnen Blätter und Bündel. Auch in den beiden ventralen Blättern des Sehnerven verschwinden die Gliazellen beim Eintritt in das Chiasma fast vollständig. Auch hierin weicht also *Testudo* von *Emys* bedeutend ab. Dagegen verhalten sich die Optici in Bezug auf die Ausdehnung und Anordnung des Bindegewebes und der Blutgefässe völlig übereinstimmend. Die oben für *Emys europaea* gemachten Angaben gelten also in diesem Punkt in ihrem ganzen Umfang auch für *Testudo graeca*.

### *Alligator lucius* (Fig. 10).

Vom Alligator stand mir leider nur eine Schnittserie zur Verfügung. Diese war zudem noch in so fern etwas missglückt, als die Richtung nicht ganz streng horizontal war. Ich konnte in Folge dessen mir keine volle Klarheit über alle Punkte verschaffen. Der Kreuzungswinkel ist spitz. Jeder Sehnerv zerfällt in eine grössere Anzahl dünner, breiter Blätter, die sich alternierend kreuzen. Wie gross die Zahl der Blätter ist, konnte ich aus meiner etwas schief gerathenen Serie nicht mit genügender Sicherheit feststellen. Zu einem wirklich sichern Resultat könnte hier wohl nur die von SCHEEL (14) mit Erfolg angewandte Schnittrichtung führen, die, parallel der Längsrichtung des einen Nerven, den andern nahezu senkrecht trifft und also die Blätter der einen Seite längs, der andern quer schneidet. Jeden Falls ging aus dem Studium meiner Serie so viel hervor, dass die Zahl der Blätter bedeutend grösser ist als im Chiasma der andern von mir untersuchten Reptilien. Die Blätter des rechten Nerven liegen unter denen des linken. Nach der Dorsalseite scheinen die Blätter schwächer zu werden.

Die Gliafasern im Chiasma des Alligators sind auffallend zart und unterscheiden sich deutlich von den groben Fasern, wie sie z. B. die Schlangen haben. Die Gliazellen sind sehr zahlreich und regellos über den ganzen Opticus zerstreut. Die charakteristische Anordnung in Längsreihen, die so viele andere Reptilien zeigen, macht sich im Chiasma des Alligators fast gar nicht bemerkbar. Ebenso wenig zeigt sich eine Abnahme der Gliazellen im Chiasma. Neben den Gliazellen finden sich auch zahlreiche Bindegewebskerne, die sich durch ihre lang gestreckte, etwas kommaförmig gebogene Gestalt deutlich von den rundlichen Kernen der Glia unterscheiden. Besonders dicht liegen die Bindegewebskerne in der Peripherie der Nervi optici, fehlen aber auch in den centralen Partien keineswegs.

Das Blutgefässnetz ist nur schwach ausgebildet und zeigt nichts besonders Auffallendes.

### Allgemeines.

Wie Eingangs erwähnt, ist es mir nicht gelungen, auf experimentellem Wege die Frage zu entscheiden, ob die Sehnerven der Reptilien total oder partiell kreuzen. Doch lässt sich die Frage für meisten untersuchten Species, wie ich glaube, auch ohne Anwendung des Degenerationsverfahrens beantworten. Denn wo die Verhältnisse

so einfach liegen wie bei der Blindschleiche, dem Gecko, den Eidechsen und den beiden untersuchten Schlangen, könnte einem das Umbiegen von Bündeln oder Fasern gar nicht entgehen. Da ich bei sorgfältigster Durchmusterung meiner Schnittserien nichts derartiges bemerken konnte, halte ich mich für berechtigt, für die genannten Arten mit Sicherheit eine totale Kreuzung der Sehnerven zu behaupten. Schwieriger ist die Entscheidung der Frage für die Schildkröten und für die dorsalen Theile des Chiasmas von *Chamaeleo*. Doch auch bei diesen Thieren konnte ich nie Bilder finden, die für eine partielle Kreuzung der Sehnerven sprachen, so dass ich mit EDINGER (3) es für das bei weitem Wahrscheinlichste halte, dass im Chiasma sämmtlicher Reptilien totale Kreuzung stattfindet. Dafür sprechen noch andere Gründe. Wie bei Besprechung der Literatur dargethan wurde, konnte, abgesehen von der ganz vereinzelt dastehenden Angabe MUNK's (10) für die Taube, bisher nur bei einigen Säugethieren der experimentelle Nachweis partieller Kreuzung der Sehnerven erbracht werden. Totale Kreuzung haben sowohl die Degenerationsmethode als auch pathologisch-anatomische Untersuchung dargethan für den Karpfen, den Frosch und verschiedene Vögel. Diese Thatsachen der vergleichenden Neurologie lassen es wohl als im höchsten Grade unwahrscheinlich erscheinen, dass bei den Reptilien die Sehnerven partiell kreuzen.

Vergleichen wir die feinere histologische Structur des Chiasma nervorum opticorum der verschiedenen Reptilien, so fällt uns in erster Linie die grosse Mannigfaltigkeit innerhalb dieser Wirbelthierclassen auf. So einfachen Verhältnissen, wie sie z. B. *Anguis* und *Lacerta* zeigen, steht der complicirte Aufbau des Chiasmas der Schildkröten gegenüber, wo Blätter und Bündel in bunter Folge mit einander abwechseln. Ja, innerhalb einer Familie können die grössten Verschiedenheiten auftreten. Die Sehnerven von *Tropidonotus* spalten sich in nur 2 Blätter, bei *Coryphodon* zeigt sich dagegen eine Kreuzung sehr zahlreicher kleiner Bündelchen. Selbst im Chiasma desselben Thieres können zwei Formen der Kreuzung neben einander bestehen, wie meine Untersuchungen für *Chamaeleo* gezeigt haben. Eine auch nur annähernd gleiche Mannigfaltigkeit hat sich bisher für keine andere Wirbelthierclassen ergeben. Die Amphibien und Säugethiere zeigen bei allen ihren Vertretern denselben Typus der Kreuzung von kleinen Bündeln, höchstens ist die Zersplitterung bei den höher stehenden Arten weitgehender als bei den niedern. Bei den Vögeln ist durchweg die blätterweise Kreuzung entwickelt, wenn auch die Zahl der Blätter, in die jeder Nerv zerfällt, manchmal bei nahe verwandten

Arten sehr verschieden sein kann. Ferner zeigen die Reptilien eine grosse Mannigfaltigkeit in Bezug auf den Winkel, unter dem sich die Nerven kreuzen, ohne dass sich eine Norm aufstellen liesse wie bei den Säugethieren, wo im Allgemeinen die höher stehenden Vertreter der Classe einen grössern Kreuzungswinkel aufweisen. Denn unter den Reptilien fanden wir einen stumpfen Winkel bei so primitiven Formen wie *Anguis* und *Platydictylus* einerseits und bei *Testudo* andererseits, die sich gerade durch einen sehr complicirten Kreuzungsmodus auszeichnet. Dabei kreuzen sich z. B. in dem sehr verwickelt aufgebauten Chiasma von *Emys europaea* die Sehnerven unter einem sehr kleinen Winkel. Weitgehende Differenzen zeigen sich endlich auch in der Ausbildung und Anordnung der Neuroglia und des Bindegewebes. Unter diesen so mannigfaltig entwickelten Chiasmen lassen sich immerhin 4 besondere Typen aufstellen. Den einfachsten und wohl auch ältesten weisen die niedriger stehenden Lacertilien auf. Jeder Nerv zerfällt hier in 2—3 Blätter, die sich alternirend mit denen der andern Seite kreuzen. Die Gliazellen liegen besonders im Nervus opticus in deutlichen, wenn auch zuweilen nur kurzen, Längsreihen, ohne dass es durch diese Anordnung aber zu einer sehr deutlichen Zerklüftung des Nerven in einzelne Stränge kommt. Bei *Anguis* und *Platydictylus* zeigt das Chiasma selbst einen auffallenden Mangel an Gliazellen. Ich halte dieses Verhalten für ein primitives, nicht nur, weil das Chiasma der Blindschleiche auch in jeder andern Hinsicht sehr einfache Verhältnisse aufweist, sondern vornehmlich auch deswegen, weil, wie STUĐNIČKA (18) gezeigt hat, bei den Eidechsen in jungen Stadien die Gliazellen ebenfalls beim Eintritt des Nerven in das Chiasma plötzlich aufhören.

Einem zweiten Typus gehört das Chiasma der Schlangen an. Er ist gekennzeichnet durch starke Ausbildung der Glia sowohl im Tractus und Nervus opticus als auch im Chiasma, besonders aber durch das Auftreten von bindegewebigen Septen im Sehnerven, die sich bei den höhern Formen bis in das Chiasma erstrecken<sup>1)</sup>. Die Gliazellen liegen stets in langen, der Längsaxe der Nerven parallelen Reihen. Die Gliafasern und -zellen, besonders aber die bindegewebigen Septa zerspalten den Sehnerven in eine grosse Zahl kleinerer Stränge oder Bündel. Die Kreuzung vollzieht sich bei den niedern Formen blätter-

---

1) Leider ist bis jetzt noch keine einzige Giftschlange untersucht, so dass die geschilderten Verhältnisse vielleicht nur auf die Colubriden zu beschränken sind.

weise, bei den höher stehenden, wenigstens bei *Coryphodon*, dagegen bündelweise.

Das Chiasma der Schildkröten, das den dritten Typus darstellt, kennzeichnet sich durch einen sehr verwickelten Aufbau aus massenhaften dünnen Blättchen und kleinen Bündeln, die sich nach Art einer Matte mannigfach durchflechten und überkreuzen. Auch der Sehnerv der Schildkröten weist eine Besonderheit gegenüber dem aller andern Reptilien auf. Ich meine die ihn in seiner ganzen Länge durchziehende, von STUDNIČKA (18) entdeckte Rinne, die bis in die Mitte des Nerven eindringt und Bindegewebe und Blutgefäße enthält. Aehnlich gebaut ist der Sehnerv der Ganoiden; doch will STUDNIČKA darin nur eine Convergenz sehen. Da aber der genannte Autor dieselbe Rinne im Opticus von Embryonen des Geckos und der Ringelnatter gefunden hat, so könnten wir es hier doch vielleicht mit einem ursprünglichen Charakter zu thun haben, den die heute lebenden Ganoiden und Schildkröten von gemeinsamen Vorfahren überkommen und durch zähe Vererbung festgehalten haben könnten, während er den Dipneusten, Amphibien und übrigen Reptilien verloren gegangen sein könnte.

Den vierten und letzten Typus vertritt unter den von mir untersuchten Arten nur der Alligator. Das Chiasma wird hier durch eine grosse Zahl dünner Blätter gebildet, in welche jeder Sehnerv zerfällt. Er erinnert also an das Chiasma mancher Vögel. So theilen sich z. B. nach SCHEEL (14) die Optici bei der Gabelweihe in 11—12, bei der Dohle in 17—18 Blätter. Gliazellen und Bindegewebskerne sind über den ganzen Sehnerv des Alligators dicht und regellos zerstreut. Leider habe ich über diese Verhältnisse bei Vögeln in der Literatur keine genauen Angaben finden können, so dass ich nicht angeben kann, ob sich die Aehnlichkeit zwischen Crocodiliern und Vögeln auch auf diese Verhältnisse erstreckt.

Die Zusammenstellung der aus meinen Untersuchungen gewonnenen Resultate berechtigt zu dem Schluss, dass die gemeinsamen Vorfahren aller recenten Reptilien ein ganz einfach gebautes Chiasma gehabt haben müssen. Die Sehnerven dieser Urreptilien zerfielen offenbar in höchstens 2—3 Blätter. Von den heutigen Vertretern der Classe hat, soweit unsere Kenntnisse reichen, also *Anguis fragilis* die primitivste Structur bewahrt, was sich ja auch durch die mehrfach erwähnte Vertheilung der Gliazellen im Chiasma der Blindschleiche ausspricht. Aehnlich alterthümliche Verhältnisse weisen auch noch die Eidechsen auf. Die übrigen so verschiedenartigen Kreuzungsmodi der Reptilien

müssen auf die eine oder andere Art von diesem Urtypus abgeleitet werden. Und ich glaube, das geht ohne allzu grossen Zwang. Wie z. B. das Chiasma der Schildkröten entstehen konnte, zeigen sehr schön die Verhältnisse von *Chamaeleo* oder *Platydictylus*. Entweder konnte sich die Mischung von blätterförmiger und bündelförmiger Kreuzung zuerst in bestimmten Partien des Chiasmas, wie beim Chamäleon, ausbilden und sich allmählich auf das Ganze ausdehnen. Wir sahen ja interessanter Weise auch bei *Testudo* ganz ventral noch die einfache, blätterförmige Kreuzung erhalten. Oder aber es konnten sich, wie das beim Gecko ja im Anfangsstadium zu beobachten ist, an den Berührungsflächen zwei sich kreuzender Blätter zuerst einige Bündel isoliren, um mit denen der entgegengesetzten Nerven gesondert zu kreuzen. Aehnlich gemischte Structures des Chiasmas, wie sie *Chamaeleo* und *Platydictylus* aufweisen, kommen auch in andern Wirbelthierclassen vor. Oben erwähnte ich bereits, dass SANDERS (13) bei verschiedenen Selachiern einen Wechsel des Kreuzungsmodus zwischen den dorsalen und ventralen Partien des Chiasmas constatirt hat.

Von einem ähnlich primitiven Chiasma wie dem der Blindschleiche lassen sich auch ohne grosse Schwierigkeiten die bei den Schlangen vorliegenden Verhältnisse ableiten. Wie wir gesehen haben, imponirt der Nervus opticus der Schlangen durch sein sehr reich entwickeltes Glianetz und durch die Ausbildung von bindegewebigen Septen. Durch das Einwuchern derselben in das Chiasma erstreckt sich dann die Zerklüftung des Sehnerven in einzelne Stränge oder Bündel auch in dieses. Dadurch konnte es leicht dazu kommen, dass sich einzelne Bündel isolirten und gesondert kreuzten. Das Endresultat dieser Entwicklung musste dann die reine bündelförmige Kreuzung sein, wie sie HERRICK (6) für *Coryphodon constrictor* nachgewiesen hat. Thatsächlich zeigt sich ja bei *Zamenis viridoflavus*, dass an den Berührungsflächen zweier Blätter sich jedes Mal einige Bündel gesondert kreuzen.

Das aus zahlreichen dünnen Blättern zusammengesetzte Chiasma des Alligators endlich setzt eine Spaltung der wenigen Blätter des primitivern Typus, wie ihn die Eidechsen vertreten, voraus. Dass die Annahme einer solchen keine zu gewagte ist, zeigt sehr schön das Chiasma der Vögel. In dieser Classe haben wir ja, wie oben erwähnt, die verschiedensten Zahlen von Blättern, von 2 bei *Strix ulula* bis zu 17—18 bei der Dohle.

Die Untersuchung eines einzigen so speciellen Organtheils wie des Chiasma nervorum opticorum an nur wenigen Vertretern einer Thier-

classe berechtigt wohl keineswegs zu weitgehenden phylogenetischen Schlüssen. Ich möchte aber doch nicht unterlassen, kurz darauf hinzuweisen, wie gut sich meine und der andern Autoren Befunde einfügen lassen in den Rahmen unserer sonstigen Kenntnisse über die systematische Stellung und die Verwandtschaftsbeziehungen der Reptilien, wie sie in neuester Zeit von FÜRBRINGER (5) bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über den Brustschulterapparat und die Schultermuskeln zusammengestellt worden sind.

Die primitivste Structur des Chiasmas fanden wir bei den Lacertiliern, sowohl bei den echten Eidechsen als auch bei der Blindschleiche. Ebenso zeigte auch die Sehnervenkreuzung des Geckos, besonders in der spärlichen Entwicklung und in der Anordnung der Neuroglia, noch recht ursprüngliche Verhältnisse, wenn sich bei ihm auch schon durch Abspaltung einiger gesondert kreuzenden Bündel der Anfang höherer Differenzirung bemerkbar macht. Eidechsen und Geckoniden haben sich aber auch sonst als diejenigen Reptilien erwiesen, die in ihrem ganzen Bau neben *Hatteria* am meisten ursprüngliche und generalisirte Charaktere bewahrt haben. Von den Ophidiern sagt FÜRBRINGER (5), dass sie eine den Eidechsen nahe verwandte, aber doch selbständige Ordnung ausmachen, die sich als höhere Spezialisten von primitiven Lacertiliern ableiten lassen. So zeigt denn auch *Tropidonotus* noch ein ganz einfach gebautes Chiasma, das sich von dem der Lacertilier hauptsächlich nur durch andere Anordnung der Neuroglia unterscheidet. *Zamenis* lässt schon den Beginn einer weiter fortschreitenden Specialisirung deutlich erkennen. *Coryphodon* endlich hat nach den Untersuchungen HERRICK's bereits ein sehr hoch differenzirtes Chiasma. Als Spezialisten erweisen sich auch die Schildkröten wie in ihrer gesammten Anatomie, so auch bezüglich ihrer Sehnervenkreuzung. Die Chamäleonten bilden eine sehr selbständige, wohl charakterisirte Familie, die sich aber durch Vermittlung der Uroplatiden unschwer an die primitivern Lacertilier anschliessen lässt. Das Chiasma von *Chamaeleo vulgaris* zeigt in seiner dorsalen Hälfte eine bedeutende Differenzirung, in der ventralen dagegen einfache Verhältnisse, die noch sehr an Lacertilier erinnern. Der Alligator ist charakterisirt durch die höchste Ausbildung der blätterförmigen Kreuzung unter allen bisher untersuchten Reptilien. Sein Chiasma hat also grosse Aehnlichkeit mit dem der Vögel. Im Allgemeinen werden die vier, oben von mir aufgestellten Typen des Reptilienchiasmas von den Vertretern vier verschiedener Familien repräsentirt, von denen nur die Lacertilier und Colubriden zu einer Ordnung gehören.

Werfen wir noch einen Blick auf die Chiasmastructur der andern Wirbelthierclassen, so interessiren uns zunächst die Amphibien, weil wir ja gewöhnt sind, unter ihnen die Vorfahren der Reptilien zu suchen. Innerhalb der genannten Classe herrscht grosse Einheitlichkeit. Bei allen bisher untersuchten Arten, sowohl Urodelen als Anuren, splittern sich die Nervi optici in eine grosse Zahl kleiner Bündelchen auf, die sich in complicirter Weise durchflechten. Es liegt auf der Hand, dass wir von so hoch differenzirten Structuren unmöglich das so viel einfachere Chiasma der ältern Reptilien mit seiner Kreuzung nur weniger dicker Blätter ableiten können. Vielmehr müssen wir für die ältesten Amphibien eine ganz primitive Chiasmastructur annehmen. Eine so weit gehende secundäre Vereinfachung, wie wir sie sonst postuliren müssten, ein Zusammenschluss der zahllosen feinen, sich in complicirter Weise durchflechtenden Bündel zu wenigen glatt über einander wegziehenden Blättern ist kaum vorstellbar. Interessant sind zwei von FRITZ (4) mitgetheilte abnorme Fälle, einer von *Rana munda* und einer von *Rana arvalis*. Bei diesen beiden Exemplaren kreuzten sich in den dorsalen Partien des Chiasmas im Gegensatz zu allen andern untersuchten Amphibien nur wenige dicke und breite Bündel. Es ergiebt sich also ein ähnlich gemischter Bau des Chiasmas, wie wir ihn bei *Chamaeleo* normaler Weise finden. Es wäre möglich, dass wir es bei diesen beiden Fröschen mit Rückschlagserscheinungen in frühere primitivere Zustände zu thun hätten.

Bei den Säugethieren findet sich, wie FRITZ (4) hervorhebt, eine merkwürdige Uebereinstimmung mit dem Chiasma der Amphibien. Auch bei den Säugethieren herrscht ja allgemein die bündelförmige Kreuzung. Ich finde dies aber nicht so erstaunlich, da ja die Säugethiere in vielen andern Beziehungen mehr Aehnlichkeit mit den Amphibien aufweisen als mit den Reptilien. Ob übrigens die Säugethiere die bündelförmige Kreuzung erst selbständig erworben oder aber bereits von ihren Vorfahren ererbt haben, entzieht sich noch gänzlich unserer Beurtheilung. War letzteres der Fall, so konnten die Vorfahren der Säugethiere allerdings keine Reptilien gewesen sein, da wir innerhalb dieser Classe die bündelförmige Kreuzung nur bei höher stehenden und specialisirten Formen finden.

Bei den Vögeln kommt bekanntlich ausschliesslich blätterförmige Kreuzung in verschiedener Höhe der Ausbildung vor. In dieser Hinsicht macht also ihre Ableitung von Reptilien keine Schwierigkeiten. Die Aehnlichkeit, die das Chiasma des Alligators mit dem vieler Vögel aufweist, ist aber wohl nur als eine der vielen Convergenzen zu

betrachten, die die Crocodilier und ihre Verwandten, die Dinosaurier und Pterosaurier, gegenüber den Vögeln aufweisen.

Noch bleibt mir die Frage zu erörtern, wie wir uns die Entstehung so verschiedener Chiasmastructuren vorzustellen haben, welche biologischen oder morphologischen Ursachen besonders die Ausbildung der complicirten bündelförmigen Sehnervenkreuzung bedingt haben könnten. Bisher ist diese Frage noch wenig ventilirt worden.

SCHEEL (14) glaubt, dass, bei den Säugethieren wenigstens, die grössere oder geringere Complicirtheit des Chiasmas eng mit dem Verhalten des Gesichtsfeldes der Augen zusammenhängt. Er sagt darüber: „Die Stellung der Augen ist beim Kaninchen und beim Schaf eine derartige, dass ein Correspondiren des Gesichtsfeldes vollkommen ausgeschlossen werden kann; auch beim Rind ist wohl nur, wenn überhaupt, ein ganz minimier Theil in der Peripherie des einen Gesichtsfeldes im Stande, sich mit dem entsprechenden Theil des andern Gesichtsfeldes zu decken. Anders verhält sich die Sache beim Hund oder bei der Katze, wo die Lage der Augen, an der Vorderfläche des Kopfs und nach vorn gerichtet, annehmen lässt, dass ein grosser Theil des peripherischen Gesichtsfeldes, vielleicht der grössere Theil, correspondirt. Wir werden sehen, dass beim Menschen, wo beide Augen nur ein gemeinschaftliches Gesichtsfeld haben, die Theilung der Faserbündel im Chiasma eine noch viel feinere und weiter gehende ist als beim Hund und bei der Katze, wenn auch schon bei der Katze die Feinheit dieser Theilung sich der beim Menschen gefundenen annähernd gleich erweist. Um aus diesen Befunden, welche unter den Säugethieren eine gewisse, nach der Feinheit der Fasertheilung im Chiasma aufzustellende Reihenfolge von den niedern bis zu den höchsten Thieren gestatten, die übereinstimmen würde mit einer andern Stufenleiter, an deren Fuss die Säugethiere stehen, deren Gesichtsfelder einander vollständig ausschliessen, deren Spitze der Mensch mit seinem völlig gleichnamigen Sehfeld einnehmen würde — um aus diesen Befunden Schlüsse für die physiologischen Unterschiede der Sehnerven bei identischem und nicht correspondirendem Sehfeld zu ziehen zu wollen, sind diese Untersuchungen allerdings noch bei weitem nicht ausreichend; es möge genügen, an dieser Stelle auf die anatomischen Unterschiede aufmerksam gemacht zu haben etc.“ Der interessante Gedanke SCHEEL's ist unterdessen durch neuere Befunde widerlegt worden. Denn wenn der von SCHEEL angenommene physiologische Zusammenhang bestehen würde, so müsste er sich doch ganz allgemein und nicht bloss bei den Säugethieren nachweisen lassen. Wir müssten also auch in den andern Wirbelthier-

classen dieselbe Parallele zwischen Chiasmastructur und theilweiser oder vollständiger Deckung der Gesichtsfelder finden. Nun haben ja aber SINGER u. MÜNZER gezeigt, dass bei *Strix ulula*, einem Vogel also, dessen Sehaxen nahezu parallel gerichtet sind, die Kreuzung der Sehnerven sich mittels nur zweier dicker Blätter vollzieht. Obgleich also bei der Sperbereule eine weit gehende Deckung der Gesichtsfelder angenommen werden muss, zeigt sie den einfachsten Kreuzungsmodus unter allen darauf hin untersuchten Vögeln. Ferner zeichnen sich die Amphibien durch ein recht complicirtes Chiasma aus. Und doch liegen bei sämtlichen untersuchten Arten die Augen ganz an der Seite des Kopfes, so dass von einer Deckung der Gesichtsfelder auch nur in kleinen Theilen durchaus nicht die Rede sein kann. Unter den Reptilien zeichnet sich das Chamäleon durch eine ganz besonders hohe Unabhängigkeit der Augen aus, die ja ganz selbständige uncoordinirte Bewegungen ausführen können. Trotzdem weist es, wenigstens in den dorsalen Theilen seines Chiasmas, bündelförmige Kreuzung auf. Der Grund für die Zersplitterung der Sehnerven in zahlreiche feine Bündel muss also anderswo gesucht werden.

WIEDERSHEIM (19) scheint anzunehmen, dass die bündelförmige Sehnervenkreuzung einfach ein Anzeichen allgemeiner höherer Entwicklung sei, dass also, je höher eine Thiergruppe im System stehe, um so complicirter auch ihr Chiasma sei. FRITZ (4) bekämpft diese Ansicht, indem er einerseits auf das mehrfach erwähnte einfache Verhalten von *Strix ulula* hinweist, andererseits an die merkwürdige Uebereinstimmung zwischen den Amphibien und den höchsten Wirbelthieren, den Säugern, erinnert. Bei beiden Classen ist ja bekanntlich eine strohmattenähnliche Verflechtung zahlreicher feiner Bündel constatirt worden, während bei vielen Reptilien und Vögeln viel einfachere Verhältnisse vorwalten. Trotzdem glaube ich, dass die WIEDERSHEIM'sche Ansicht einige, wenn auch keine ganz allgemeine, Geltung haben kann. Man muss sich nur davor hüten, den ganzen Stamm der Vertebraten vom Amphioxus bis zum Menschen als eine einzige geradlinige Entwicklungsreihe aufzufassen, wie das in hirnanatomischen Werken zuweilen noch immer geschieht. Innerhalb der einzelnen Wirbelthierclassen besteht der WIEDERSHEIM'sche Satz vollkommen zu Recht. Das zeigt nicht allein das Studium des Reptilienchiasmas, sondern auch bei Säugethieren hält die Differenzirung und immer weitere Ausbildung der bündelförmigen Kreuzung durchaus Schritt mit der allgemeinen Ausbildungshöhe der einzelnen Ordnungen. Dass unter den Vögeln gerade eine Eulenart einen merkwürdig primitiven Kreuz-

zungsmodus bewahrt hat, muss seinen besondern Grund haben, der uns zur Zeit noch unbekannt ist. Als ganz vereinzelt Ausnahme besagt dieser Fall aber keineswegs viel gegen die Richtigkeit des WIEDERSHEIM'schen Satzes. Andererseits aber giebt derselbe ja eigentlich keine Erklärung und keine Lösung der aufgeworfenen Frage, er enthält vielmehr lediglich die Constatirung einer Thatsache, welche selbst erst einer Erklärung bedarf.

FRITZ (4) erblickt in dem Zustandekommen annähernd gleicher Verhältnisse der Sehnervenkreuzung bei so weit aus einander stehenden Thiergruppen, wie die recenten Amphibien und Mammalier jeden Falls sind, eine Convergenzerscheinung, die eine einheitliche Ursache haben muss. Eine solche hat ja auch schon SCHEEL (14), wie oben dargethan, gesucht, allerdings, wie ich glaube, ohne Erfolg. Ueberhaupt meine ich, dass die Lösung des Problems nicht in irgend welchen biologischen oder physiologischen Eigenthümlichkeiten des Auges oder überhaupt der peripheren Theile des Sehorgans zu suchen ist. Denn für die Function des Auges muss es schlechterdings gleichgültig sein, ob die Sehnerven ungetheilt an einander vorbei streichen oder in einige dicke Blätter zertheilt werden oder endlich sich in zahllose kleine Faserbündel zersplintern. Beim Austritt aus dem Chiasma schliessen sich doch diese Blätter oder Bündel wieder zusammen, und beim Eintritt in den Augenvulbus finden wir in allen Fällen einen einheitlichen geschlossenen Sehnerv. Auch zeigen ja Thiere, deren Biologie himmelweit verschieden ist, ähnliche Verhältnisse, während z. B. zwei Eulenarten, die doch in Bezug auf Richtung der Sehaxen, Beweglichkeit der Augen, und was sonst noch in Betracht kommen könnte, sich höchst wahrscheinlich ganz gleich verhalten, wichtige Differenzen in Bezug auf den Kreuzungsmodus der Sehnerven zeigen.

Ich glaube daher, dass die Lösung des Räthsels im Chiasma selbst liegen muss und daher nicht so sehr auf biologischem oder physiologischem als vielmehr auf morphologischem Gebiet zu finden ist. Allerdings wird erst noch ein viel grösseres Vergleichsmaterial zusammengetragen werden müssen, als es der Reflexion jetzt zur Verfügung steht. Bisher lässt sich etwas allgemein Gültiges in dieser Richtung noch kaum ahnen. Beschränken wir z. B. unsere Betrachtung auf die Familie der Colubriden, so könnten wir glauben, hier mit leichter Mühe eine plausible Erklärung zu finden. Wie die Untersuchungen an *Tropidonotus*, *Zamenis* und *Coryphodon* zeigen, hat es den Anschein, als ob bei den Nattern der Zerfall der Sehnerven in eine grössere Zahl von Blättern und seine schliessliche Aufsplitterung

in lauter kleine Bündel in sehr einfacher Weise durch Einwuchern von Gliazellen und bindegewebigen Septen in die proximalern Theile des Nervus opticus bedingt würden. Wollten wir diese Ansicht aber verallgemeinern, so würden wir schon innerhalb der Reptilien, bei *Testudo*, auf die grössten Schwierigkeiten stossen. Denn hier zeigt sich trotz grössten Theils bündelförmiger Kreuzung ein sehr deutlicher Mangel an Gliazellen innerhalb des Chiasmas. Wenn wir dazu die Amphibien nehmen, wo sie bei dem Urodelenchiasma nach FRITZ (4) oft ganz fehlen, so könnten wir vielmehr zu der Ansicht kommen, dass durch die bündelförmige Kreuzung der Sehnerven direct eine Ersparung an Gliazellen bewirkt würde. Jeden Falls scheint der Neuroglia keine allgemeinen ausschlaggebende Rolle für den Grad der Complicirtheit des Chiasmas zuzusprechen zu sein. Auch wissen wir über die Ausbreitung des Glianetzes im Nervus opticus der meisten Thiere noch zu wenig, um schon allgemeine Schlüsse ziehen zu können.

Zum Schluss möchte ich noch eine, soviel ich sehe, bisher noch von keinem Autor ausgesprochene rein morphologische Ansicht zur Discussion stellen. Wäre es nicht möglich, dass die grosse Verschiedenheit in der Kreuzung darin ihren hauptsächlichsten Grund hat, dass es gar nicht immer dieselben Fasern sind, die das Chiasma zusammensetzen. Könnten nicht die sich bündelweise kreuzenden Fasern einen andern Ursprung haben als die zu Blättern vereinigten. Man könnte sich doch vorstellen, dass zu Fasern eines sich in wenige Blätter spaltenden Sehnerven aus einem neu auftretenden Sehcentrum neue Fasern, und zwar zuerst nur ganz wenige, hinzugetreten seien, die sich demgemäss nur in ganz kleinen Bündeln kreuzen konnten. Später konnte allmählich im Lauf der phylogenetischen Entwicklung das neue Sehcentrum jeder Seite allmählich immer mehr an Bedeutung gewinnen und immer mehr Fasern zum Auge entsenden. Da hierbei in jeder Generation von beiden Seiten immer nur ganz kleine Bündelchen hinzutreten würden, würde sich mit Nothwendigkeit complicirte bündelförmige Kreuzung ergeben. So könnten wir uns die Entstehung eines Chiasmas denken, wie es z. B. *Chamaeleo* zeigt. Nebenbei konnte dann das primäre ältere Sehcentrum an Werth verlieren und anfangen zu degeneriren. Das würde sich darin zeigen, dass die aus demselben stammenden, sich blätterweise kreuzenden Fasern immer spärlicher und dadurch die Blätter immer dünner werden würden. Wir würden also ein Chiasma vor uns haben, wie ich es für *Testudo graeca* beschreiben konnte. Schliesslich würde nach voller Ausbildung des neuen Sehcentrums das alte ganz in Wegfall kommen können und

so im ganzen Gebiet des Chiasmas die bündelförmige Kreuzung zur Herrschaft gelangen. Natürlich brauchen keineswegs immer Faser-massen, die aus verschiedenen Centren stammen, auch einen verschiedenen Kreuzungsmodus aufzuweisen. Ob meinem Gedanken überhaupt irgend welcher Werth beigelegt werden kann, müssen erst exacte vergleichende Untersuchungen über die Kerne der Tractus optici bei den verschiedenen Thiergruppen lehren. Vorläufig ist es nur eine ganz vage Hypothese. Denn unsere Kenntniss über die Sehcentren der niedern Wirbelthiere ist noch gänzlich unsicher. Die Säugethiere sind aber für die Entscheidung nicht zu verwerthen, da bei ihnen ganz allgemein die bündelförmige Kreuzung vorherrscht. Dagegen glaube ich, dass gerade die Reptilien mit ihren überaus mannigfaltigen Chiasma-structuren ein vortreffliches Untersuchungsmaterial abgeben würden. Ich selbst habe bei meiner Arbeit den Ursprung der Sehnervenfasern bei den einzelnen Arten nicht eruiren können. Denn das hätte eine selbständige neue Untersuchung mit andern Methoden erfordert, zu der mir die Zeit mangelt, da mir andere Arbeiten gegenwärtig näher liegen.

Dagegen hat PEDRO RAMÓN (11) gerade beim Chamäleon constatiren können, dass der Tractus opticus aus zwei gesonderten Centren seinen Ursprung nimmt und so auch aus zwei deutlich gesonderten Faserzügen besteht. Der eine peripher bleibende Theil enthält die dorsalen Theile des Opticus, er überzieht die Thalamusoberfläche und endet mit Aufpinselungen im Mittelhirndach. Der zweite Faserzug des Tractus umfasst die ventralen Theile und Fasern aus der Decussatio transversa. Er gelangt medial vom Genuculatum in die Thalamustiefe und splittert im Genuculatum und den Thalamusganglien auf. Da, wie ich zeigen konnte, gerade das Chiasma des Chamäleons in seinen dorsalen und ventralen Theilen verschieden gebaut ist, so könnte die Entdeckung RAMÓN's vielleicht eine Stütze für meinen soeben ausgesprochenen Gedanken abgeben, wenn auch diese eine Thatsache für sich allein noch keine grosse beweisende Kraft besitzen kann. Einen interessanten Befund von SINGER u. MÜNZER (15) möchte ich noch erwähnen. Diese Autoren fanden bei Untersuchung von einseitig enucleirten Tauben, dass der Tractus opticus dieser Vögel aus zwei gesonderten, in besondere Centralorgane eintretenden Antheilen besteht, von denen der eine rascher der WALLER'schen Degeneration anheimfällt als der andere. Den zum Vergleich herangezogenen Tractus optici von *Strix ulula* fehlte dieser gesonderte Zug, den das Tauben-chiasma zeigt, vollständig. Dabei zerfällt bei der Taube bekanntlich

jeder Sehnerv in 4–5 Blätter, während die Kreuzung bei der genannten Eule mittels nur zweier dicker Blätter erfolgt. Ist hier also auch kein Unterschied von bündelförmiger und blätterförmiger Kreuzung vorhanden, so zeigt sich immerhin, dass der aus zwei gesonderten Centren stammende Tractus opticus der Taube in mehr Blätter zerfällt als der von *Strix ulula*.

Giessen, Zoologisches Institut, März 1902.

---

**Literaturverzeichnis.**

- 1) BELLONCI, J., Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei den Vertebraten, in: Z. wiss. Zool., V. 47, 1888.
- 2) EDINGER, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere, 6. Aufl., Leipzig 1900.
- 3) —, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. 4. Studien über das Zwischenhirn der Reptilien, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, V. 20, Heft 2.
- 4) FRITZ, FR., Ueber die Structur des Chiasma nervorum opticorum bei Amphibien, in: Jena. Z. Naturw., V. 33, 1900.
- 5) FÜRBRINGER, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparats und der Schultermuskeln, 4. Theil, *ibid.* V. 34, 1900.
- 6) HERRICK, C. L., Contributions to the comparative morphology of the central nervous system, in: Journ. comp. Neurol., V. 1, 1891.
- 7) HOFFMANN, C. K., Reptilien, V. 1, in: BRONN, Class. Ordn., V. 6, Abth. 3, Leipzig 1890.
- 8) KRAUSE, K., Experimentelle Untersuchungen über die Sehbahnen des Goldkarpfens (*Cyprinus auratus*), in: Arch. mikrosk. Anat., V. 51, 1898.
- 9) MICHEL, J., Ueber Sehnervendegeneration und Sehnervenkreuzung, in: Festschr. KÖLLIKER, Wiesbaden 1887.
- 10) MUNK, H., Ueber die Function der Grosshirnrinde, 1890.
- 11) RAMÓN, P., Estructura del encefalo del cameleon, in: Riv. trimestr. Micrograf., V. 1, 1896.
- 12) ROHON, J. V., Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 38, Abth. 2, 1878.
- 13) SANDERS, A., Contributions to the anatomy of the central nervous system of vertebrate animals, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 157, 1886.
- 14) SCHEEL, L., Ueber das Chiasma nervorum opticorum bei den Wirbelthieren und beim Menschen, Inaug.-Diss. Rostock, 1874.
- 15) SINGER, J., u. MÜNZER, E., Beiträge zur Kenntniss der Sehnervenkreuzung, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Cl., V. 55, 1889.
- 16) STANNIUS, H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 1854.
- 17) STIEDA, L., Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte, in: Z. wiss. Zool., V. 25, 1875.
- 18) STUDNÍČKA, F. K., Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbelthiere, in: Jena. Z. Naturw., V. 31, 1898.
- 19) WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, 4. Aufl., 1898.
- 20) WLASSAK, R., Die optischen Leitungsbahnen des Frosches, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1893, Suppl.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 35 — 36.

- Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Chiasma von *Anguis fragilis*.  
 Fig. 2. " " " " " *Lacerta agilis*.  
 Fig. 3. " " " " " *Lacerta viridis*.  
 Fig. 4. " " " " " *Platydictylus*  
*mauretanicus*.  
 Fig. 5 u. 6. Horizontalschnitt durch das Chiasma von *Chamaeleo*  
*vulgaris*.  
 Fig. 7. Horizontalschnitt durch das Chiasma von *Tropidonotus*  
*natrix*.  
 Fig. 8. Horizontalschnitt durch das Chiasma von *Emys euro-*  
*paea*.  
 Fig. 9. Horizontalschnitt durch das Chiasma von *Testudo graeca*.  
 Fig. 10. Horizontalschnitt durch das Chiasma von *Alligator lucius*.

Alle Figuren sind so orientirt, dass der nasale Winkel des Chiasmata nach oben sieht.

Vergrößerung sämtlicher Figuren 70 : 1.

Fig. 4.

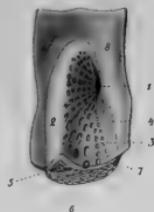


Fig. 2.

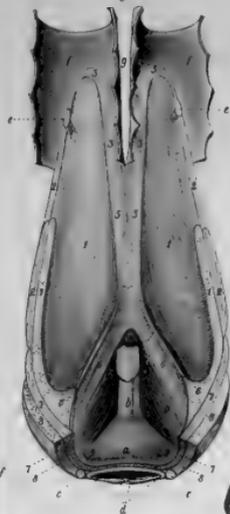


Fig. 3.



Fig. 1. Sagittalschnitt durch den Kopf einer Phocaena 3-5.

Fig. 2. Muskulöser Rachenschlauch von Phocaena dorsal gespalten und auseinandergeklappt, Ansicht von hinten.

Fig. 3. Dasselbe Präparat, Ansicht von vorn.

Fig. 4. Oberer Theil des Rachenschlauches rechte Seite, Ansicht von innen.

Fig. 1.

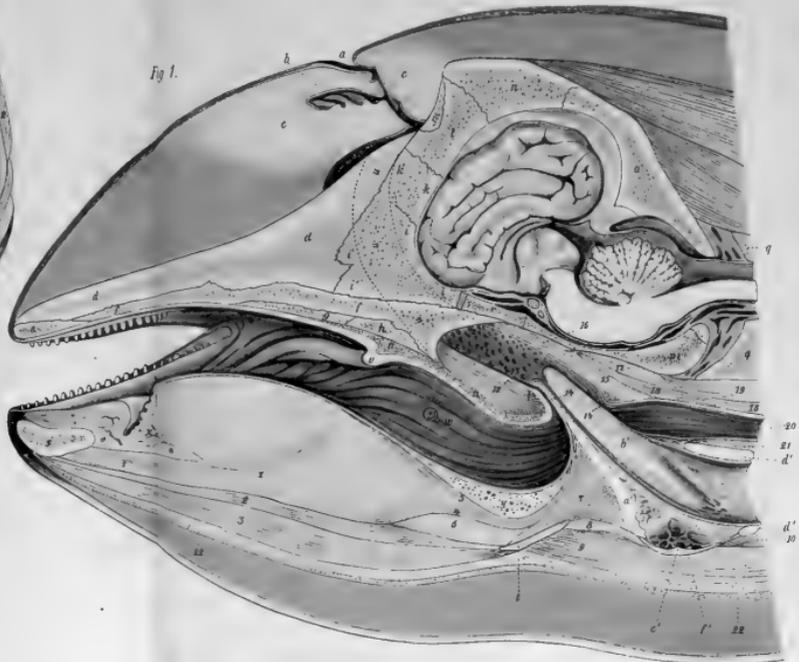






Fig. 1. 187



Fig. 2. 190



Fig. 6. 199



Fig. 3. 197



Fig. 5. 188



Fig. 4. 190

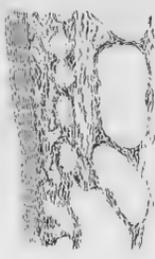


Fig. 7. 197



Fig. 8. 190





Fig. 9.

30

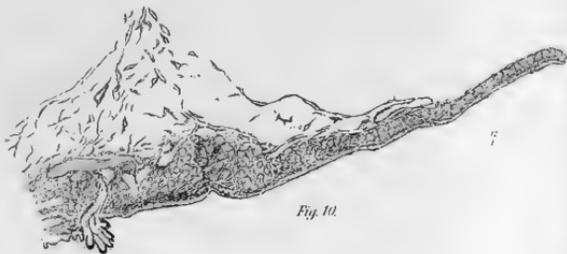


Fig. 10.

17



Fig. 11.

12  
7



Fig. 12.

12  
7

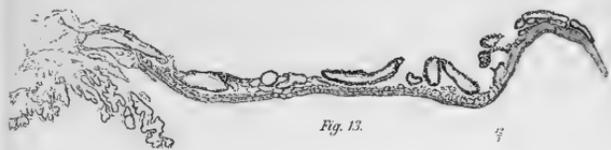


Fig. 13.

9



Fig. 14.

12  
7



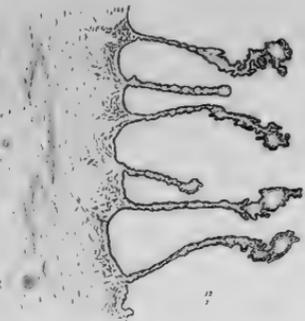


Fig. 15.

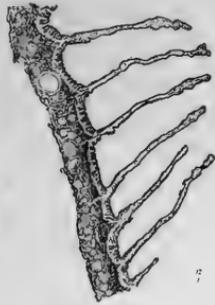


Fig. 16.

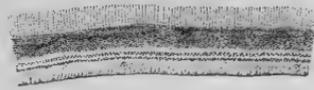


Fig. 19.



Fig. 22.



Fig. 20.



Fig. 24.



Fig. 21.



Fig. 17.



Fig. 18.

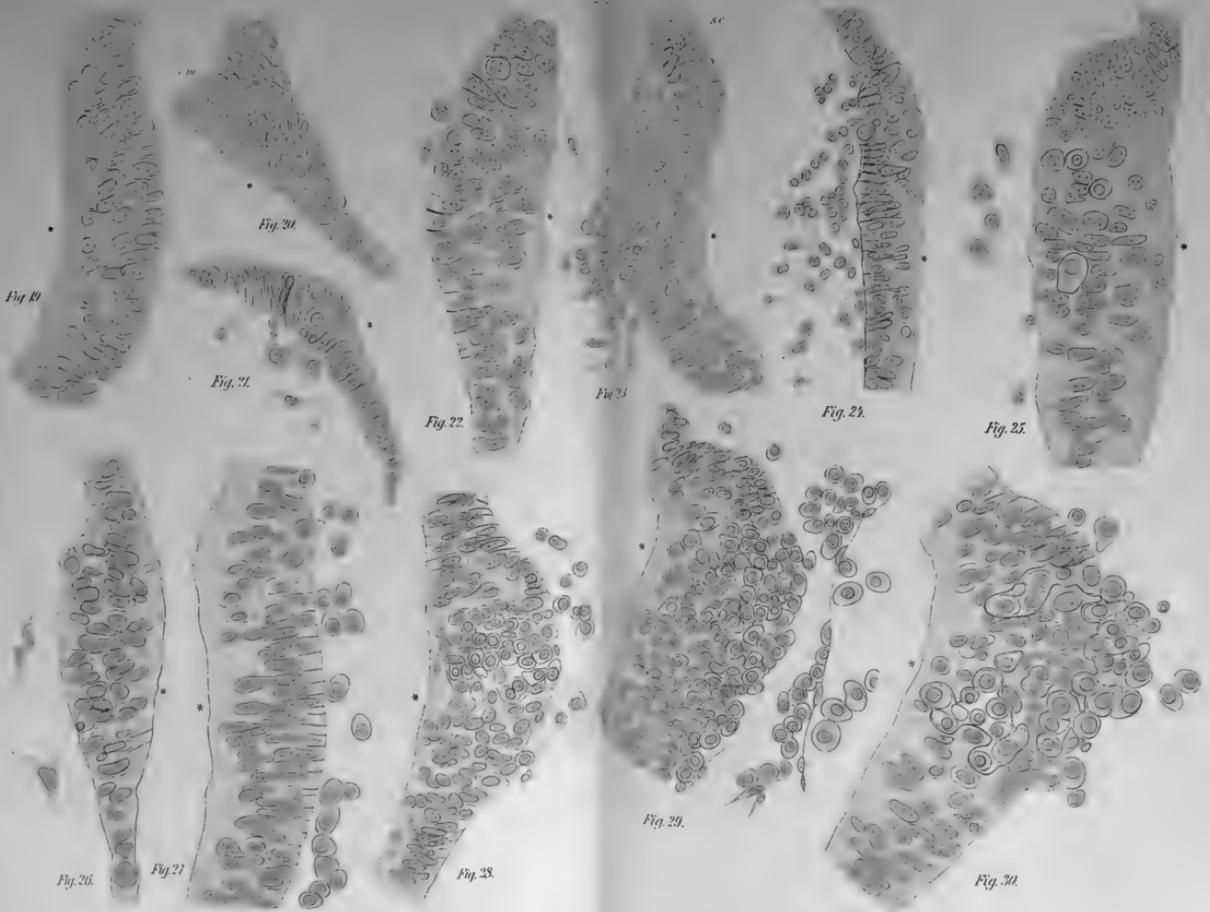


Fig. 23.











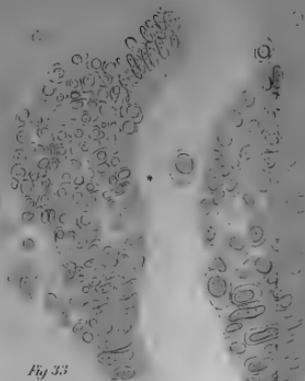


Fig. 34.

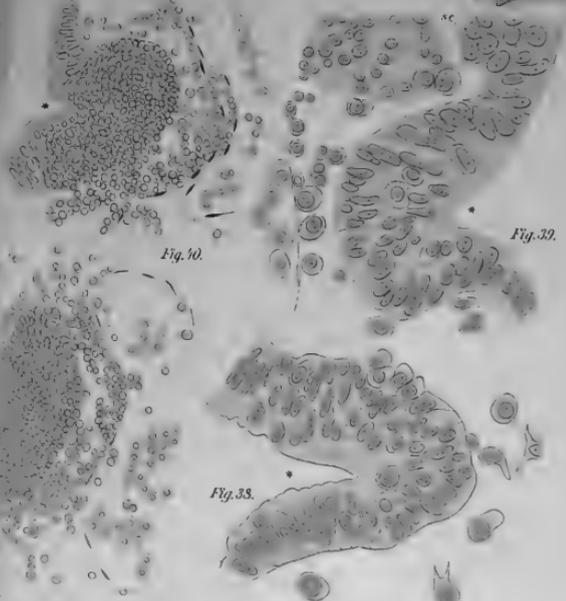
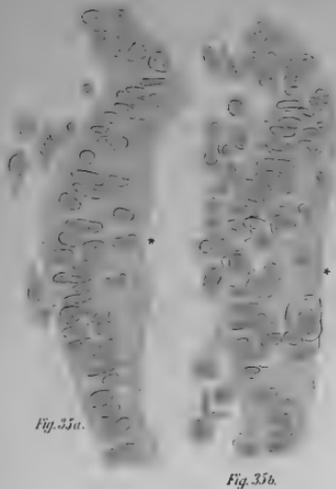
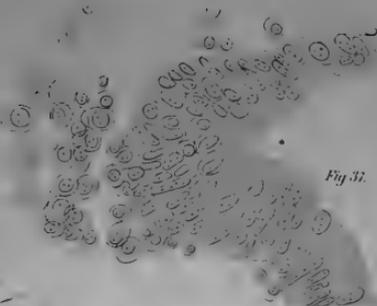


Fig. 41.



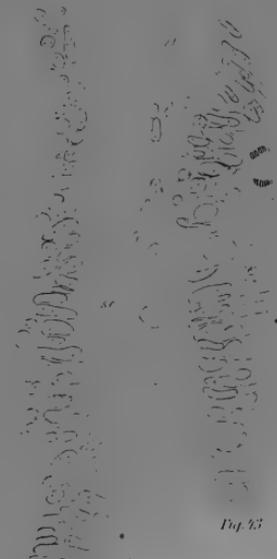


Fig. 43

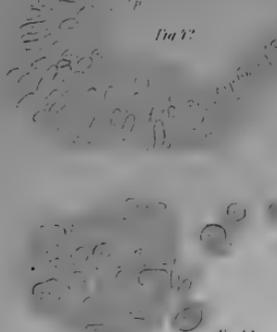


Fig. 47

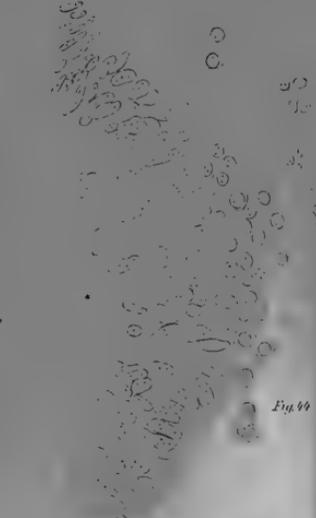


Fig. 44

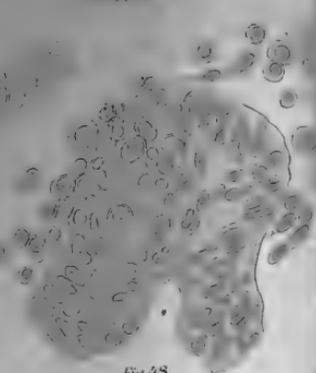


Fig. 48



Fig. 45

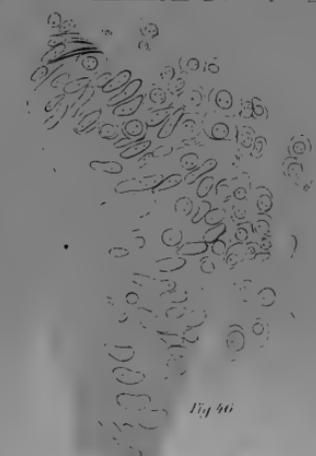


Fig. 49



Fig. 40



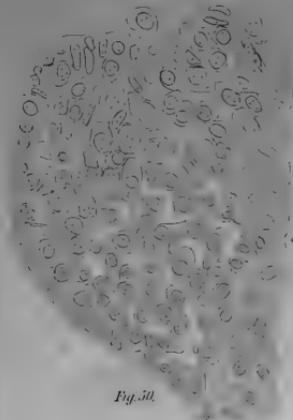


Fig. 50.

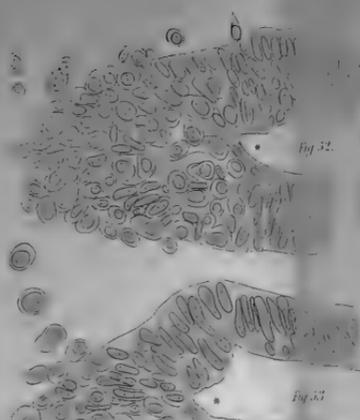


Fig. 52.

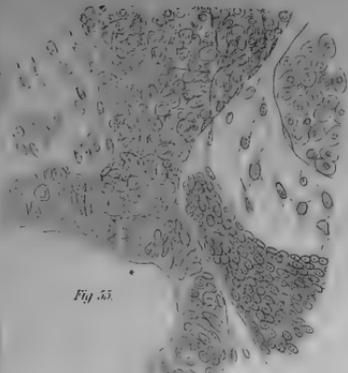


Fig. 53.

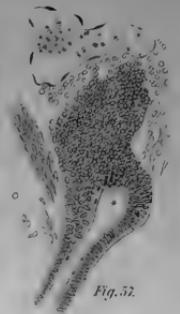


Fig. 54.



Fig. 55.

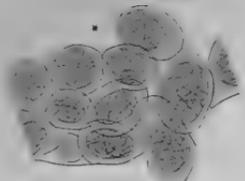


Fig. 56.



Fig. 60.

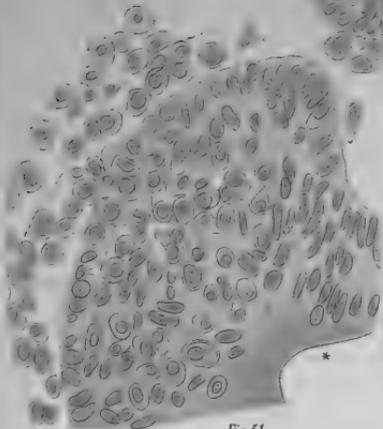


Fig. 51.

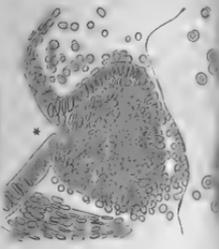


Fig. 54.

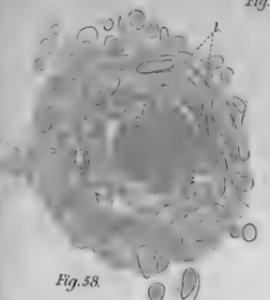


Fig. 58.

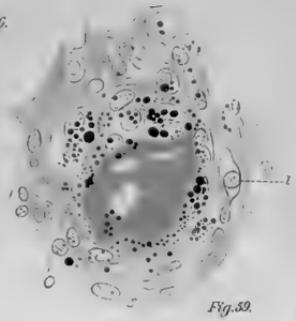


Fig. 59.





Fig. 64

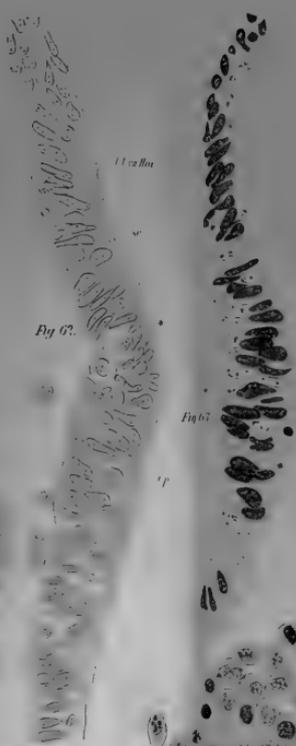


Fig. 62.

Uzhu

Fig. 63



Fig. 65



Fig. 61.

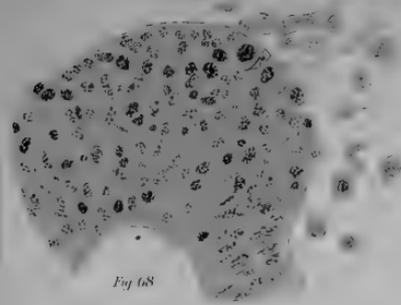


Fig. 68

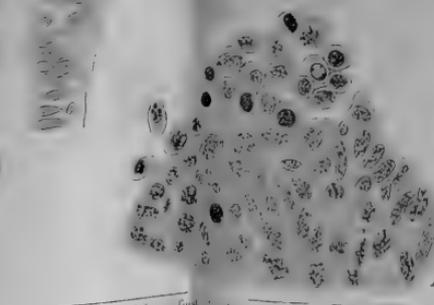


Fig. 67.

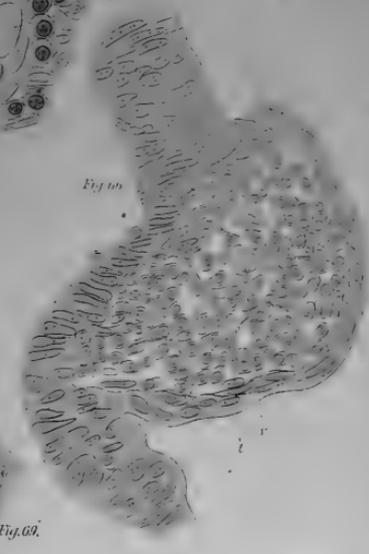


Fig. 66



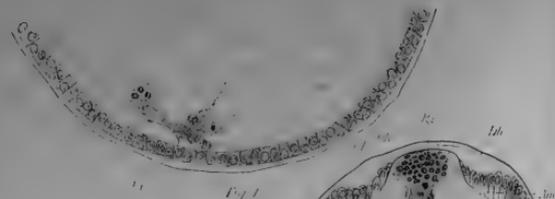


Fig. 1



Fig. 4

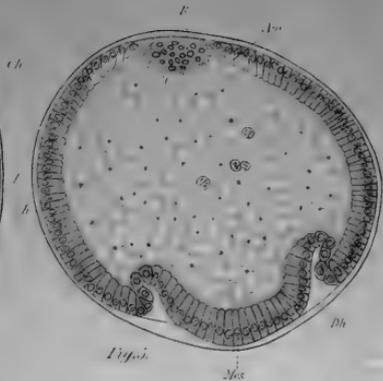


Fig. 5



Fig. 2

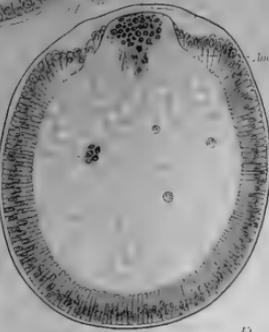


Fig. 3

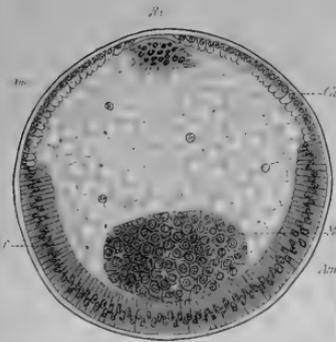


Fig. 6

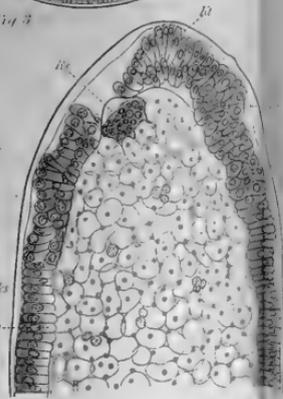


Fig. 7

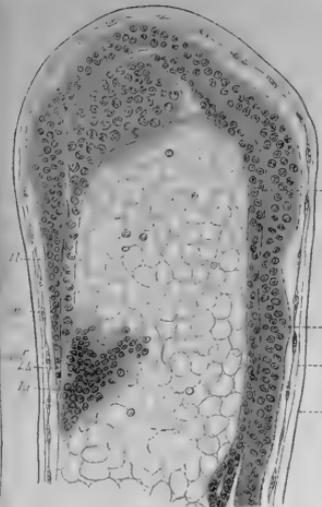


Fig. 8

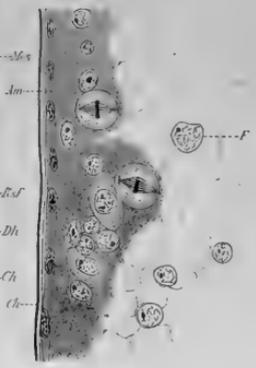


Fig. 9





Fig. 10.

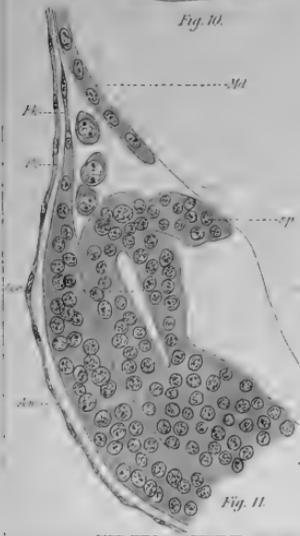


Fig. 11.

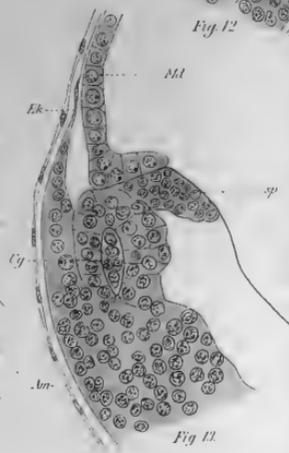


Fig. 12.



Fig. 13.

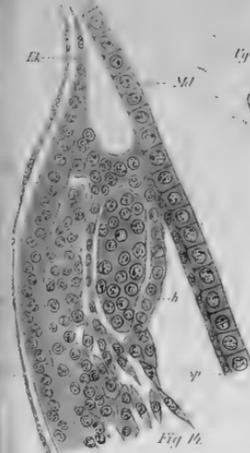


Fig. 14.

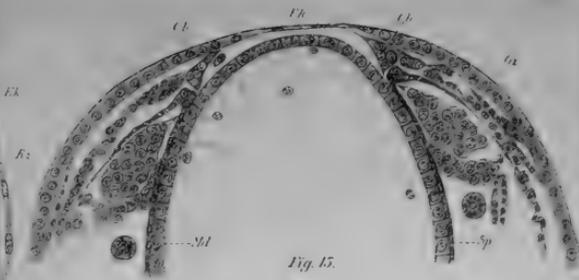


Fig. 15.



Fig. 16.

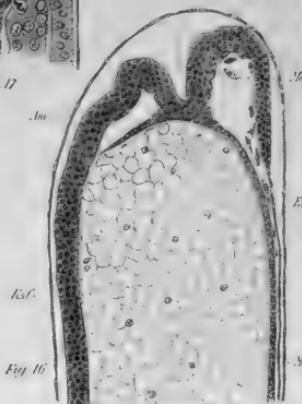


Fig. 17.



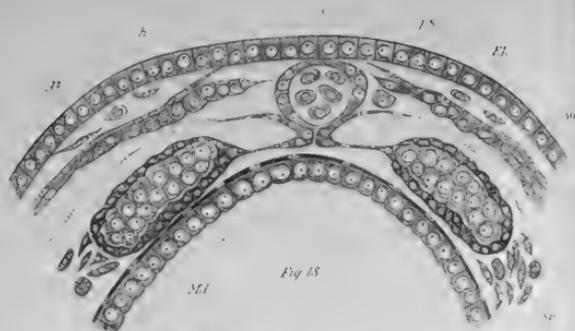


Fig 18

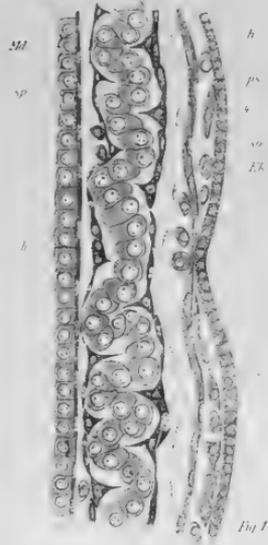


Fig 19



Fig 21



Fig 22

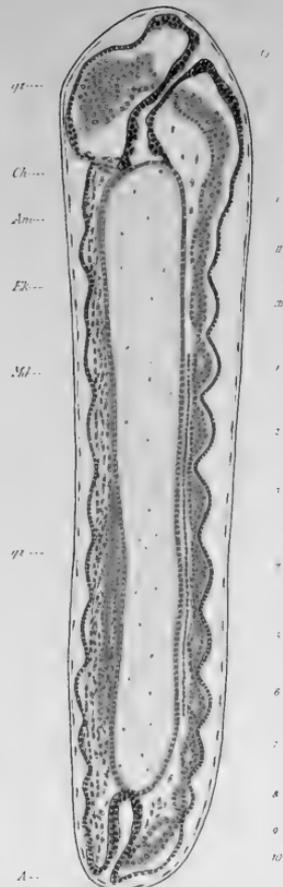


Fig 20







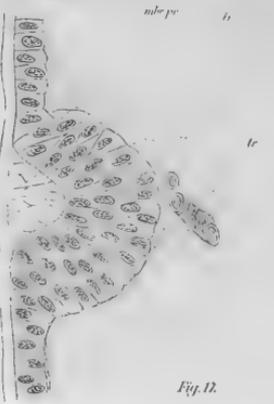
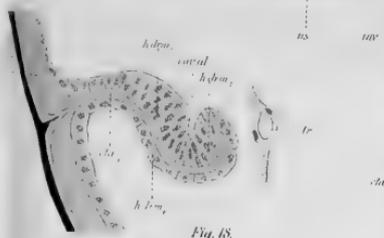
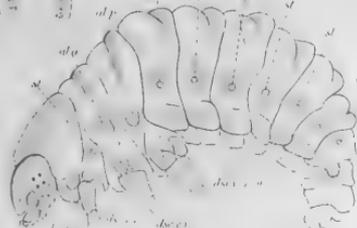


Fig. 20

Fig. 19

Fig. 18

Fig. 12





Fig. 21. sac al

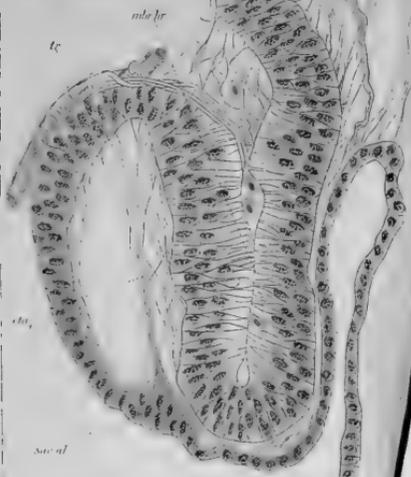


Fig. 22.

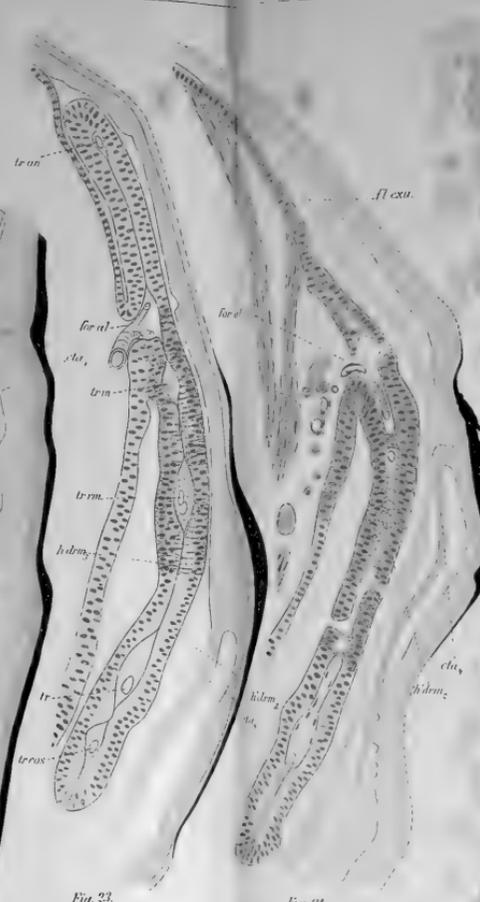


Fig. 23.

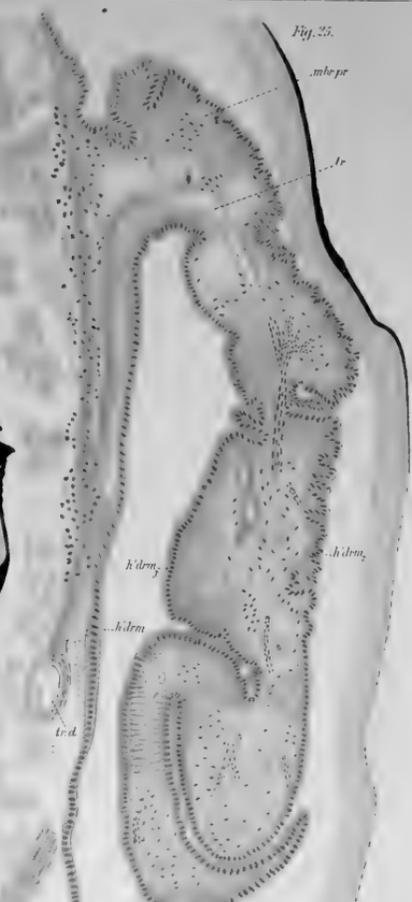


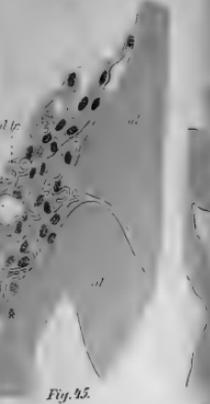
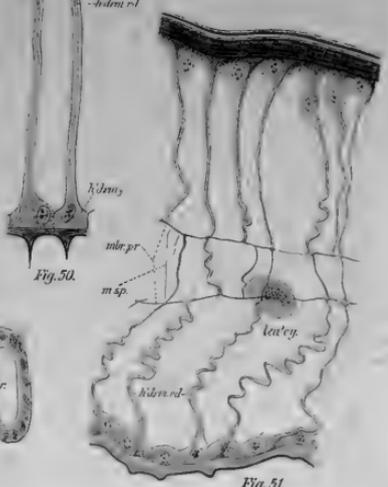
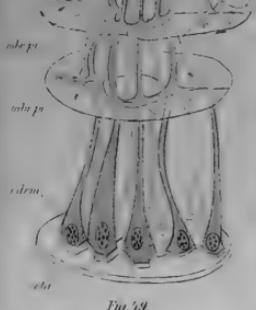
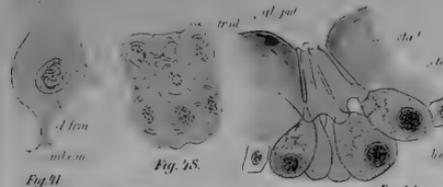
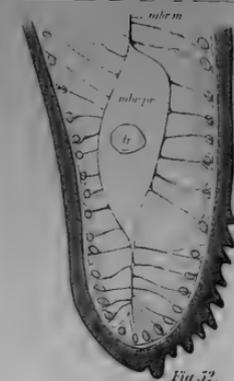
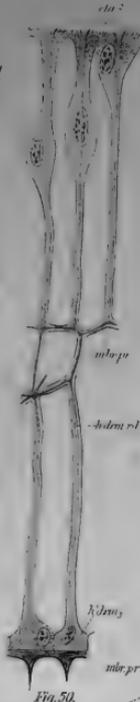
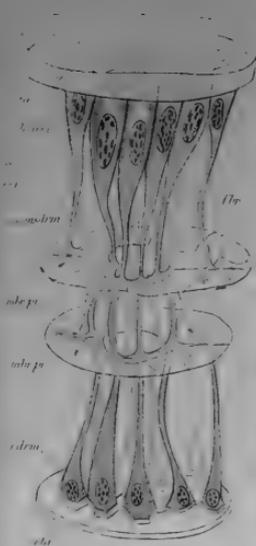
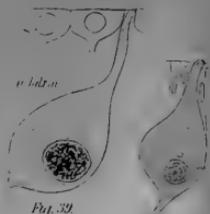
Fig. 24.

Fig. 25.











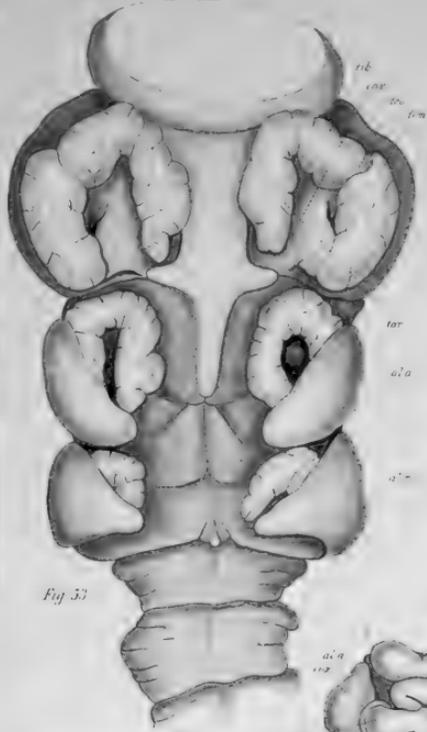


Fig. 53

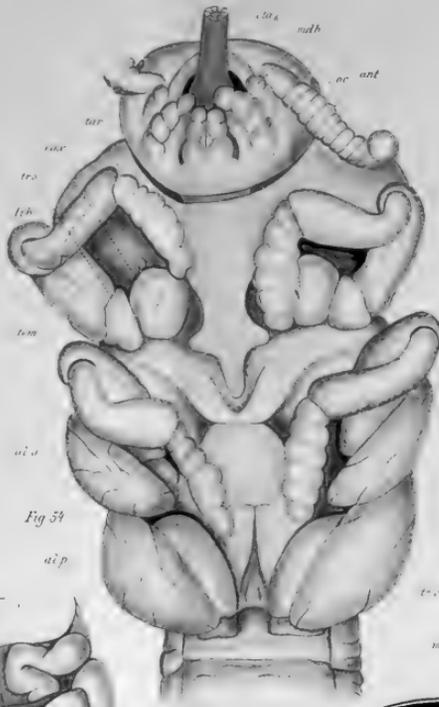


Fig. 54



Fig. 55

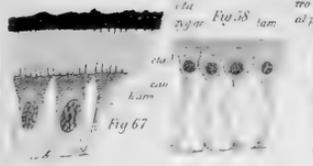


Fig. 56

Fig. 57



Fig. 58

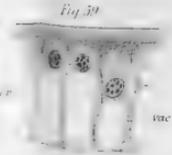


Fig. 59

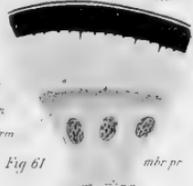


Fig. 60



Fig. 61

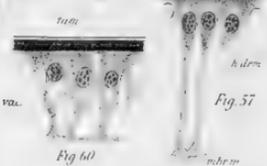
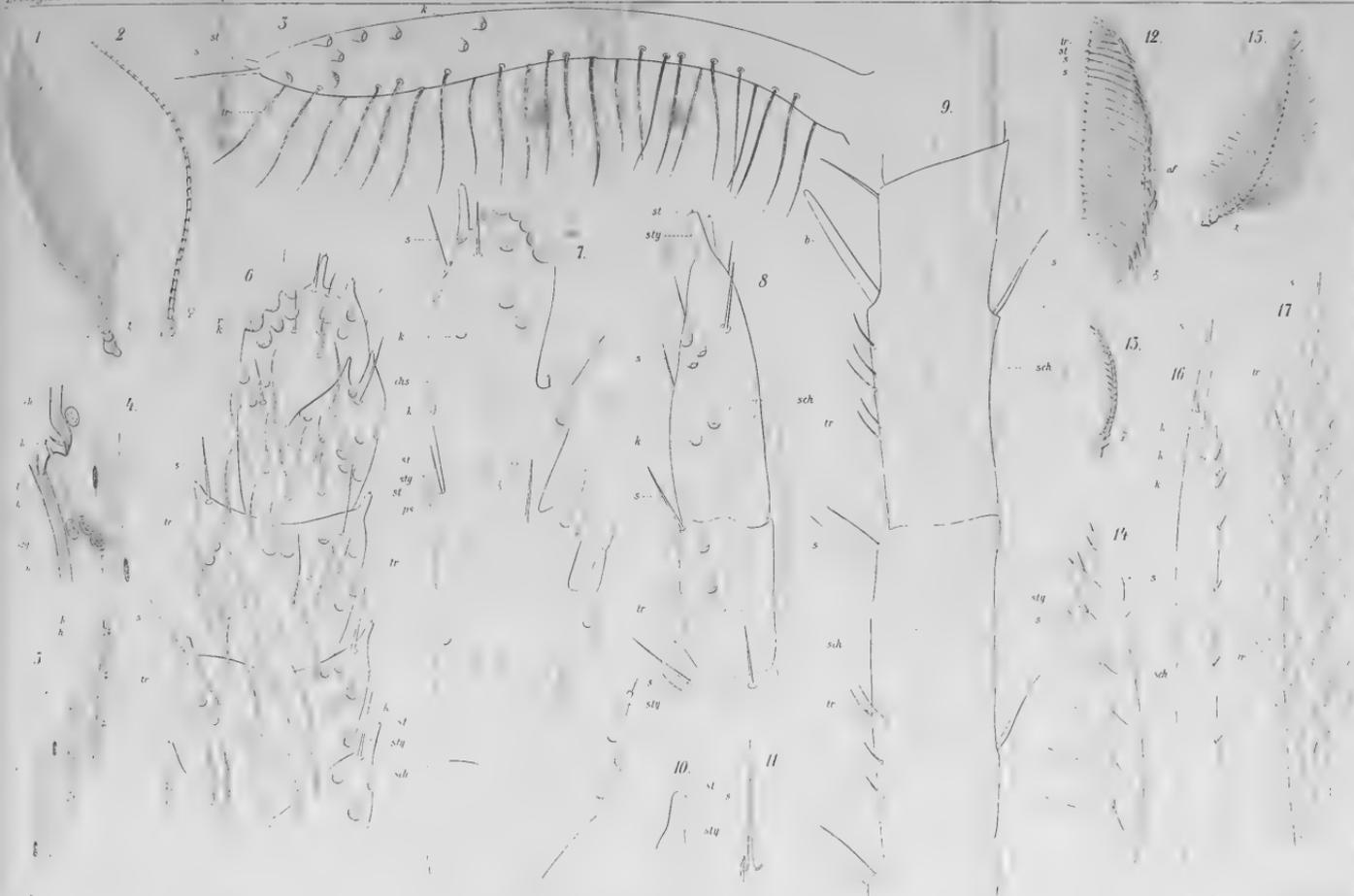


Fig. 62









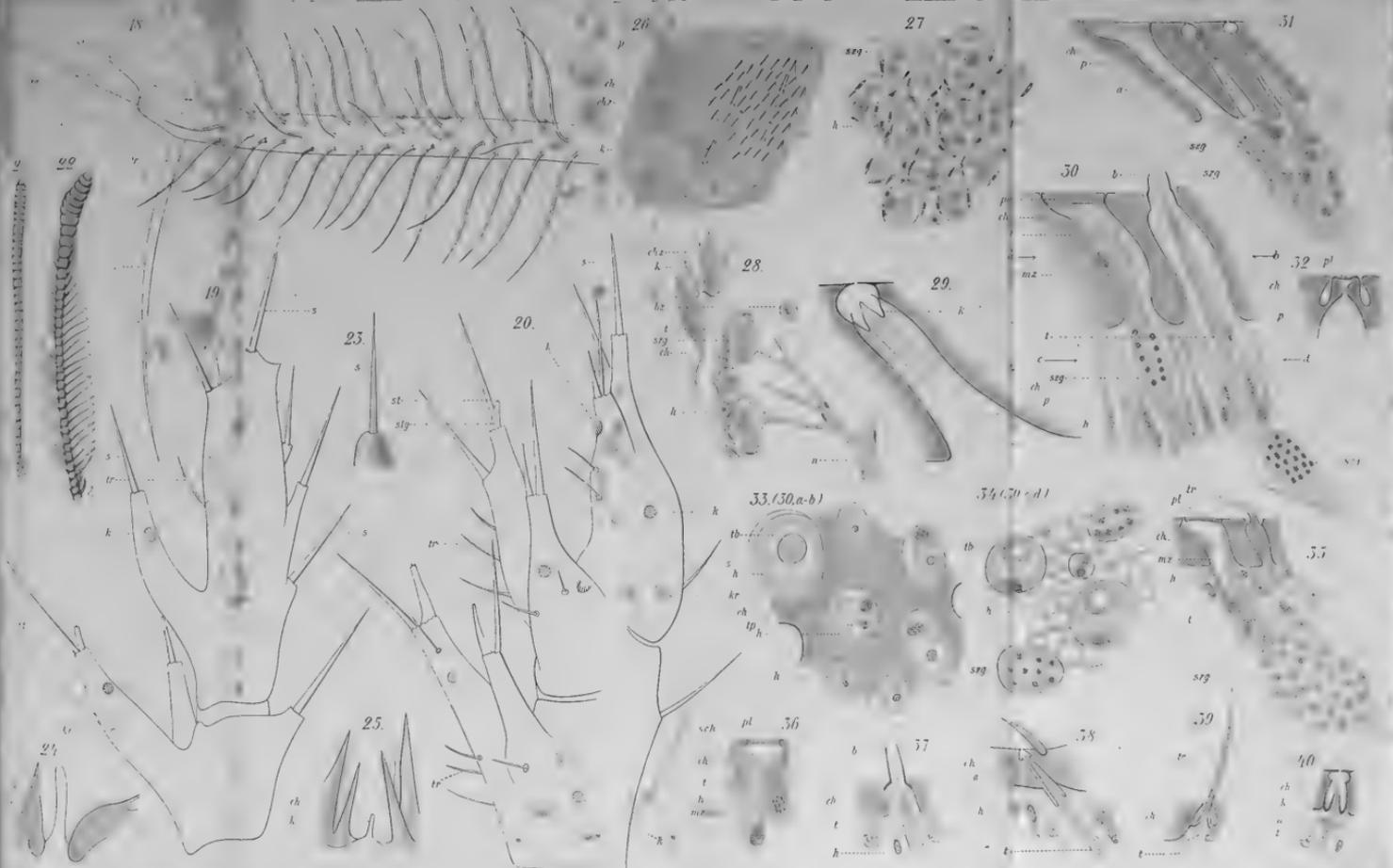
Möschler.

Von V. Guslav Fischer, Jena.

1-11 *Fidonia pumora*, 12-14 *Orygia antiqua*, 15-17 *Psyche unicolor*

Lehrbuch v. J. F. Schenk, Jena.

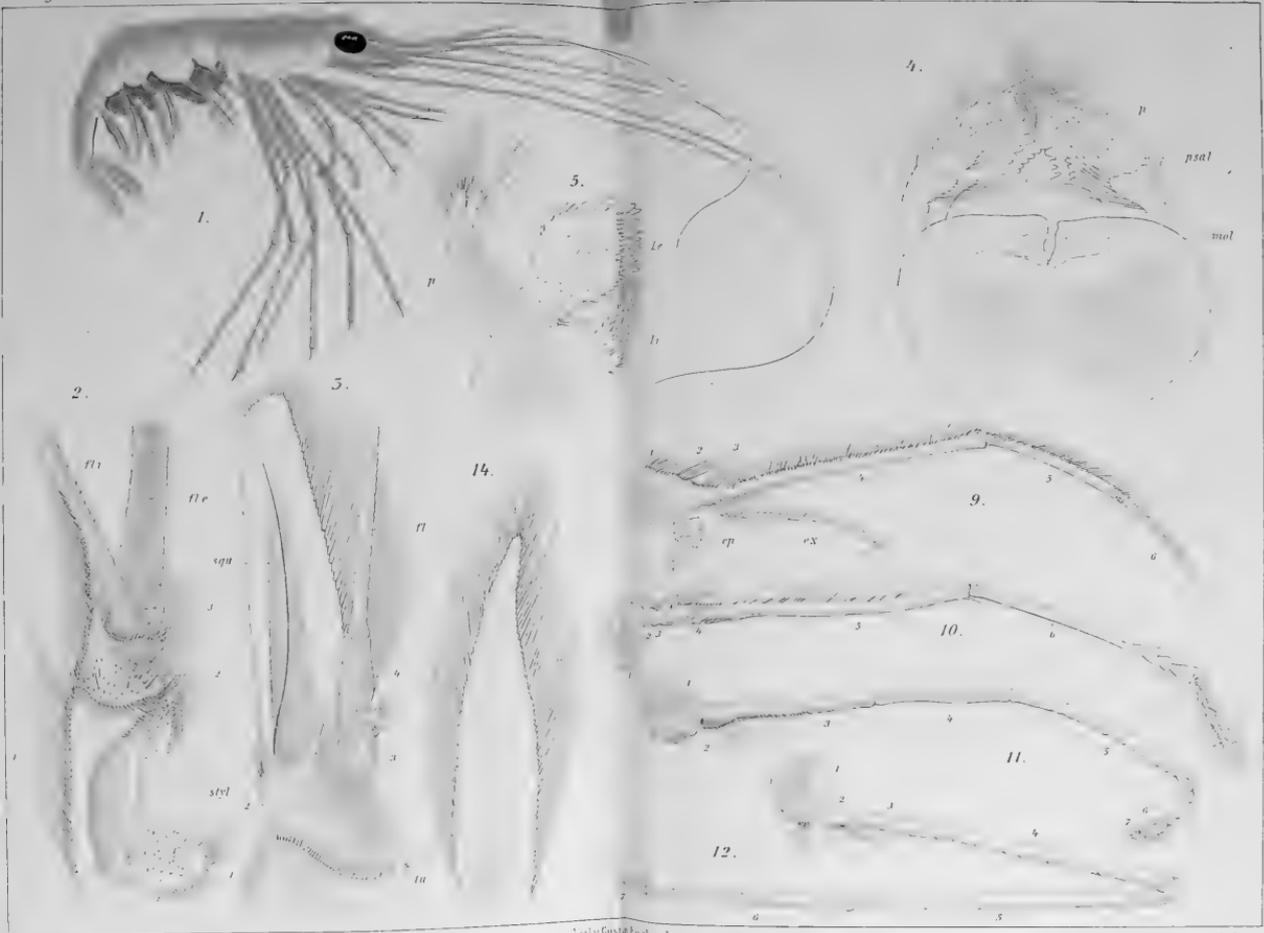




Zeich. v. Gustav Fischer, Jena.

18-20 *Orygia antiqua*, 21-28 *Iso pruni*, 29-34 *Vespa crabro*, 35-40 *Apis mellifica*.











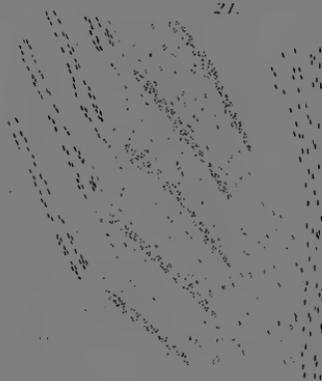
20



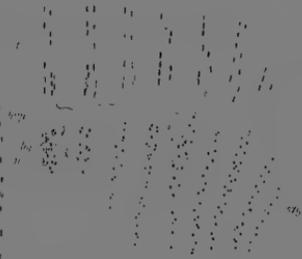
21



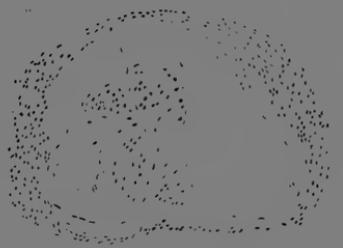
21



22



25



26

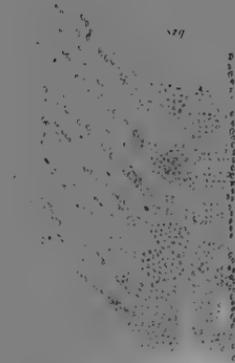




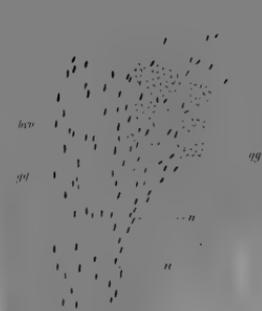
28



31



32

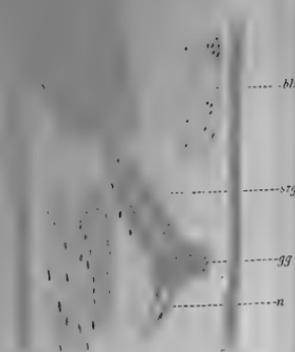


29



38

33



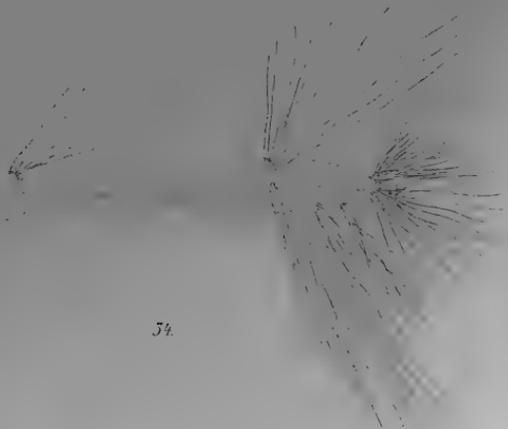
30



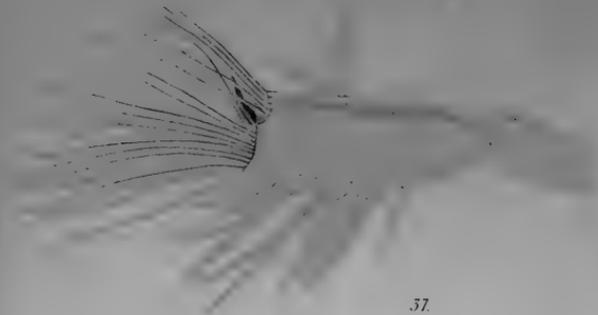
27



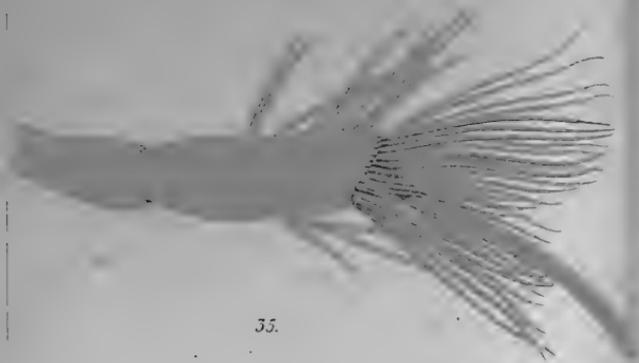




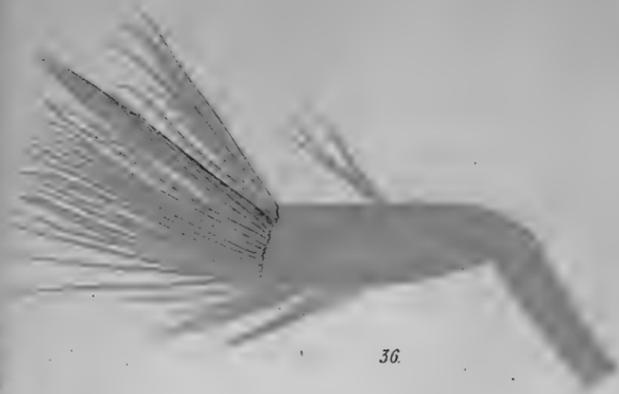
34.



37.

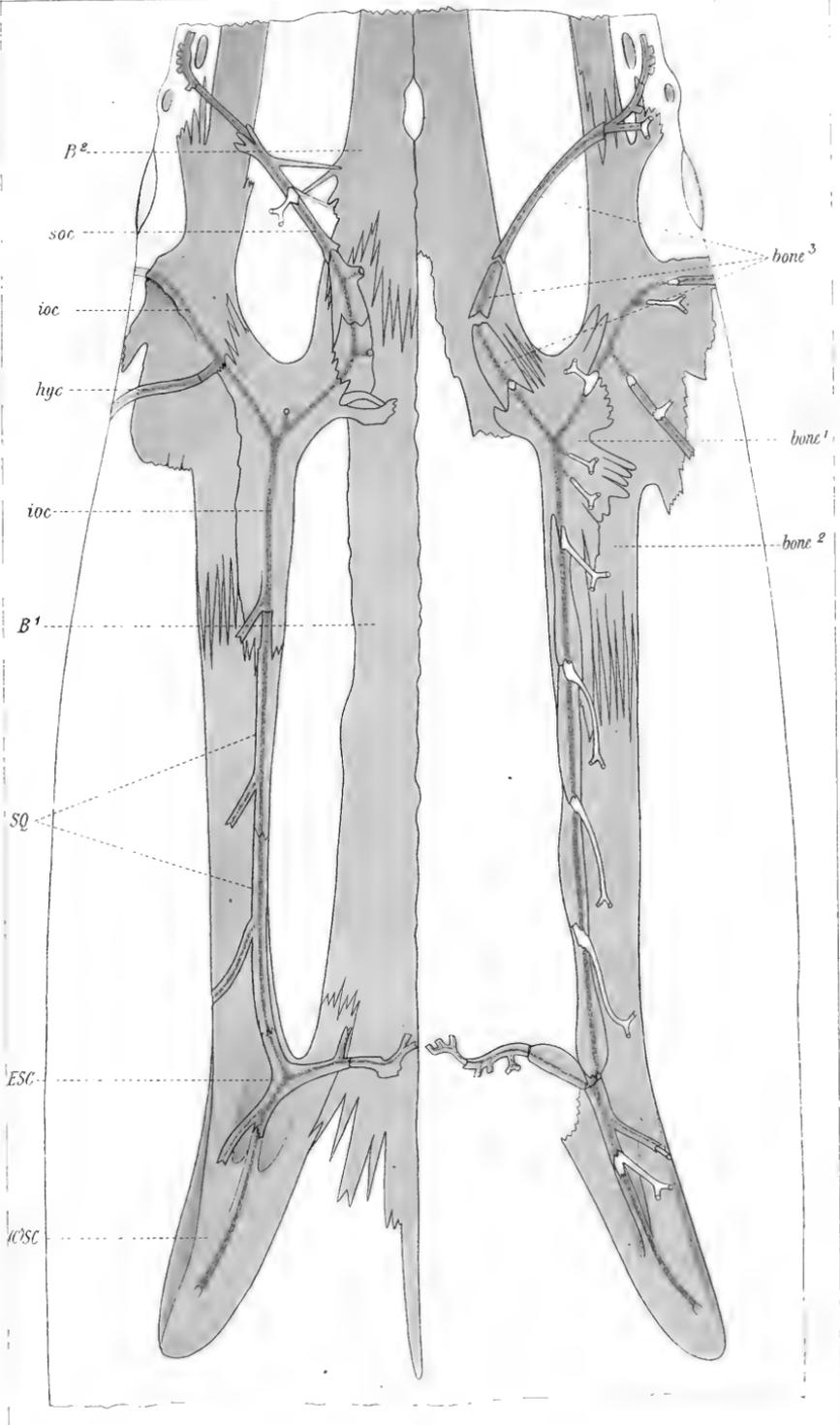


35.

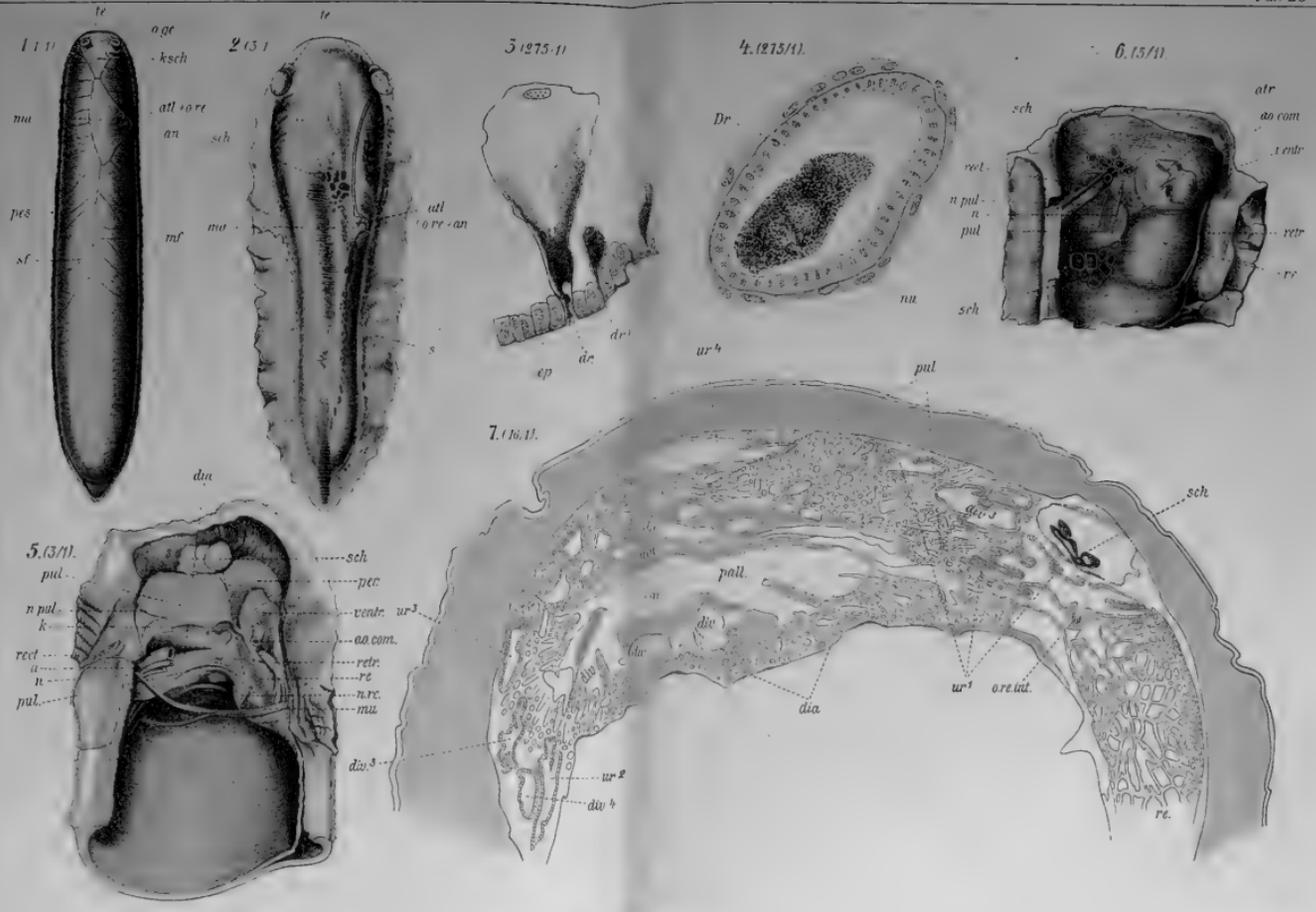


36.











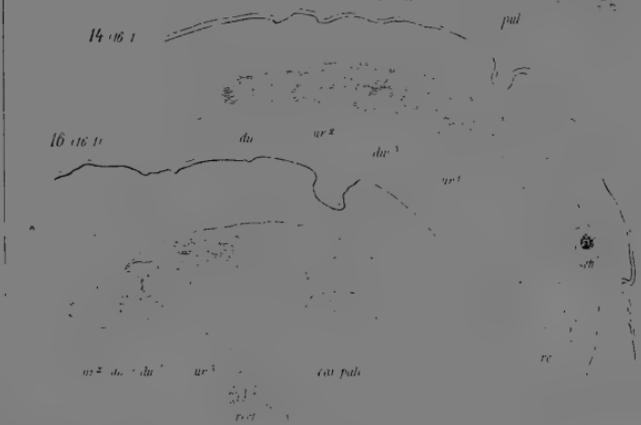




11. (37/1)



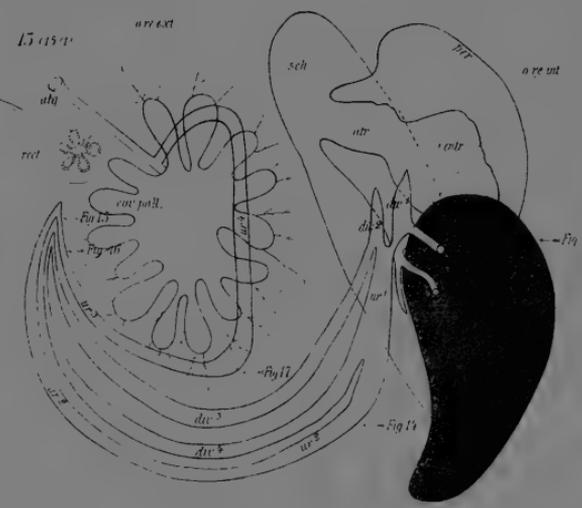
14. (16.1)



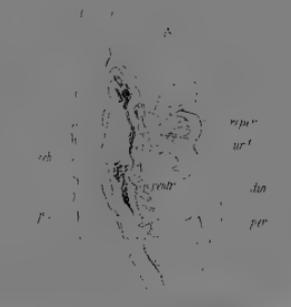
16. (16.1)



15. (15.1)



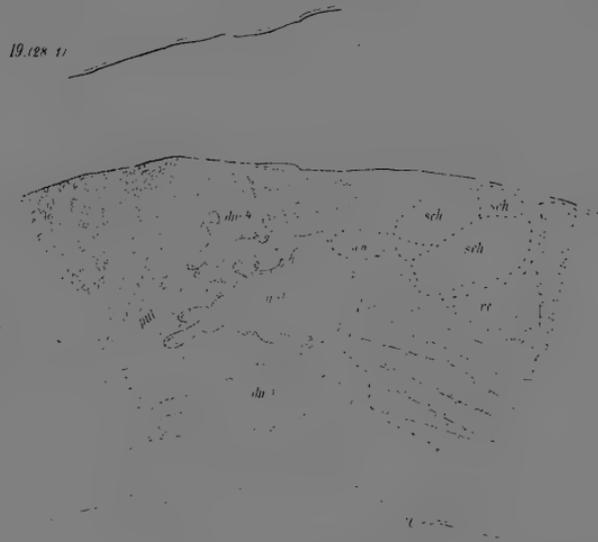
12. (15.1)



15. (16.1)







20 (33)

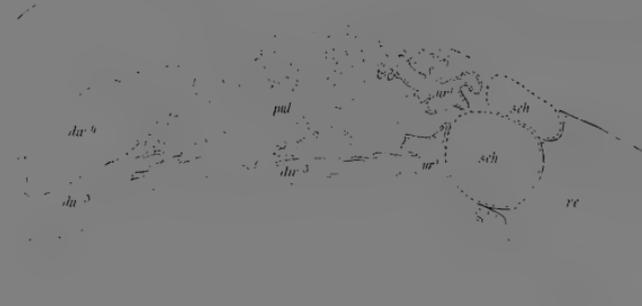
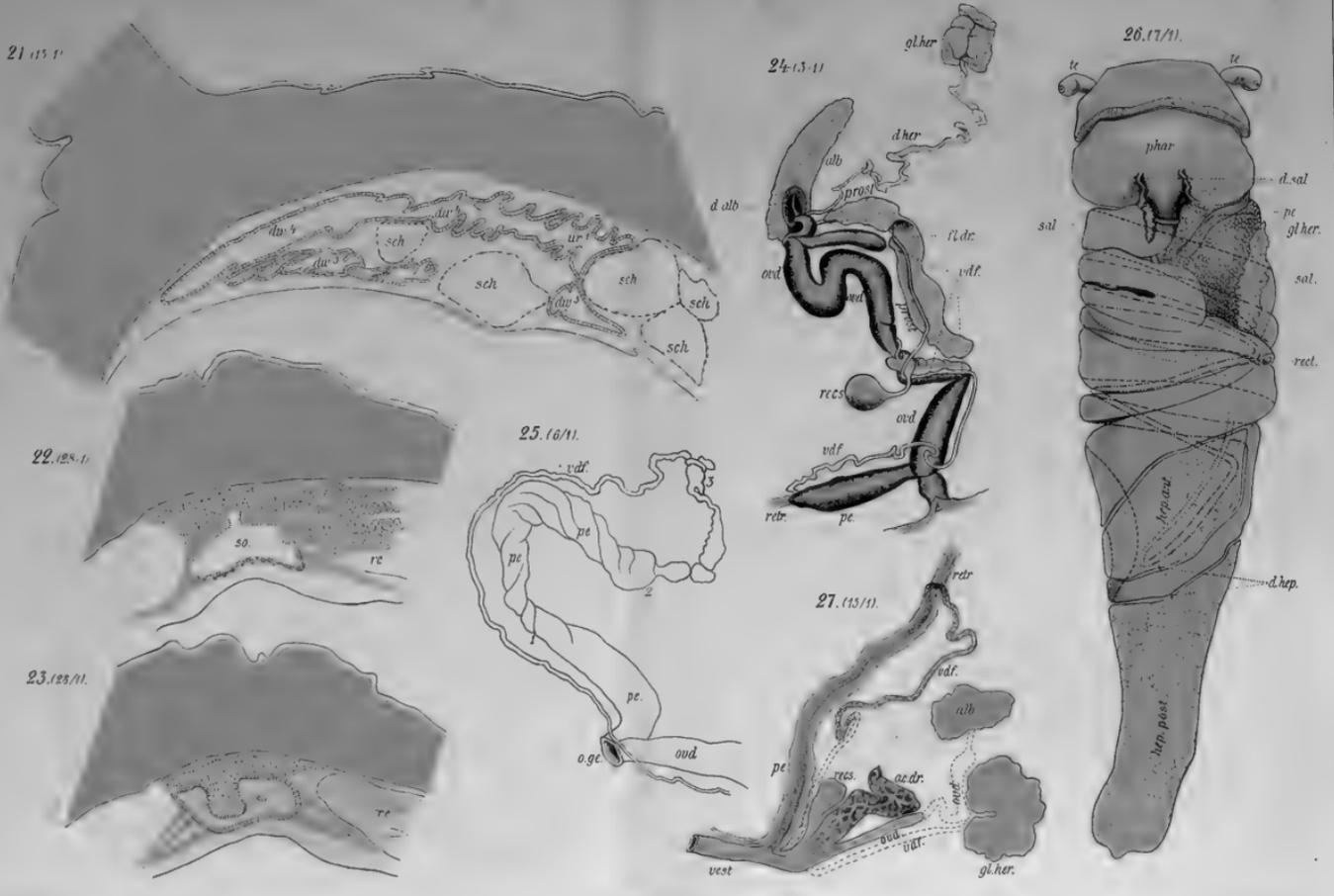


Fig. 19

Fig. 20

Fig. 21







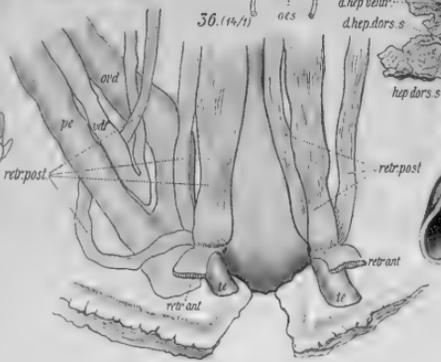
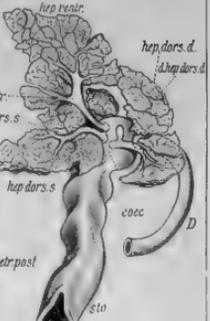
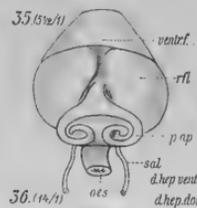
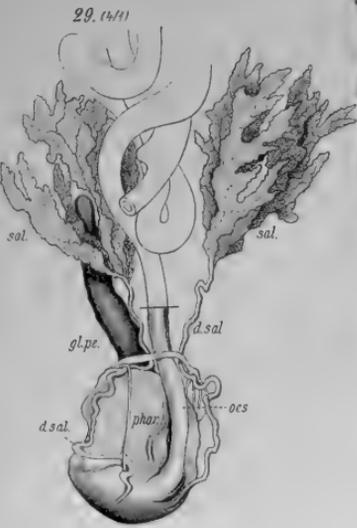
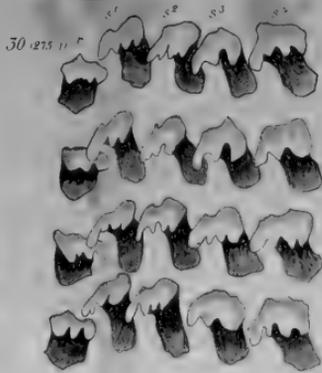






Fig. 1

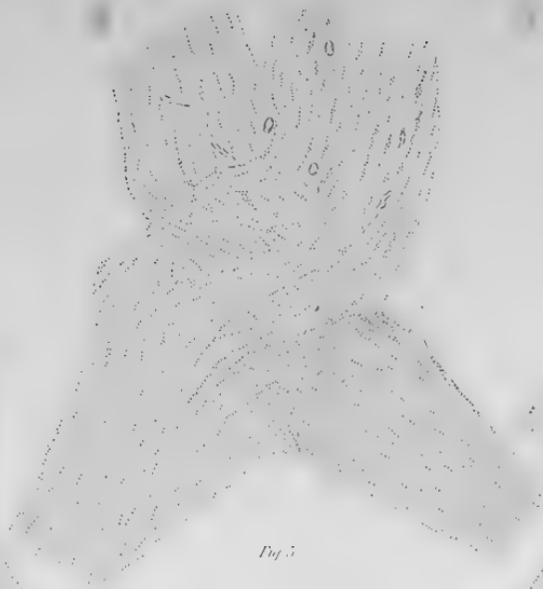


Fig. 2



Fig. 3

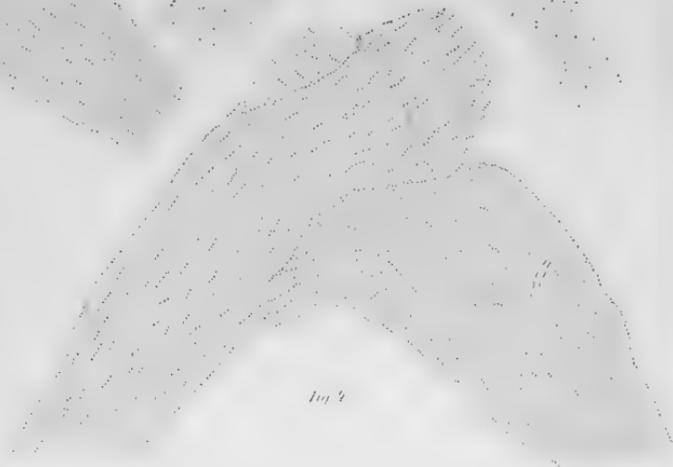


Fig. 4

Fig. 5



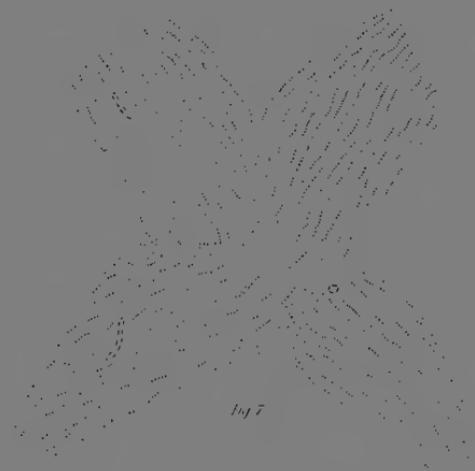


Fig. 7

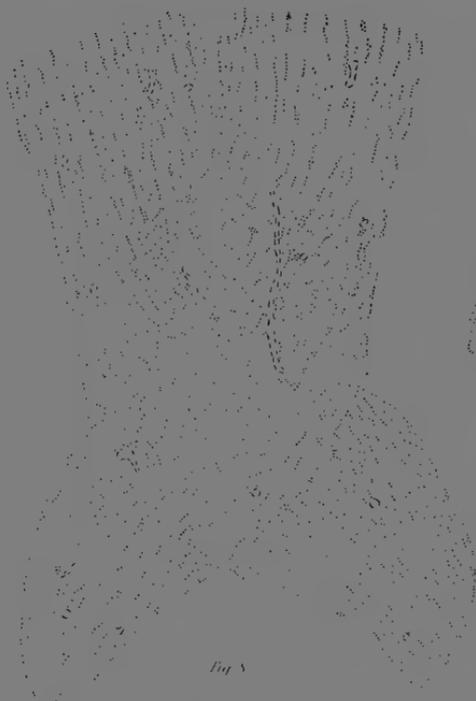


Fig. 8



Fig. 10

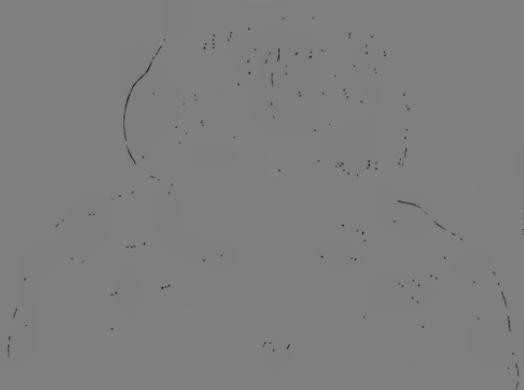


Fig. 9

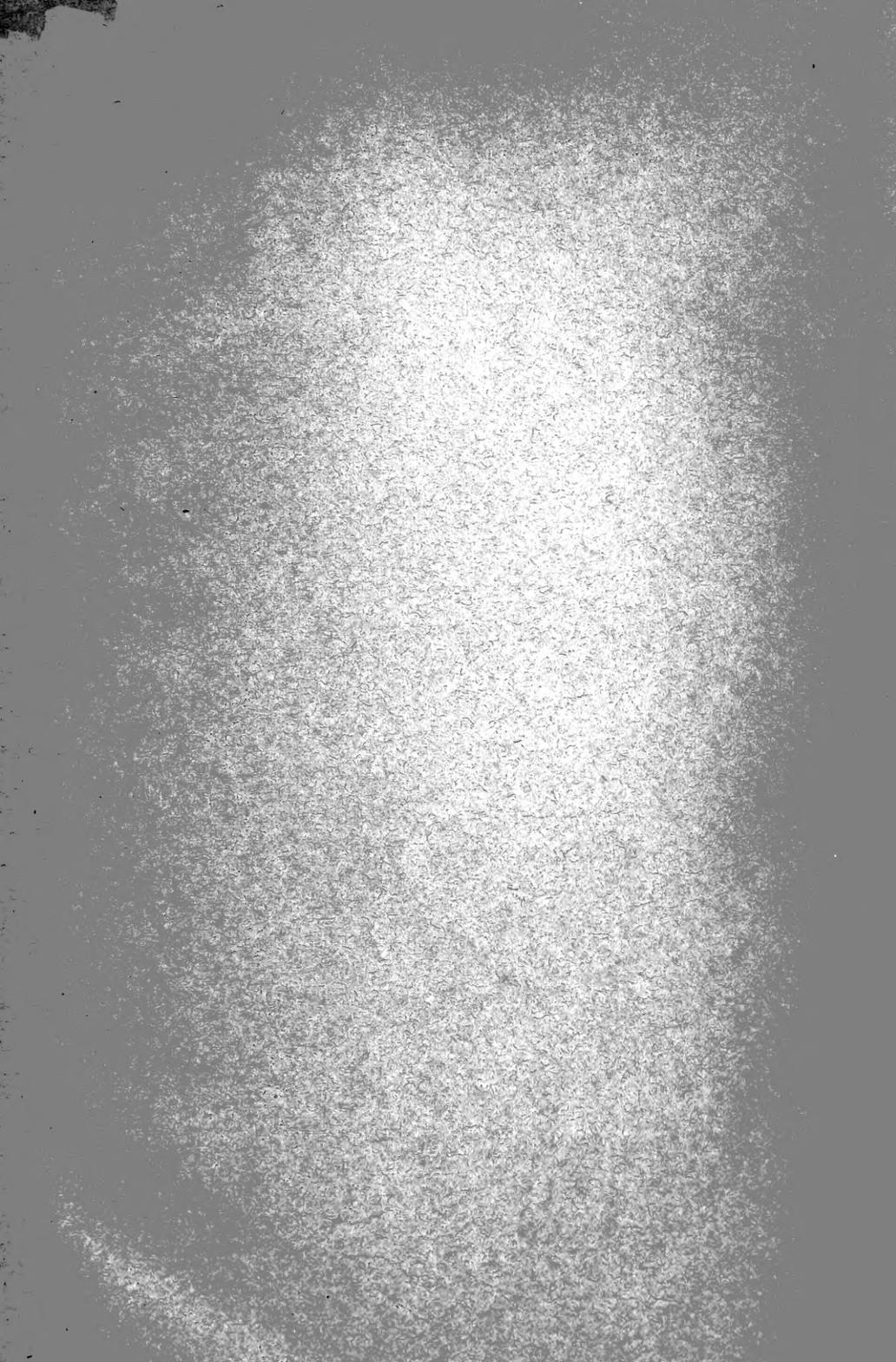


Fig. 11











MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04624

1604

