











# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENGLER

SUPPLEMENT 15

FESTSCHRIFT ZUM 60. GEBURTSTAGE DES HERRN  
GEHEIMEN HOFRATS PROF. DR. J. W. SPENGLER

HERAUSGEGEBEN VON

A. BRAUER (BERLIN), L. DÖDERLEIN (STRASSBURG), L. DOLLO (BRÜSSEL),  
H. LUDWIG (BONN), E. L. MARK (HARVARD UNIV.), M. WEBER (AMSTERDAM)  
UND A. WEISMANN (FREIBURG)

**ZWEITER BAND**

(ARBEITEN VORWIEGEND ANATOMISCHEN INHALTES)

MIT 41 TAFELN UND 212 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912

# FESTSCHRIFT

ZUM

SECHZIGSTEN GEBURTSTAGE

DES

HERRN GEHEIMEN HOFRATS PROF. DR.

# JOHANN WILHELM SPENGLER

IN GIESSEN

HERAUSGEGEBEN

VON

A. BRAUER (BERLIN), L. DÖDERLEIN (STRASSBURG), L. DOLLO  
(BRÜSSEL), H. LUDWIG (BONN), E. L. MARK (HARVARD UNIV.),  
M. WEBER (AMSTERDAM) UND A. WEISMANN (FREIBURG)

---

ZWEITER BAND

MIT 41 TAFELN UND 212 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1912



Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

# Inhalt.

	Seite
LECHE, WILHELM, Über Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel bei den Affen. Mit Tafel 1—4 und 45 Abbildungen im Text	1
DEMOLL, REINHARD, Die Spermatogenese von <i>Helix pomatia</i> L. Mit Tafel 5—6 und 3 Abbildungen im Text . . . . .	107
HEYMONS, R., Über den Genitalapparat und die Entwicklung von <i>Hemimerus talpoides</i> WALK. Mit Tafel 7—11 und 3 Abbildungen im Text . . . . .	141
GOODRICH, E. S., Observations on the Nephridia of the Alciopinae. With plate 12 and 2 figures in the text . . . . .	185
WILLEY, ARTHUR, Foetal Membranes of the American Beaver ( <i>Castor canadensis</i> ). With 10 figures in the text . . . . .	191
SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien. Mit Tafel 13 und 3 Abbildungen im Text. . . . .	219
NIERSTRASZ, H. F., Die Embryonalentwicklung von Thymus und ultimobranchialem Körper bei <i>Tarsius</i> und <i>Nycticebus</i> . Mit Tafel 14—15 . . . . .	229
DÖDERLEIN, L., Die Arme der Gorgonocephalinae. Mit Tafel 16—18	257
MORTENSEN, TH., Über die Larve von <i>Echinometra lucunter</i> (L.) (?). Mit Tafel 19—20 und 4 Abbildungen im Text . . . . .	275
SARASIN, PAUL, Über die zoologische Schätzung der sogenannten Haarmenschen und über larvale Formen bei Säugetieren und Reptilien. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . .	289
KÜHN, ALFRED und W. v. SCHUCKMANN, Cytologische Studien an Trypanosomen. Mit Tafel 21 und 22 . . . . .	329
WILDER, HARRIS HAWTHORNE, The appendicular muscles of <i>Necturus maculosus</i> . With Plates 23—27 . . . . .	383
BRACHET, A., Recherches sur la gastrulation et l'origine de l'hypoblaste du tube digestif chez <i>Amia calva</i> . Avec planche 28 .	425

Inhalt.

	Seite
SCHMIDTGEN, OTTO, Neue Beiträge zur Kenntnis der hinteren Extremität von <i>Halitherium Schinzi</i> KAUP. Mit Tafel 29 und 2 Abbildungen im Text . . . . .	457
KORSCHULT, E., Zur Embryonalentwicklung des <i>Dytiscus marginalis</i> L. Mit 24 Abbildungen im Text . . . . .	499
MASER, OTTO, Zur Eibildung der Enteropneusten. Mit Tafel 30 .	533
VERSLUYS, J., Das Streptostylie-Problem. Mit Tafel 31 und 77 Abbildungen im Text . . . . .	545
WARD, HENRY B., Some points on the General Anatomy of <i>Gyrococtyle</i> . With plate 32 . . . . .	717
HUBRECHT, A. A. W., Frühe Entwicklungsstadien des Igels und ihre Bedeutung für die Vorgeschichte (Phylogenese) des Amnions. Mit Tafel 33—36 und 35 Abbildungen im Text . .	739
JULIN, CHARLES, Recherches sur le développement embryonnaire de <i>Pyrosoma giganteum</i> LES. Avec pl. 37—41 . . . . .	775

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel bei den Affen.

Von

**Wilhelm Leche**

(Zootomisches Institut der Universität zu Stockholm).

Mit Tafel 1–4 und 45 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Aufgabe der vorliegenden Untersuchung . . . . .	2
Übersicht der untersuchten Schädel von <i>Mycetes</i> . . . . .	3
Die Veränderungen des Schädelindices während der postembryonalen Entwicklung bei verschiedenen Affen . . . . .	6
Wie die Umbildung der Hirnkapsel bei <i>Mycetes</i> zustande kommt . . . . .	12
Kapazität der Hirnkapsel bei <i>Mycetes</i> . . . . .	16
Der Bregmawinkel bei <i>Mycetes</i> und andern Affen . . . . .	17
Veränderungen in der Lage des Hinterhauptloches . . . . .	18
Umbildungen der Hinterhauptschuppe bei <i>Mycetes</i> . . . . .	19
Lageveränderungen des Endinion bei <i>Mycetes</i> . . . . .	22
Lageveränderungen des Ectinion bei <i>Mycetes</i> . . . . .	23
Die Veränderungen des Lageindex des Hinterhauptloches bei <i>Macacus</i> und <i>Semnopithecus</i> . . . . .	24
Die Neigungsverhältnisse des Hinterhauptloches bei andern Säugetieren . . . . .	27
Die Aufrichtung der Hinterhauptschuppe bei den Affen und die Sonderstellung der Gattung <i>Chrysothrix</i> . . . . .	28
Wachstumsvorgänge im Gehirn als Ursache dieser Erscheinungen . . . . .	31
Die Vergrößerung des Planum nuchale . . . . .	34
Die Abnahme des Kalottenhöhenindex . . . . .	36
Die Formveränderungen des Unterkiefers bei <i>Mycetes</i> und sein Ein- fluß auf die Schädelumwandlungen . . . . .	40

	Seite
Die Kaumuskulatur . . . . .	44
Analoge Unterkieferformen bei andern Säugetieren . . . . .	47
Über <i>Megaladapis</i> . . . . .	49
Der Gesichtsschädel . . . . .	52
Das Gehirn . . . . .	55
Dessen Beziehungen zur Hinterhauptschuppe . . . . .	63
Intelligenz und Gehirn bei <i>Mycetes</i> . . . . .	69
Die Beziehungen der Schläfenmuskulatur zur Hirnkapsel und das Auftreten eines Scheitelkammes bei den Säugetieren . . . . .	71
Über <i>Pithecanthropus</i> . . . . .	91
Zusammenfassung einiger Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung . . . . .	93

Die Veranlassung zu dieser Untersuchung gab die Musterung einer Reihe von Brüllaffenschädeln verschiedenen Alters, welche eigenartige und tiefgreifende Umwandlungen während der post-embryonalen Ontogenese aufzuweisen haben. Bei dem Versuche die ursächlichen Momente dieser Umwandlungen aufzudecken, erwies sich die Untersuchung auch anderer, weniger veränderter Schädelformen zunächst unter den Primaten als unerlässlich. Bei der hierdurch gewonnenen Erweiterung der Gesichtspunkte gestaltete sich die Frage nach den Beziehungen zwischen Gehirn und Schädel von selbst zum Hauptproblem der Untersuchung, zu welchem allerdings die Befunde bei den Brüllaffenschädeln, ergänzt und kontrolliert durch die Erfahrungen an andern Formen, den ergiebigsten Stoff lieferten.

Die Brüllaffen (*Mycetes* oder *Alouata*) haben von jeher die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gezogen durch die enorme Ausbildung ihres Brüllapparates und ihre dadurch bedingten gewaltigen Stimmittel sowie durch ihren absonderlich gestalteten Unterkiefer, welche Eigenschaften auch im Exterieur: in dem hohen pyramidenförmigen Kopf, zum Ausdruck gelangen. Einige Merkmale des Schädels, durch welche *Mycetes* sich von allen andern Primaten unterscheidet, sind bereits mehrfach hervorgehoben worden; so von HUXLEY (63), LUCÆ (73), SCHWALBE (99) u. a. Alle diese Autoren sind — mehr oder weniger ausgesprochen — zu dem Resultate gelangt, daß der *Mycetes*-Schädel im großen und ganzen auf einer indifferenten, ursprünglichen Entwicklungsstufe unter den Affen steht. Auch nach WINGE (95), der allerdings die sekundäre Umformung, welche der *Mycetes*-Schädel erlitten hat, keineswegs verkennt, weisen manche Eigentümlichkeiten desselben darauf hin, daß der Ursprung



des *Myctes* tiefer liegen muß als unter den bisher bekannten amerikanischen Affen.

Wie aus der folgenden Untersuchung hervorgeht, sind wenigstens alle wesentlichen Übereinstimmungen, welche der Schädelbau des *Myctes* mit dem niederer Tiere aufzuweisen hat, nichts Ursprüngliches, sondern während der Entwicklung durch von außen auf den Schädel einwirkende Faktoren entstanden. Entsprechend verhält sich das Gehirn: die von den übrigen Primaten abweichende Gestalt ist kein ursprüngliches oder niedriges Merkmal, sondern durch die Schädelumwandlung bedingt. Hierdurch erhalten, wie schon erwähnt, die Befunde bei *Myctes* eine eminente Bedeutung für die Lösung der Frage nach den Beziehungen zwischen Hirn und Schädel.

Für die Untersuchung des *Myctes*-Schädels stand mir folgendes Material, dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm angehörig, zu Gebote:

Kat.-No.

I. *Myctes palliatus*.

4456. Sehr altes Männchen, Costa Rica.  
 4457. Sehr altes Weibchen, Costa Rica.  
 2930. Erwachsenes Weibchen, Honduras.

II. *Myctes seniculus*.

- 1382.<sup>2)</sup> Sehr altes Männchen, Surinam.  
 4486. Erwachsenes Männchen, Venezuela.  
 3959. Junges Männchen <sup>1)</sup>, Cartagena (Columbien).  
 4289. Junges Männchen <sup>1)</sup>, Amazonenstrom.  
 2886. Männlicher Embryo, Surinam.

III. *Myctes ursinus* (HENSEL).

- |   |   |                                |
|---|---|--------------------------------|
| 1959. <sup>2)</sup> Sehr altes Männchen                     | } | Rio Grande do Sul (Brasilien). |
| 140. <sup>2)</sup> Erwachsenes Weibchen                     |   |                                |
| 897. <sup>2)</sup> Junges Männchen <sup>1)</sup>            |   |                                |
| 1297. <sup>2)</sup> Junges Weibchen <sup>1)</sup>           |   |                                |
| 1980. <sup>2)</sup> Junges Männchen <sup>1)</sup>           |   |                                |
| 2245. <sup>2)</sup> Neugeborenes (?) Weibchen <sup>1)</sup> |   |                                |
| 2046. <sup>2)</sup> Männlicher Embryo                       |   |                                |

1) Mit teilweise oder völlig erhaltenem Milchgebiß.  
 2) Originalexemplar aus HENSEL's Sammlung.

Kat.-No.

4281.

4279.

4280.

4282.

4283.

4487.

Erwachsene Männchen, Sta. Catharina (Brasilien).

2931. Erwachsenes Weibchen, Sta. Catharina (Brasilien).

4448. Junges Weibchen <sup>1)</sup>, Sta. Catharina (Brasilien).4284. Neugeborenes Weibchen <sup>1)</sup>, Sta. Catharina (Brasilien).

4450. Männlicher Embryo, Sta. Catharina (Brasilien).

In bezug auf dieses Material bemerke ich Folgendes.

Die Bestimmung der Art — auch wenn wir diesen Begriff nur in dem trivial diagnostischen Sinne auffassen — stößt bei *Mycetes* auf besondere Schwierigkeiten. HENSEL, dem von seinem *Mycetes ursinus* nicht weniger als 217 Schädel zur Verfügung standen, bezeichnet dieses Material als „noch nicht hinreichend, um die Grenzen festzustellen, innerhalb deren die Charaktere einer Species variiren können“. Auch neuere Untersuchungen haben zu keinen befriedigenden Resultaten in bezug auf die Abgrenzung der *Mycetes*-Arten geführt.

Mit Rücksicht hierauf und da außerdem das mir vorliegende Material zum größten Teil nur aus Schädeln besteht, habe ich es für angezeigt gehalten, den drei sicher zu unterscheidenden Formen, welche ich für diese Untersuchung benutzt habe, die von HENSEL gewählten Namen *M. ursinus*, *seniculus* und *palliatu*s beizulegen.

Die Berechtigung dieses Verfahrens entnehme ich folgenden Umständen. Die vorliegenden Schädel stimmen mit den von HENSEL — meines Wissens der einzige Autor, welcher die Schädel mehrerer *Mycetes*-Arten vergleichend und kenntlich beschrieben hat — so benannten Arten vollkommen überein. Über die Identität der HENSEL'schen Formen mit den von mir untersuchten kann um so weniger ein Zweifel obwalten, als sich von zwei Arten (*M. ursinus* und *seniculus*) HENSEL'sche Original Exemplare unter meinem Untersuchungsmateriale befinden. Ferner stehen auch die Fundorte sowie die Eigenschaften der Bälge derjenigen Individuen, von denen mir solche vorliegen, mit den Angaben in der Literatur über diese Arten in vollständigem Einklange.

Die Schädel der drei als *M. palliatu*s benannten Individuen

1) Mit teilweise oder völlig erhaltenem Milchgebiß.

stimmen vollkommen mit der von HENSEL gegebenen Beschreibung dieser Art überein. Über die Richtigkeit der Bestimmung kann um so weniger ein Zweifel obwalten, als *M. palliatus* die einzige in Honduras und Costa Rica, woher meine Individuen stammen, angetroffene *Mycetes*-Art ist.

Von völlig erwachsenen *M. seniculus*-Individuen liegen mir nur zwei vor, nämlich ein von HENSEL erhaltener und von ihm bestimmter, aus Surinam stammender Schädel und ein mit jenem übereinstimmender Schädel mit Balg aus Venezuela. Außerdem gehören ganz entschieden zwei jüngere, in Spiritus konservierte Individuen von Columbien und vom Amazonenflusse hierher: nicht nur daß ihr Vorkommen dasjenige dieser Art ist (vgl. besonders MEERWARTH); sie haben auch — ebenso wie das Venezuela-Exemplar — ganz die von SCHLEGEL und andern Autoren für *M. seniculus* angegebene Pelzfärbung. Hierbei ist bemerkenswert, daß die beiden aus dem Norden Südamerikas (Venezuela, Columbien) stammenden Tiere sich dem zentralamerikanischen *M. palliatus* insofern nähern, als wie beim letztern die Seitenhaare des Rumpfes verlängert sind. Die von allen andern Affen abweichende Beschaffenheit des Gehirns, welche die beiden jugendlichen *M. seniculus* (No. 3959 u. 4289) auszeichnet, wird im Folgenden besprochen werden.

Von dem oben als *M. ursinus* bezeichneten Material stammt eine Reihe von Schädeln verschiedenen Alters und Geschlechts aus Professor R. HENSEL's von Rio Grande do Sul in Süd-Brasilien heimgeführten Sammlungen, von denen ein Teil im Jahre 1881 in den Besitz des Zootomischen Instituts überging. Diese Schädel, welche übrigens in dem dieselben begleitenden handschriftlichen Verzeichnisse als „*M. fuscus*?“ bezeichnet und jedenfalls mit MEERWARTH's *M. fuscus* identisch sind, gehören somit zu den Original Exemplaren der HENSEL'schen Beschreibung von *M. ursinus* und sind leicht als durchaus verschieden von den beiden oben genannten Arten zu erkennen. Mit diesem *M. ursinus* HENSEL stimmt eine Anzahl Exemplare, welche das Zootomische Institut aus Sta. Catharina erhalten hat, vollkommen überein. Da außerdem die Farbe des Pelzes bei den letztgenannten Individuen, von denen Bälge vorliegen, mit derjenigen von *M. ursinus* nach SCHLEGEL und FORBES übereinstimmt, und da nach MEERWARTH und SCHLEGEL sowohl in Sta. Catharina wie in Rio Grande do Sul nur diese eine Art, nämlich *M. fuscus* (= *M. ursinus* HENSEL), vorkommt, kann die Identität der *Mycetes*-Formen aus der HENSEL'schen Sammlung und derjenigen aus Sta. Catharina

nicht in Zweifel gezogen werden. Ob die Art *fuscus* oder *ursinus* — von einigen Autoren (FORBES, TROUËSSART) als Synonyme aufgefaßt — genannt werden muß, ist für die vorliegende Untersuchung durchaus irrelevant. Dagegen verdient erwähnt zu werden, daß von zwei sehr jungen, wahrscheinlich neugeborenen Weibchen das eine von Sta. Catharina, das andere von Rio Grande do Sul, ersteres schwarzgrau, letzteres rot gefärbt ist. Es wäre somit immerhin denkbar, daß sich in diesen beiden aneinander stoßenden Gebieten zwei „Lokalrassen“ ausgebildet haben.

Um einzelne Vorgänge in der Entwicklung des *Mycetes*-Schädels auf ihre morphologische Bedeutung zu prüfen, sind außerdem andere Schädel sowohl von Primaten als auch von andern Säugern in entsprechender Weise untersucht worden. Auch dieses Material gehört — mit einer unten angegebenen Ausnahme — den Sammlungen des Zootomischen Instituts zu Stockholm an.

In bezug auf die hier benutzten Messungsmethoden sei im allgemeinen bemerkt, daß, so viel als tunlich, solche verwendet worden sind, welche frühere Bearbeiter des Primaten-Schädels benutzt haben, wodurch eine Vergleichung der hier gewonnenen Resultate mit denen an andern Formen erhaltenen möglichst erleichtert wird. Da aber die Faktoren, welche bei *Mycetes* auf die Schädelentwicklung einwirken, teilweise ganz spezifischer Art sind, habe ich mich veranlaßt gesehen, außer den auch sonst gebräuchlichen einige Messungsmethoden anzuwenden, welche den ganz eigenartigen Umbildungen Rechnung tragen.

Wir wenden uns zunächst der Untersuchung des Äußern des Hirnschädels bei *Mycetes* zu.

Aus den Messungen (s. Tabelle S. 7) erhalten wir folgendes Resultat:

Dolichocephal oder fast dolichocephal (— 75,4) sind 11 erwachsene und 2 jugendliche Schädel;

Mesocephal sind 2 erwachsene, 1 jugendlicher und 1 embryonaler;

Brachycephal sind 6 jugendliche und 2 embryonale.

Der *Mycetes*-Schädel geht also während der post-embryonalen Ontogenese aus einem brachycephalen Stadium in ein meso- oder meist dolichocephales über.

Werfen wir einen Blick auf die übrigen Platyrrhinen, so sind nach SCHWALBE (1899) und KOHLBRUGGE (1902) *Cebus* und *Ateles* im

## Außenmaße des Hirnschädels.

	a Größte Länge: von dem Medianpunkte unmittelbar hinter dem Arcus supraorbitalis zum hervor- ragendsten Punkte des Hinterhaupts <sup>1)</sup>	b Größte Breite: oberhalb des Hinterendes des Jochbogens am oberen Rande der Schläfenbein- schuppe <sup>2)</sup>	b' Größte Breite: am Scheitel- beine oberhalb und vor dem Punkte des Maßes b	Längen- breiten- Index
<i>M. ursinus</i>	mm	mm	mm	
ad. ♂ No. 1959	76	57	—	75
ad. ♂ " 4281	72	51	—	70,8
ad. ♂ " 4282	72	54	—	75
ad. ♂ " 4280	71	52	—	73,3
ad. ♂ " 4283	69	51	—	73,9
ad. ♂ " 4487	70	50	—	71,4
ad. ♀ " 140	71	53	—	74,6
ad. ♂ " 4279	65	51	—	78,5
juv. ♂ " 897	66	49	—	74,2
ad. ♀ " 2931	66	49	—	74,2
juv. ♀ " 4448	56	47	—	83,9
juv. ♀ " 1297	55	44	47	80—85,5 <sup>3)</sup>
juv. ♀ " 1980	55	40	45	72,7—80,9
juv. ♀ " 2245	49	33	37 (?)	67,3—75,5(?)
juv. ♀ " 4284	45	34	38	85,7
embr. ♂ " 4450	40	—	30	— 75
embr. ♂ " 2046	25	18	21	72—84
<i>M. seniculus</i>				
ad. ♂ " 1382	78	58	—	74,4
ad. ♂ " 4486	67	53	—	79,1
juv. ♀ " 3959	57	49	—	87,7
juv. ♂ " 4289	53	44	—	83
embr. ♂ " 2886	23	17	20	73,9—86,9
<i>M. palliatus</i>				
ad. ♀ " 4457	66	48	—	72,9
ad. ♂ " 4456	65	49	—	75,4
ad. ♂ " 2930	65	49	—	75,4

1) Dieses Maß kann als identisch mit dem von SCHWALBE (99) und KOHLBRUGGE gewählten betrachtet werden, wenn man im Auge behält, daß der vordere Punkt (hinteres Ende der Fossa supraglabellaris bei SCHWALBE) bei den jüngern Individuen meines Untersuchungsobjekts nicht markiert ist. Da der Arcus supraorbitalis bei den letztern fehlt, ist der vordere Punkt nicht mit vollkommener Sicherheit festzustellen; vielleicht ist das Längenmaß bei den jungen Schädeln deshalb im Vergleiche mit dem bei den ältern etwas zu groß ausgefallen.

2) Bezüglich des Breitenmaßes b ist zu bemerken, daß dasselbe mit



erwachsenen Zustände ebenfalls dolichocephal oder wenigstens vorwiegend dolichocephal, ein Ergebnis, das durch mein Material bestätigt wird. Etwas anders verhält es sich aber — nach meinem allerdings nur kleinen Material zu urteilen — bei den übrigen Affen der Neuen Welt, wie aus folgender Übersicht der Längenbreiten-Indices hervorgeht:

<i>Nyctipithecus felinus</i>	69
"      "	70
<i>Callithrix (Callicebus) cuprea</i>	73
"      "      "	73
" <i>personata</i>	74,5
<i>Pithecia nocturna</i>	75
"      "	90,2
" <i>monacha</i>	76,8
<i>Chrysothrix sciurea</i>	66,7
"      "	70,6
"      "	72
"      "	77,8
<i>Lagothrix humboldtii</i>	69,9
"      "	79,2

Von größerm Interesse ist, die Veränderungen dieses Index während der Ontogenese festzustellen, was bisher bei den Affen der Neuen Welt meines Wissens nicht geschehen ist. Diesbezügliches Material steht mir von *Cebus*<sup>1)</sup> zu Gebote (Tab. S. 9).

Aus diesen Zahlen ist zu ersehen, daß auch bei *Cebus* eine Abnahme der Schädelbreite während der Ontogenese stattfindet.

---

der von SCHWALBE (99) und KOHLBRUGGE gemessenen Temporoparietalbreite identisch ist. Dieses Maß leidet aber nicht nur bei *Myectes* sondern auch bei den von den besagten Autoren untersuchten *Cercopithecus*, *Macaca* etc. an dem Fehler, daß es nur bei erwachsenen und nahezu erwachsenen Individuen mit der größten Breite des Hirnschädels zusammenfällt, während letztere am jugendlichen Schädel höher liegt und durch das von mir gewählte Maß  $b'$  wiedergegeben wird.

3) Wo zwei Indices angegeben, ist der erstere durch die Maße  $a$  und  $b$ , der zweite durch  $a$  und  $b'$  gewonnen worden.

1) Da die nach Farbenverschiedenheiten aufgestellten Formen dieser Gattung wenigstens bisher kaum als „Arten“ festgestellt werden konnten, ist für unsere Zwecke eine Unterscheidung der hier untersuchten Schädel — auch wo sie ausführbar wäre — ohne Bedeutung.

		Maß a	Maß b (siehe S. 7)	Längen- breiten-Index
No. 2172	ad. ♂	79	56	70,8
" 2458	ad. ♂	77	54	70,1
" 3746	ad. ♂	75	53	70,6
" 2459	ad. ♂	68	51	75
" 3373	ad. ♂	68	50	73,5
" 905	juv.	69	50	72,3
" 1460	♀ mit Milchgebiß	63	48	76,1
" 2460	♀	62	49	79
" 2362	"	60	47	78,3

Nach SELENKA (1898) ist derselbe Vorgang beim Orang-Utan zu beobachten. Der Gehirnschädel ist allerdings von früher Kindheit bis zum Greisenalter brachycephal; doch nimmt die Breite des Hirnschädels bei zunehmendem Alter ein wenig ab: der Längenbreiten-Index ist bei Säuglingen und Kindern 91 — 87, bei erwachsenen Individuen 85 — 84. SELENKA glaubt, daß diese Veränderungen bei Orang-Utan auf den Druck der Schläfenmuskeln und des Zuges der Nackenmuskeln zurückzuführen sind. Wäre dieses wirklich die Ursache, dann müßten wenigstens die Schädel aller derjenigen Primaten, bei welchen die Schläfenmuskeln zur Pfeilnaht hinaufreichen, während des Wachstums an Breite einbüßen, was aber nicht der Fall ist. Wie ich der großen Tabelle von KOHLBRUGGE entnehme, ist bei *Macacus cynomolgus* keine Abnahme der Schädelbreite während des Wachstums zu beobachten; mich hat die Untersuchung derselben Art zu demselben Resultate geführt. Soweit KOHLBRUGGE'S Messungen Aufschluß zu geben vermögen, stimmen hierin die übrigen Cynomorphen mit *Mac. cynomolgus* überein.

Jedenfalls sind die zurzeit vorliegenden Materialuntersuchungen über die Veränderungen des Hirnschädels während des Wachstums durchaus unzureichend, um eine Grundlage für das Verständnis dieser Veränderungen abgeben zu können. Daß die von der Anthropologie übernommenen Einteilungen in Brachy-, Meso- und Dolichocephale in ihrer heutigen Anwendung nur einen sehr bedingten Wert und jedenfalls, um andere als ganz rohe Vorstellungen zu geben, in ihrer Anwendung auf die Primaten einer starken Ummodelung bedürfen, werden sicherlich ausgedehntere Primaten-Studien ergeben.

Kehren wir wieder zu *Mycetes* zurück, so haben also die oben mitgeteilten Maße ergeben, daß die Länge des Hirnschädels während des postembryonalen Wachstums stärker zunimmt als die Breite.

	a	a'	b	c	Höhenlängen-Indices	
					Verhältnis der Länge a (oder a') zur Höhe b	Verhältnis der Länge a (oder a') zur Höhe c
	Länge des Hirnschädels vom Vorderende der Lamina cribrosa zum Endinion <sup>3)</sup>	Größte Länge des Hirn- schädels (vom Vorderende der Lamina cribrosa aus gemessen)	Größter senkrechter Ab- stand zwischen Dach und Basis der Hirnhöhle, wenn der Schädel nach dem Medianteil der Gammens- ebene eingestellt ist	Länge der Verbindungs- linie zwischen den Innen- punkten der Sphenocrossis sphenobasilaris und des Bregma		
	mm	mm	mm	mm		
<i>Myctes ursinus</i>						
ad. ♂ No. 1959	73	73	35	33	47,9	45,2
ad. ♂ " 4282	72	72	38	35	52,8	48,6
ad. ♂ " 4279	70	70	34	32	48,5	45,7
juv. ♂ " 897	68	68	37	34	54,4	50
ad. ♀ " 2931	66	66	33	— <sup>1)</sup>	50	— <sup>1)</sup>
juv. ♀ " 4448	60	61	35	31	58,3 (57,3) <sup>2)</sup>	51,6 (50,8) <sup>2)</sup>
juv. ♀ " 1297	56	58	35	31	62,5 (60,3)	56,7 (53,4)
embr. ♂ " 4450	37	37	25	22	67,5	59,5
embr. " 2046	24	—	17	15	70,8	62,5
<i>M. seniculus</i>						
juv. ♂ " 3959	58	61	32	30	55,2 (52,4)	51,7 (48,8)
juv. ♂ " 4289	54	54	33	30	61,1	55,5
<i>M. palliatus</i>						
ad. ♀ " 4457	67	67	35	— <sup>1)</sup>	52,2	— <sup>1)</sup>
ad. ♂ " 4456	66	66	33	— <sup>1)</sup>	50	— <sup>1)</sup>
<i>Callithrix (Callicebus)</i> <i>personata</i> <sup>4)</sup>	45	—	30	23	66,6	51,1
<i>Cebus fatuellus</i>						
ad. ♀ " 2171	61	65	45	41	73,7 (69,2)	67,2 (63)
juv. " 1529	52	58	38	32	73 (65,5)	61,5 (55,1)
<i>Macacus cynomolgus</i>						
ad. ♂ " 2261	65	68	46	40	70,7 (67,6)	61,5 (58,8)
semiad. " 2274	60	62	41	38	68,3 (66,1)	63,3 (61,2)
juv. " 3155	59	67	40	35	67,7 (59,7)	59,2 (51,7)
juv. " 3167	47	58	38	33	80,8 (65,5)	70,2 (57,2)
neonat. " 2288	44	51	35	31	79,5 (68,6)	70,7 (60,8)

1) Da alle Schädelnähte verschwunden, konnte dieses Maß nicht genommen werden.

2) Wo zwei Höhenlängen-Indices angegeben, ist bei dem ersten die Länge a, beim zweiten, in Klammern eingeschlossenen, die Länge a' berechnet.

3) Endinion = Grenze von Kleinhirn und Großhirn, die Insertionsstelle des Tentorium cerebelli.

4) Ich verdanke die Gelegenheit, diese Form zu untersuchen, dem freundlichen Entgegenkommen der Herren Prof. JUNGERSEN und Dr. WINGE in Kjöbenhavn.

Um auch die Beziehungen zwischen Länge und Höhe des Gehirnschädels durch möglichst genaue Maße klarzulegen, habe ich mediane Sagittaldurchschnitte von geeigneten *Mycetes*-Schädeln untersucht; für den Vergleich sind auch einige andere Primaten in gleicher Weise behandelt worden.

Aus den in der Tabelle auf der vorigen Seite mitgeteilten Messungen gehen folgende, für unsere Untersuchung bedeutungsvolle Tatsachen hervor:

1. Bei *Mycetes* geht die größte Länge der Hirnhöhle nur beim erwachsenen Individuum durch das Endinion, während sie bei den jugendlichen — von den Embryonen sehen wir einstweilen ab — durch das „Ectinion“ (= Inion) geht. In dieser Beziehung verhalten sich die übrigen hier gemessenen Affen, sowohl erwachsene als jugendliche, wie die jungen *Mycetes*.

2. Die Höhe des Hirnschädels im Verhältnis zur Länge nimmt — einerlei welche von den beiden Höhen- und Längenmaßen wir wählen — während des Wachstums ziemlich regelmäßig ab. Dies gilt sowohl für *Mycetes* als *Macacus*.

3. Die Höhenlängen-Indices des Schädels der erwachsenen *Mycetes* sind stets viel kleiner als diejenigen der andern Affen (*Callithrix*, *Cebus*, *Macacus*), während dieselben des jugendlichen und embryonalen *Mycetes* denjenigen der letztern sich nähern oder gar erreichen.

Unter Benutzung der oben gegebenen Maße der Höhe (b Tabelle S. 10) und Breite (b Tabelle S. 7) berechnen wir den Höhenbreiten-Index einiger Entwicklungsstadien des *Mycetes*-Schädels, welche in einer Reihenfolge ihrer Länge, resp. ihres Alters nach geordnet sind:

<i>Mycetes ursinus</i>	Höhenbreiten-Index
ad. ♂ 1959	61,4
ad. ♂ 4282	70,3
ad. ♀ 2931	67,3
juv. ♂ 897	75,5
juv. ♀ 4448	74,5
juv. ♀ 1297	81,8
embr. ♂ 4450	83,3

Es ergibt sich also aus diesen Zahlen, daß während der post-embryonalen Entwicklung die Höhe des Hirnschädels in bedeutenderem Maße als die Breite abnimmt. <sup>1)</sup>

1) Daß hier bei der Berechnung des Höhenbreiten-Index für die Höhe

Indem wir im Folgenden auf diese Tatsachen zurückkommen, ist vorerst zu entscheiden, ob bei *Mycetes* die Abnahme der Hirnhöhlenhöhe durch Senkung des Schädeldaches oder durch Hebung der Schädelbasis oder durch beide Vorgänge bedingt wird — eine Frage, deren Beantwortung eine Voraussetzung für die richtige Auffassung des *Mycetes*-Schädels bildet. Die bisher angewandten Meßmethoden sind für diesen Zweck unbrauchbar. Es muß nämlich eine Meßmethode gewählt werden, bei deren Anwendung man beim Messen der Dachhöhe von der Basis und, umgekehrt, beim Messen der Basis von der Dachhöhe unabhängig ist. Oder mit andern Worten: es handelt sich darum, eine Horizontallinie zu finden, von der die Veränderungen sowohl in der medianen Dachlinie als der medianen Basallinie unabhängig voneinander berechnet werden können. Zunächst wäre an die Linie zu denken, welche vom Vorderende der Lamina cribrosa zum Ectinion geht und, wie wir gesehen, ein Ausdruck für die größte Länge der Hirnhöhle ist. Außerdem hat diese Linie den Vorteil, daß sie fast genau mit der von SCHWALBE in die Wissenschaft eingeführten Glabella-Inion-Linie zusammenfällt. Ein Versuch, besagte Linie im vorliegenden Falle als Horizontale zu verwenden, belehrt uns aber, daß, da ihre Lage von den Umbildungen des Supraoccipitale (siehe unten) abhängig ist, die erhaltenen Zahlen keine sichere Vorstellung von den teilweise von jenen Umbildungen nicht beeinflussten Veränderungen des Daches und der Basis gewähren können. Nachdem ich es mit verschiedenartigen Meßmethoden versucht hatte, hat sich schließlich als Horizontale für diese und einige andere Messungen eine außerhalb des Gehirnschädels liegende Linie, nämlich die Unterfläche des harten Gaumens im sagittalen Medianschnitt („Gaumenhorizontale“), für die Beantwortung der hier gestellten Fragen als anwendbar erwiesen. Die durch diese Linie repräsentierte Schädelgegend ist nämlich verhältnismäßig wenig von den Lageveränderungen des Hirnschädels während des Wachstums berührt. Durch Vertikale, welche von dieser Linie und deren Verlängerung nach morphologisch identischen Punkten der Basis und des Daches der Gehirnkapsel gezogen sind, erhalten wir eine zahlenmäßige und einigermaßen genaue Vorstellung von den Veränderungen der verschiedenen Teile des Daches und der Basis während des Wachstums.

---

ein Innen-, für die Breite ein Außenmaß verwandt worden, ist für den uns interessierenden Punkt ohne Bedeutung.



Der senkrechte Abstand von einer Linie, welche durch die Unterfläche des harten Gaumens in der sagittalen Mitte verläuft, sowie von der Fortsetzung dieser Linie beträgt:

	zu verschiedenen Punkten der Schädelbasis:					zu verschiedenen Punkten der Innenfläche des Hirndaches:				
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	k
	zum Basion	zur Dorsalfäche der Synchondrosis sphenobasilaris	zur Dorsalfäche der Synchondrosis praebasilaris	zum hintern Ende der Lamina cribrosa	zum vordern Ende der Lamina cribrosa	zum Hirndach durch das Basion	zum Hirndach durch die Synchondrosis sphenobasilaris	zum Hirndach durch die Synchondrosis praebasilaris sphenoidalis	zum Hirndach durch das hintere Ende der Lamina cribrosa	zur größten Höhe des Hirndaches
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
<i>Myetes ursinus</i>										
♂ ad. No. 1959	8	11	13	20	25	40	44	39	—	44
♂ ad. " 4279	9	13	13	21	22	38	44	39	—	45
♂ ad. " 4282	8	15	15	22	23	45	51	43	—	52
♂ juv. " 897	2	8	10	17	19	40	42	40	29	42
♀ juv. " 4448	4	8	9	14	20	40	39	37	24	40
♀ juv. " 1297	— 1 <sup>1)</sup>	5	8	14	16	35	35	34	26	36
♀ neonat. " 2245	1	4	5	8	11	29	30	27	22	30
♂ embr. " 2046	— 2 <sup>1)</sup>	2	2	4	5	15	16	16	13	16 <sup>2)</sup>
<i>M. senicatus</i>										
♂ ad. " 4486	—	16	17	24 <sup>3)</sup>	—	—	48	45	—	48
♂ juv. " 3959	4	9	10	20 <sup>3)</sup>	22	34	39	37	26	39
♂ juv. " 4289	2	9	10	16 <sup>3)</sup>	20	35	38	36	29	38
<i>M. palliatus</i>										
♂ ad. " 4456	11	11	18	22	24	43	48	43	—	48
♀ ad. " 4457	13	18	18	24	25	49	52	48	—	52
<i>Callithrix personata</i>										
ad.	— 7 <sup>1)</sup>	—	—	13 <sup>3)</sup>	—	22	—	—	18	24
<i>Cebus fatuellus</i>										
♀ ad. " 2171	— 3 <sup>1)</sup>	4	7	20	20	42	43	41	35	43 <sup>2)</sup>
juv. " 1529	— 4 <sup>1)</sup>	4	8	18	16	33	34	33	27	34 <sup>2)</sup>

1) Wenn das Basion unter dem Niveau der hier gewählten Horizontalen (der Gaumenlinie) liegt, wird dies durch — vor der Zahl ausgedrückt.

2) Da die wahre größte Höhe senkrecht vom Basion sich findet, letzteres aber unter dem Niveau der Horizontalen liegt, muß dieses Maß selbstverständlich zu klein ausfallen.

3) Die hohe Zahl ist irrelevant und durch den großen Sinus sphenoidalis, welchen das Praesphenoidum beherbergt, bedingt.

<i>Mygalex ursinus</i> No. 1959	mm	Horizontale Hirnhöhlänge zum senkrechten den verschiedenen Punkten der Schädelbasis, nämlich				Abstand zwischen der Gannenhori- zontale und den verschiedenen Punkten der Innenfläche des Hirndaches, nämlich					
		a	b	c	d	e	f	g	h	i	k
♂ ad.	74	11	14	17	27	34	54	59	53	—	59
♂ ad.	75	12	17	17	28	29	51	59	52	—	60
♂ ad.	4279	11	21	21	31	32	62	71	59	—	69
♂ juv.	68	3	12	15	25	28	59	62	59	43	62
♀ juv.	4448	7	14	15	24	34	67	66	63	43	67
♀ juv.	1297	2	9	14	25	29	62	62	61	46	64
♀ neonat.	2245	—	9	11	17	24	63	65	59	48	65
♀ embr.	2046	8	8	8	17	21	63	67	67	54	67
<i>M. senecioides</i>											
♂ ad.	4486	—	25	26	37 1)	—	—	74	69	—	73
♂ juv.	3959	7	15	17	33 1)	32	57	65	62	43	65
♂ juv.	4289	4	17	18	30 1)	37	65	70	67	54	70
<i>M. pallidus</i>											
♂ ad.	4456	16	16	27	32	35	63	71	63	—	71
♀ ad.	4457	19	27	27	36	38	74	79	73	—	79
<i>Callithrix personata</i> ad.											
		17	—	—	31 1)	—	52	—	—	43	57
<i>Cebus fatuellus</i>											
♀ ad.	2171	5	6	11	32	32	67	68	65	56	68
♀ juv.	1529	7	7	15	33	29	61	63	61	50	63

1) Diese hohen Zahlen sind durch Vorkommen des Sinus sphenoidalis bedingt (vgl. Anm. 3 zu voriger Tabelle).

Die Maße der Tabelle S. 13 sind an Umrißzeichnungen, welche nach der von RANKE<sup>1)</sup> benutzten Methode angefertigt sind, genommen und an den Präparaten selbst kontrolliert.

Nehmen wir die größte Länge der Hirnhöhle in dieser Horizontalinie d. h. den Abstand vom Vorderende der Lamina cribrosa zum entferntesten Punkte des Hinterhauptbeines in der Horizontalebene, und berechnen dann in Prozenten dieser horizontalen Länge (diese = 100) die Größe der verschiedenen, obenstehenden Vertikalmaße, so erhalten wir die in Tabelle S. 14 gegebenen Zahlen.

Aus diesen Zahlen geht zunächst hervor:

1. daß die Verflachung der Hirnkapsel während des post-embryonalen Wachstums in viel höherm Grade durch das Aufwärts- (Dorsalwärts-)rücken seiner Basis als durch Senkung (= Ventralwärtsrücken) des Daches bedingt wird;

2. daß bei diesem Aufwärtsrücken der Hirnkapselbasis das vorderste Ende sich wie ein relativ fixer Punkt verhält (vgl. e in der obigen Tabelle), während das Basioccipitale die stärkste Lageveränderung ventro-dorsalwärts aufweist (vgl. a). Die Hirnkapselbasis verhält sich m. a. W. wie ein Hebelarm, dessen vorderstes Ende der relativ fixe Punkt ist;

3. die unmittelbare Folge dieses Vorganges ist, daß der Hirnschädel im Verhältnis zum Gesichtsschädel nach oben verschoben wird (vgl. auch Fig. 1—4, 9—12).

Außerdem wird durch diese Maße zahlenmäßig festgestellt, daß, während der Hirnschädel des *Myctes* und *Cebus* im erwachsenen Zustande stark voneinander abweicht, die Übereinstimmung desjenigen des jugendlichen und embryonalen *Myctes* mit dem erwachsenen *Cebus* eine außerordentlich große ist. Besonders mag hier betont werden, daß sowohl bei *Cebus* wie beim jugendlichen und embryonalen *Myctes* das Basion unter dem Niveau der Gaumenlinie liegt, während bei dem ältern und alten *Myctes* das Basion sich über diese Linie erhebt. Auch der Schädel der großen Mehrzahl der übrigen Primaten: der Halbaffen, der übrigen Platyrrhinen, Cercopitheciden, sowie (wenigstens meistens) des Schimpansen und des *Hylobates* weist — bei gleicher Orientierung des Schädels — dasselbe Verhalten wie die jüngern *Myctes*-Stadien auf. Dagegen verhalten sich Gorilla und Orang-Utan in dieser Beziehung wie der erwachsene *Myctes*, wobei zu bemerken ist, daß der senkrechte

1) 1892, p. 108.

Abstand von der Gaumenlinie zum Basion beim jugendlichen Orang — wie sich der Gorilla verhält, ist mir nicht bekannt — geringer ist als beim alten. Entsprechend sind die Befunde beim Menschen und wohl bei allen Primaten: das Basion ist im Verhältnis zur Gaumenlinie bei dem jugendlichen Individuum stets etwas tiefer gelagert als beim erwachsenen. Eine exakte, zahlenmäßige Feststellung dieses Verhaltens wird aber dadurch erschwert, daß die Unterfläche des harten Gaumens in der Medianlinie meist nicht wie bei *Mycetes* eine nahezu gerade Linie bildet, sondern mehr oder weniger gewölbt ist. Von der Verschiedenheit der Lagebeziehungen im Allgemeinen der fraglichen Skeletteile bei den Primaten kann man sich leicht an sagittalen medianen Schädeldurchschnitten überzeugen.

Wir haben also gesehen, daß die Hirnkapsel bei *Mycetes* während des postembryonalen Wachstums sowohl an Breite als an Höhe im Verhältnis zur Länge abnimmt.

Es läßt sich aber ferner nachweisen, daß die Basis der Hirnkapsel vom Vorderende der Lamina cribrosa zum Basion verhältnismäßig etwas stärker an Länge zunimmt als der dorsale Teil der Hirnkapsel, vom Vorderende der Lamina cribrosa zum Occipitale superius (Endinion) gemessen:

	a	b	c
	Länge der Schädelbasis vom Vorderende der Lamina cribrosa zum Basion	Länge des Hirnschädels vom Vorderende der Lamina cribrosa zum Endinion	Verhältnis des Maßes a zu b, letzteres = 100
	mm	mm	
<i>Mycetes ursinus</i>			
ad. ♂ No. 4279	73	70	104
ad. ♂ " 4282	71	72	99
ad. ♂ " 1959	70	73	96
juv. ♂ " 897	57	68	84
juv. ♀ " 4448	46	60	75
juv. ♀ " 1297	44	56	79
juv. ♀ " 2245	35	51(?)	69(?)
juv. embr. ♂ " 4450	28	37	76
juv. embr. ♂ " 2046	18	24	75

Um nun jeden Zweifel darüber zu beseitigen, daß bei *Mycetes* die Hirnkapsel während der postembryonalen Entwicklung wirklich an Kapazität zunimmt, ist die Hirnkapsel (vor dem Aufsägen) mit Schrot und unter Beobachtung der gewöhnlichen Kautelen gemessen

worden. Es wurde hierzu die Reihe der von HENSEL gesammelten *Mycetes ursinus*-Schädel gewählt:

	größte Länge der Hirnkapsel (vgl. S. 7)	Kapazität der Hirnkapsel
<i>Mycetes ursinus</i>	mm	ccm
ad. ♂ No. 1959	76	63
ad. ♀ „ 140	71	54
juv. ♂ „ 897	66	60
juv. ♀ „ 1297	55	43
juv. ♂ „ 1980	55	41

Gehen wir zu einer Untersuchung der Veränderungen über, welche einzelne Schädelelemente während des Wachstums erfahren, so erhalten wir von der Neigung des Stirnbeins, welche die verschiedenen Altersstufen zeigen, eine befriedigende Vorstellung, wenn wir den Bregmawinkel und zwar in nächster Übereinstimmung mit der von SCHWALBE (1899, p. 146) eingeführten Methode messen — nämlich den Winkel, welcher von der Nasion-Endinion-Linie und der Nasion-Bregma-Linie gebildet wird, also seinen Scheitel am Nasion hat. Dieser Bregmawinkel beträgt bei *Mycetes ursinus*:

ad. ♂ No. 1957	13°
juv. ♂ „ 897	25°
juv. ♀ „ 1297	25½°
neugeborenes ♀ „ 2245	36° <sup>1)</sup>

Entnehmen wir behufs der Vergleichung der von SCHWALBE (1899) mitgeteilten Tabelle XXII folgende Zahlen:

<i>Cebus capucinus</i> ad.	32°
<i>Macacus rhesus</i> ad.	34°
<i>Cynocephalus sphinx</i> ad.	28°
<i>Hylobates syndactylus</i> ad.	24°

so erhalten wir folgendes Resultat: Nur beim jugendlichen *Mycetes* erreicht der Bregmawinkel dieselbe Größe wie bei andern Primaten,

1) Falls man, wie es vielleicht besser mit dem von mir gewählten Meßverfahren im Einklang steht, die erste Linie parallel der Gaumenlinie legt, so verhält sich der fragliche Winkel nur bei No. 1297 etwas abweichend (24 statt 25½°), bei den übrigen aber wird das Resultat dasselbe, da die Nasion-Endinion-Linie der Gaumenlinie vollständig oder fast vollständig parallel verläuft.



während kein anderer Primate einen so kleinen Bregmawinkel wie der erwachsene *Myctes* aufzuweisen hat.

Mit den Veränderungen, welchen die Form der Hirnkapsel unterliegt, stehen die Veränderungen, welche die Lage des Hinterhauptloches und diejenige der Schuppe des Hinterhauptbeines erfährt, in unmittelbarem Zusammenhange.

Zunächst wenden wir uns den Veränderungen in der Lage des Foramen magnum zu. Bestimmen wir nach RANKE'S Vorgang (1892 p. 32) den Lage-Index des Foramen, d. h. die Entfernung des Basion vom hervorragendsten Punkte des Hinterhauptes im Verhältnis zur Länge vom Intermaxillare zu dem gleichen Punkte des Hinterhauptes, letztere Länge = 100 gesetzt, so erhalten wir bei *Myctes ursinus* folgende Werte:

No. 1959 ad. ♂	25 <sup>1)</sup>
„ 140 ad. ♀	27
„ 897 juv. ♂	30
„ 1297 juv. ♀	35
„ 1980 juv. ♂	38
„ 2245 neugeborenes (?) ♀	41
„ 4450 embr. ♂	38

Wir können also vom jugendlichen zum alten Stadium eine allmähliche Wanderung des Foramen magnum nach hinten feststellen (Fig. 5—8); über den Befund beim Embryo siehe unten.

Auch in bezug auf den Lage-Index des Hinterhauptloches unterscheidet sich also der erwachsene *Myctes* von allen andern Affen und nähert sich, wie schon RANKE (1892, p. 33) erkannt hat, dem Verhalten bei viel tiefer stehenden Säugetieren. Beim jugendlichen *Myctes* aber stimmt, wie aus den obenstehenden Maßen ersichtlich, der Index mit den Werten bei andern Affen überein; so beträgt er z. B. beim erwachsenen *Cebus fatuellus* 37, bei *Callithrix personata* 34.

Hand in Hand mit dem eben geschilderten Vorgang erhebt sich während des Wachstums auch die Ebene des Foramen magnum immer mehr nach aufwärts und hinten, welche Veränderung an den Abbildungen der sagittalen medianen Schädeldurchschnitte (Fig. 9—12) ersichtlich ist. Die Winkelstellung der Ebene des Hinterhauptloches läßt sich auf verschiedene Art zahlenmäßig bestimmen, wie z. B.

1) Ein von dem hier angewandten etwas abweichendes Messungsverfahren hat für den einzigen von RANKE gemessenen *Myctes* einen andern Wert gegeben.

durch den Winkel der Ebene des Foramen magnum mit einer vom Basion senkrecht auf die Gaumenhorizontale errichtete Ordinate:

*Mycetes ursinus*

♂ ad.	No. 1959	40°
♂ juv.	„ 897	56°
♀ juv.	„ 1297	63°
♀ neonat. (?)	„ 2245	68°
♀ embr.	„ 2046	74°
♂ embr.	„ 4450	86°

Selbstverständlich erhalten wir auch in bezug auf diesen Punkt dasselbe Ergebnis wie oben: die Größe des fraglichen Winkels nähert sich beim alten *Mycetes* derjenigen bei niederen Säugern, während das jugendliche und in höherem Grade das embryonale Individuum sich den übrigen Affen nähert: bei zwei *Cebus fatuellus* beträgt dieser Winkel 90 und 91°.

Mit der Lageveränderung des Foramen magnum in unmittelbarem Zusammenhange stehen natürlich die Umbildungen der Hinterhauptschuppe oder, wie wir unten sehen werden: die erstern sind wesentlich von den letztern bedingt. Die Umbildungen, welche dieser Skeletteil während des Wachstums erfährt, betreffen aber nicht nur Neigung und Wölbung (Krümmung) desselben, sondern auch andere eigentümliche Wachstumserscheinungen. Schon ein Vergleich der medialen Sagittalschnitte verschiedener Altersstufen läßt erkennen, daß — unsere Gaumenlinie als Horizontale angenommen — die Hinterhauptschuppe aus einer geneigten Lage, wie sie bei andern Primaten zu finden ist, in eine lotrechte oder fast lotrechte übergeht; manchmal (altes ♂ No. 4279) hat sich sogar die Hinterhauptschuppe in ihrer ganzen Länge nach hinten gerichtet, so daß der Gesamthabitus der Hirnhöhle durchaus demjenigen „niederer“ Säuger z. B. der Raubtiere gleicht (Fig. 13). Da die Abänderungen in der Neigung mit solchen in der Krümmung verbunden sind, wird der ganze Vorgang so kompliziert, daß die aus Messungen — ich habe verschiedene solche versucht — gewonnenen Zahlen kaum völlig exakte Vorstellungen ergeben können, und dieses um so weniger, als es sich hier um ganz geringe und deshalb schwer genau zu messende Unterschiede handelt. Es kann deshalb auch die folgende Maßtabelle nur einen bescheidenen Anspruch darauf machen, ein exaktes Bild von den Krümmungs- und Neigungsgraden der Hinterhauptschuppe wiederzugeben.



Die zur Gaumenhorizontale parallele Länge von einer Linie, welche durch das Vorderende der Lamina cribrosa winkelrecht auf die Gaumenhorizontale errichtet ist, beträgt:

	zum Lambda	zur stärksten Krümmung des Supraoccipitale	zur Ventralspitze des Supraoccipitale
<i>Mycetes ursinus</i>	mm	mm	mm
♂ ad. No. 1959	73	73	73
♂ ad. " 4279	61	—	66
♂ juv. " 897	63	69	65
♂ juv. " 1297	57	57	53
♀ neon.(?) " 2245	48	60	43
♂ embr. " 4450	37	37	31
♂ embr. " 2046	25	24	20

Also ist beim alten Tiere eine vollkommen lotrecht stehende Hinterhauptschuppe vorhanden, während dieselbe bei den jüngern in verschiedene Grade gekrümmt ist. Eine bessere Vorstellung von diesen Befunden als die obigen Zahlen gibt die hier mitgeteilte Skizze (Textfig. A). Es sei noch besonders auf die hier untersuchten

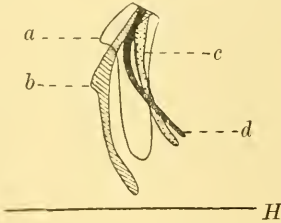


Fig. A.

Die Hinterhauptschuppe, orientiert zur Gaumenhorizontale (H), bei *Mycetes ursinus*, a No. 1959 altes ♂, b No. 897 junges ♂, c No. 1297 junges ♀, d No. 2245 neugeborenes (?) ♀. Nat. Gr.

Embryonen (No. 4450, 2046) aufmerksam gemacht, welche untereinander übereinstimmen, sich aber von dem nächst älteren (dem neugeborenen?) durch weniger zentrale Lage des Hinterhauptloches (S. 18) und schwächere Krümmung der Hinterhauptschuppe unterscheiden. Es machen sich also beim Eintritt in den postfötalen Zustand neue Faktoren in dieser Körperregion geltend; über die entsprechenden Verhältnisse beim Gehirn siehe unten.

Nach dem mir vorliegenden Material zu urteilen, bildet übrigens der Krümmungsgrad des Supraoccipitale keine dem Alter des Schädels völlig entsprechende Serie. Es läßt sich dagegen feststellen, daß, wie oben schon betont, das Supraoccipitale beim völlig erwachsenen Schädel des *Mycetes ursinus* vollkommen gerade ist, während dasselbe bei jugendlichen Individuen in verschiedenem

Maße gekrümmt ist. Dies ist meistens auch bei den beiden andern Arten der Fall. Doch kommen bei alten Tieren geringere Verschiedenheiten in bezug auf Neigung und Krümmung des fraglichen Skeletteiles vor; um zu entscheiden, inwiefern und bis zu welchem Grade sich in dieser Beziehung Geschlechtsverschiedenheiten geltend machen, ist das mir vorliegende Material unzureichend.

Aber außer den geschilderten Umformungen ist das Supraoccipitale während des postembryonalen Wachstums auch noch Veränderungen in seiner Höhendimension unterworfen, wie dies aus untenstehender Tabelle hervorgeht.

	Höhe des Supraoccipitale in der medianen Sagittalebene, d. Krümmung nach gemessen	Entfernung des Endinion vom medianen Ventralende	Entfernung des Ectinion vom medianen Ventralende
	mm	mm	mm
<i>Myocetes ursinus</i>			
ad. ♂ No. 1959	20	12	16
ad. ♂ " 4282	22	14	17
ad. ♀ " 140	25	—	17
ad. ♀ " 4279	21	15	17
juv. ♂ " 897	29	15	16
juv. ♀ " 4448	25	11	19
juv. ♀ " 1297	19	13	11
neon.(?) ♀ " 2245	21	9	16
embr. ♂ " 4450	18	10	14
<i>M. seniculus</i>			
ad. ♂ " 1382	28	—	24
juv. ♂ " 3959	24	18	12
juv. ♂ " 4289	24	11	11

Zunächst ergibt sich aus einer Vergleichung der Zahlen in der ersten Kolonne dieser Tabelle, in welcher die Individuen der Hirnschädellänge nach (vgl. S. 7) geordnet sind, daß während der postembryonalen Entwicklung von einer gewissen Altersstufe an eine absolute Verkürzung in der Höhendimension des Supraoccipitale stattfindet: bei den erwachsenen *M. ursinus* No. 1959 und 4279 ist das Supraoccipitale kürzer als bei den jugendlichen No. 897 und 4448. Ein Blick auf die mitgeteilten Zahlen lehrt uns, daß die individuelle Variation, wie bedeutend sie auch sein mag, nicht Ursache dieser Erscheinung sein kann. Über die relative Höhenabnahme des Supraoccipitale erhalten wir eine Vorstellung, wenn wir die Höhe dieses Skeletteiles im Verhältnis zur äußern Hirnschädellänge (S. 7), letztere = 100 gesetzt, prüfen:

*Mycetes ursinus*

No. 1959	26
„ 4282	31
„ 140	35
„ 4279	32
„ 897	44
„ 4448	45
„ 1297	35
„ 2245	43

Daß diese Abnahme der Höhe des Supraoccipitale mit derjenigen der Hirnschädelhöhle im Zusammenhang steht, geht aus einer Vergleichung mit den früher gegebenen Maßen hervor.

Schließlich sei bemerkt, daß die hier beschriebenen Veränderungen in Lage und Gestalt der Hinterhauptschuppe und die damit verbundenen Lageveränderungen der Ebene des Foramen magnum nur als ein Moment in der während der postembryonalen Entwicklung erfolgenden Verlängerung der Schädelhöhle und der Verflachung in seinem hintern Teile aufzufassen sind.

Die hier aufgezählten Umwandlungen der Occipitalregion ziehen Lageveränderungen des Tentorium cerebelli und damit solche des Großhirns im Verhältnis zum Kleinhirn unmittelbar nach sich. Der Neigungsgrad des Tentorium cerebelli läßt sich an sagittalen medianen Schädeldurchschnitten zahlenmäßig — wenigstens annähernd — dadurch bestimmen, daß der vordere und hintere Ansatzpunkt des Tentorium (letzterer Punkt auch als Endinjon bezeichnet) durch eine Linie verbunden werden, und der Winkel gemessen wird, welchen diese Linie mit der horizontalen Gaumenlinie bildet:

*Mycetes ursinus*

ad. ♂	No. 1959	33°
ad. ♂	„ 4282	38°
ad. ♂	„ 4279	41°(?)
juv. ♂	„ 897	25°
juv. ♀	„ 4448	29°
juv. ♀	„ 1297	24°
juv. ♀	„ 2245	17°
embr. ♂	„ 4450	25°
embr. ♂	„ 2046	20°

Diese Zahlen besagen also, daß bei *M. ursinus* das Tentorium cerebelli aus einer Lage, welche sich beim jugendlichen Tiere der

horizontalen nähert, mit zunehmendem Alter in eine mehr geneigte übergeht; das besondere Verhalten bei *M. seniculus* wird in einem andern Zusammenhange zu berücksichtigen sein. Die Lage des Tentorium cerebelli des jugendlichen *Mycetes* nähert sich dem Verhalten bei andern Primaten; bei den untersuchten *Cebus* und *Callithrix* liegt nämlich die Ebene des Tentorium der horizontalen Gaumenebene mehr oder weniger vollständig parallel.

Aus den obigen Zahlen geht also hervor, daß bei *M. ursinus* das Endinion während der Entwicklung nach oben (lambdawärts) rückt; und zwar ist, wie vorgenommene vergleichende Messungen darlegen, der Umstand, daß das Endinion beim ältern Tiere höher im Verhältnis zur Schädelhöhe als beim jüngern liegt, im allgemeinen unabhängig von dem verschiedenen Krümmungsgrad des Supraoccipitale. Dieses Lambdawärtsrücken des Endinion ist bedingt von einer Lageveränderung des Kleinhirns im Verhältnis zum Großhirn, welche Lageveränderung wiederum durch die Verlängerung der Schädelhöhle und Abflachung derselben in ihrer hintern Partie hervorgerufen wird. Wir werden im Folgenden auf diesen Punkt zurückkommen.

Ganz unabhängig von Endinion erfolgen die Lageveränderungen des Ectinion — aber, wie wir unten sehen werden, nicht umgekehrt. Das Ectinion rückt ebenfalls lambdawärts, aber hierbei liegt das Kausalmoment in der allmählichen Ausbildung der Nackenmuskulatur, welche ein immer größeres Planum nuchale erfordert und deshalb das Ectinion samt der der Linea nuchae superior entsprechenden Crista lambdawärts verschiebt. Dies wiederum besagt, daß das Planum nuchale sich auf Kosten des Planum occipitale immer mehr vergrößert. Ein solches Übergreifen des Planum nuchale auf das Pl. occipitale während des Wachstums ist allerdings eine allgemeine Erscheinung bei den Affen (s. unten), aber der Gesamthabitus der Hinterhauptregion, welcher den erwachsenen *Mycetes*-Schädel sowohl männlichen als weiblichen Geschlechts auszeichnet, findet sich nur bei „niedern“ Säugetieren wieder: das Planum nuchale allein bildet hier die senkrechte Hinterwand der Hirnhöhle, während das Pl. occipitale einen ganz schmalen Streifen am Hirndach einnimmt.

Das während des Wachstums wechselnde Verhalten des Ectinions zum Endinion ist aus der auf S. 21 mitgetheilten Tabelle zu ersehen. Wie die durch das Wachstum der Nackenmuskulatur verursachte Lageveränderung des Ectinions auf die Lage des Endinions und so-

mit auf die Hirnlage zurückwirken kann, wird in einem andern Zusammenhang nachgewiesen werden.

Das Emporbiegen der hinteren Partie der Schädelbasis ist selbstverständlich auch an der Außenfläche des Schädels nachzuweisen. Orientieren wir den Schädel in der hier gewählten Horizontalebene, so können wir uns leicht davon überzeugen, daß die Gehörregion nach oben rückt, wie aus einer Vergleichung der Lagebeziehungen zwischen der äußern Gehöröffnung und dem im Wangenteil des Jochbeins befindlichen, großen Foramen zygomatico-faciale zu erkennen ist. Während nämlich beim ganz jungen Tiere der Dorsalrand der äußeren Gehöröffnung weit ventralwärts von dem genannten Foramen liegt, rückt die Gehörregion während des Wachstums in die Höhe, so daß beim erwachsenen Tiere die Dorsalränder der Gehöröffnung und des Foramens ungefähr in dieselbe Höhe zu liegen kommen (Fig. 1—4).

Womöglich noch augenfälliger läßt sich das Aufwärtsbiegen der Schädelbasis am Jochbogen erkennen: beim Embryo und neugeborenen Tiere liegt nämlich der Jochbogen mit seinem Dorsalrande der ganzen Länge nach etwa in derselben Höhe wie die Horizontalinie. Während des Wachstums hebt sich das Hinterende des Jochbogens immer mehr empor, so daß er beim alten Tiere einen spitzen Winkel mit der Horizontalen bildet und nur der Dorsalrand in seinem Vorderende die Ausgangslage beibehalten hat (Fig. 1—4).

Wenn auch bei keinem andern Primaten die Jugend- und Altersform des Hirnschädels so gewaltige Verschiedenheiten aufweist wie bei *Mycetes*, lehrt dennoch die vergleichende Musterung verschiedener Altersstufen anderer Primaten, beziehentlich anderer Säugetiere, daß sich entsprechende, wenn auch zu weniger extremen Endprodukten führende Vorgänge wie bei *Mycetes* auch bei diesen vollziehen. Leider sind in der Literatur nur ganz vereinzelte und zerstreute Angaben betreffs der uns hier interessierenden Punkte zu finden. Eine erschöpfende Darstellung der postembryonalen Umwandlungen des Hirnschädels bei Primaten kann hier aus mehreren Gründen nicht gegeben werden; dagegen möchte ich wenigstens solche Momente aus dieser Entwicklung herausgreifen, welche geeignet sind hier die besprochenen Vorgänge der Erkenntnis näher zu führen.

Wir erinnern uns, daß bei *Mycetes* die Wachstumsveränderungen



in der Hinterhauptregion sich durch das Nachhinter Rücken des Foramen magnum in eine weniger zentrale Lage, durch die allmähliche Erhebung der Ebene desselben nach aufwärts und hinten sowie durch die entsprechende Lageveränderung und das Geradewerden der Hinterhauptschuppe manifestieren. Die Vorgänge bei der post-embryonalen Entwicklung habe ich zunächst an lückenlosen Serien von zwei Affen der alten Welt, *Macacus cynomolgus* und *Semnopithecus maurus*, verfolgt. In bezug auf den sogenannten Lage-Index des Foramen magnum (vgl. S. 18) erhalten wir folgende Zahlen:

*Macacus cynomolgus*

No. 3603 Embryo	49
„ 2288 neugeborenes ♀	49
„ 3167 ♂ vor Durchbruch der Milchbackenzähne	45
„ 2720 ♂ Milchbackenzähne im Durchbruch begriffen	43
„ 3155 ♀ mit vollständigem Milchgebiß	41
„ 3322 ♀ mit Milchgebiß und Molar I	36
„ 2719 erwachsenes ♀	31
„ 3292 sehr altes ♀	32
„ 2728 altes ♂	32

*Semnopithecus maurus*

No. 2722 ♀ mit Milchgebiß und Molar I	45
„ 2703 ♂ mit Milchgebiß und Molar I	42
„ 3169 ♀ mit Milchgebiß und Molar I u. II	41
„ 3312 altes ♀	36
„ 2704 sehr altes ♂	33

Hieraus geht also hervor, daß, wie schon RANKE nachgewiesen, bei jungen Individuen das Foramen magnum stets zentraler liegt als bei erwachsenen.

Es ist aber zu bemerken, daß die Lageveränderung des Foramen magnum, wie nach RANKE'S Methode sie hier und im Vorigen bei *Mycetes* dargestellt ist, wesentlich nichts anderes als ein Ausdruck für die verschiedene Neigung der Hinterhauptschuppe ist. Es erhebt sich nämlich während des Wachstums auch bei diesen Formen (Textfig. B—D) die Hinterhauptschuppe in der Richtung nach aufwärts und hinten, wodurch natürlich die Entfernung des Basion vom hervorragendsten Teile der Hinterhauptschuppe, dem Ectinion, geringer wird als bei der Ausgangslage beim jungen Tiere, bei welchem die Hinterhauptschuppe bis zum Ectinion etwa in der



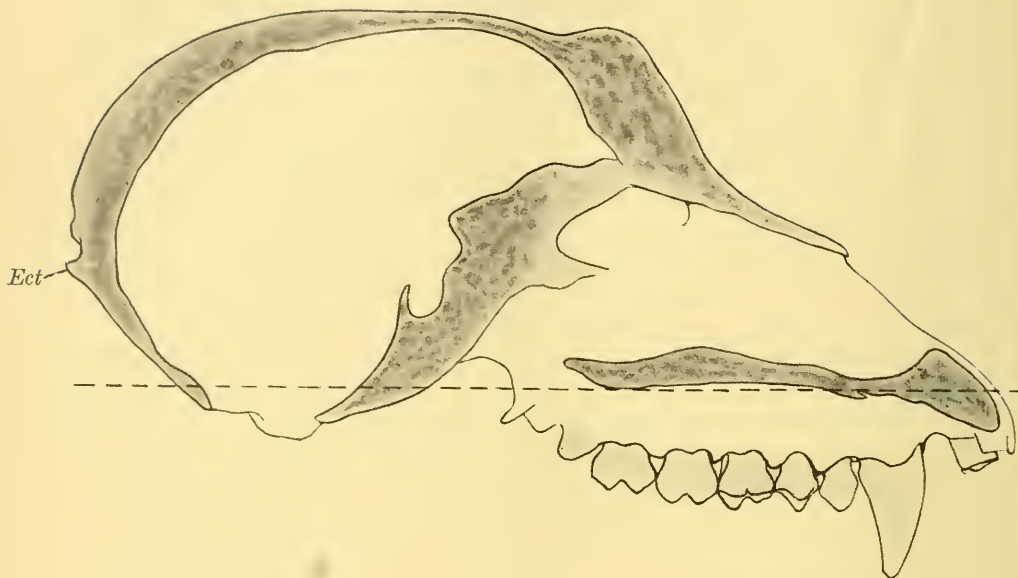


Fig. B.

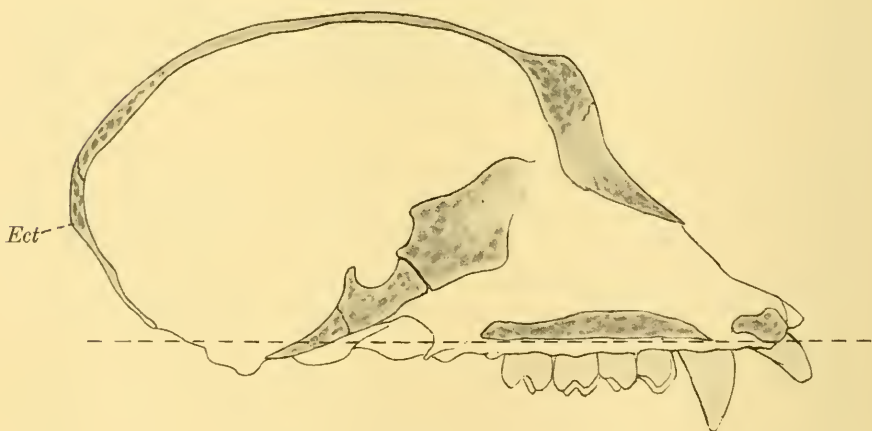


Fig. C.

Fig. B—D. Mediane Schäeldurchschnitte des *Macacus cynomolgus*. Nat. Gr.  
 Fig. B. Altes Männchen. Fig. C. Junges Individuum. Fig. D. Ganz junges  
 Weibchen vor dem Durchbruch der Milchzähne.

*Ect* Ectinion.

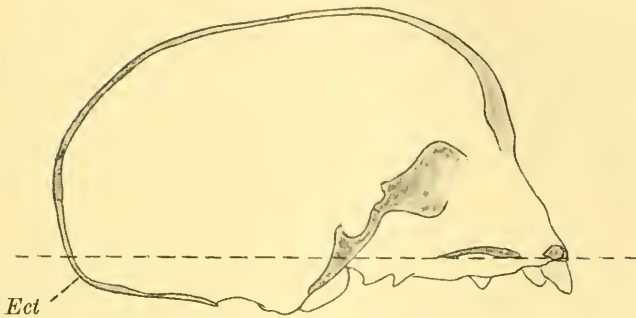


Fig. D.

Ebene der Gaumenhorizontale liegt, und somit das Foramen magnum im Verhältnis zum Gesamtschädel eine zentralere und zugleich mehr horizontale Lage einnimmt als später (vgl. besonders Textfig. C u. D). Hier kann also kaum von einer „Lageveränderung“ des Foramen magnum die Rede sein. Der *Macacus*-Schädel in dem hier abgebildeten Stadium (Textfig. D) entspricht in bezug auf den Bau des Hinterhauptes vollständig dem Schädel der Platyrrhinen-Gattung *Chrysothrix* (Textfig. G, S. 30).

Wie bei *Macacus* und *Semnopithecus* verhalten sich in bezug auf die genannten Umwandlungen der Hinterhauptregion die nachfolgenden Primaten-Formen, von denen mir nur vereinzelte Stadien zur Untersuchung vorlagen, nämlich *Lemur varius*, *Propithecus diadema* und *verreauxi*, *Cebus sp.*, *Cynocephalus mormon*, *Hylobates syndactylus*, *entelloides* und *agilis*, *Troglodytes niger* und *Simia satyrus*.

Auf die Neigung der Foramen magnum-Ebene habe ich einige Schädel verschiedenen Alters aus verschiedenen Säugetiergruppen geprüft, wobei es sich herausstellte, daß beim Embryo, beziehentlich beim jungen Tiere die For. magnum-Ebene mit der Hirnschädelbasis einen stumpfern Winkel bildet als beim erwachsenen Tiere oder m. a. W., daß die For. magnum-Ebene beim letztern steiler steht als beim jungen Individuum. Dies ist der Fall — wenn auch der Unterschied bei den verschiedenen Arten in verschiedenem Grade ausgeprägt ist — bei *Macropus giganteus*, *Tatusia novemcincta*, *Hyrax (Procavia) syriacus* und *capensis*, *Sus scrofa domestica*, *Felis leo* und *domestica* — also bei Vertretern verschiedener Säugetierordnungen. Daß diese Erscheinung keine allgemeine ist, geht daraus hervor,

daß ich sie z. B. beim Edelhirsch und Rind, obgleich sehr frühe Stadien zur Untersuchung vorlagen, nicht angetroffen habe.

Besondere Beachtung verdient die Aufrichtung der Hinterhauptschuppe in ihrem ganzen Umfange, welche bei allen Primaten, wenn auch in verschiedenem Grade, während des Wachstums erfolgt. Was zunächst diesen Vorgang bei *Macacus cynomolgus* betrifft, so erhebt sich das Planum nuchale aus seiner nahezu horizontalen Lage (Textfig. D) — die Gaumenlinie immer als Horizontale angenommen — nach aufwärts, wobei sich das Ectinion lambdawärts verschiebt, m. a. W. das Planum nuchale vergrößert sich auf Kosten des Planum occipitale (Textfig. C). Auf dem hier abgebildeten Stadium bleibt der Vorgang beim Weibchen stehen, während er beim Männchen weiter fortschreitet: das Ectinion und die Lineae nuchae sup. gehen in die hier stark ausgebildete Crista occipitalis ein, wodurch das ganze Planum occipitale in dieselbe schräge Ebene wie das Pl. nuchale zu liegen kommt, somit kein Teil der Hinterhauptschuppe mehr in die Bildung des Schädeldaches eingeht, sondern ganz auf die Hinterwand beschränkt ist (Textfig. B). Ebenso verhält sich *Cynocephalus maimon*. Dagegen schließt dieser Vorgang bei *Semnopithecus maurus* und *priamus* auch im männlichen Geschlecht mit einem Stadium ab, welches etwa dem beim weiblichen *Mac. cynomolgus* entspricht, d. d. ein schmales Stück der Hinterhauptschuppe nimmt noch an der Bildung des Schädeldaches teil; so verhält sich auch ein (anscheinend) altes Männchen von *Macacus speciosus*. Beim männlichen *Macacus cynomolgus* und bei *Cynocephalus* fallen also Sutura lambdoidea und Crista occipitalis zusammen, während bei *Semnopithecus* und *Mac. speciosus* die Sutura vor der schwachen Crista liegt. Bei allen untersuchten *Hylobates* (*syndactylus*, *rafflesi*, *leuciscus*, *agilis*) bewahrt auch beim ganz alten Männchen ein ansehnliches Planum occipitale seine Selbständigkeit lambdawärts von der schwachen Crista occipitalis. Wesentlich wie *Mac. cynomolgus* verhalten sich der Gorilla beiderlei Geschlechts und der männliche Orang-Utan, während der Schimpanse und das Orang-Utan-Weibchen sich *Semnopithecus* anschließen, indem auch bei ihnen ein geringer Teil des Planum occipitale am Schädeldache erhalten bleibt; doch behält auch das Pl. nuchale die stark gewölbte Form des Jungen bei, anstatt wie bei den andern gerade nach oben und hinten zu steigen.

Bei *Cebus*, wo sowohl eine Crista sagittalis als auch occipitalis auftreten kann, kommt keine wesentlichere Verschiebung zwischen

Pl. nuchale und occipitale während des Wachstums vor: letzteres ist nämlich auch beim jungen Tiere (Textfig. E) auf einen kleinen, dreieckigen Teil beschränkt, während sich auch hier die gesamte Hinterhauptschuppe, wenn auch in geringerem Grade als bei den

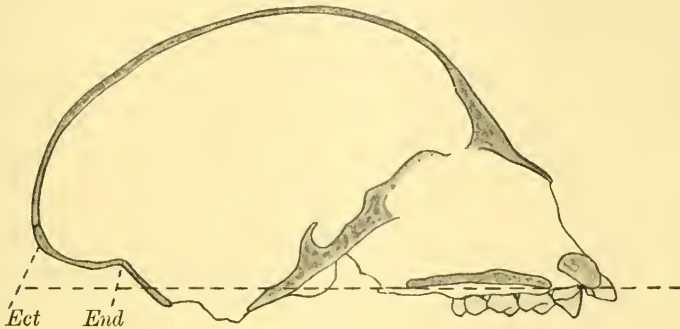


Fig. E.

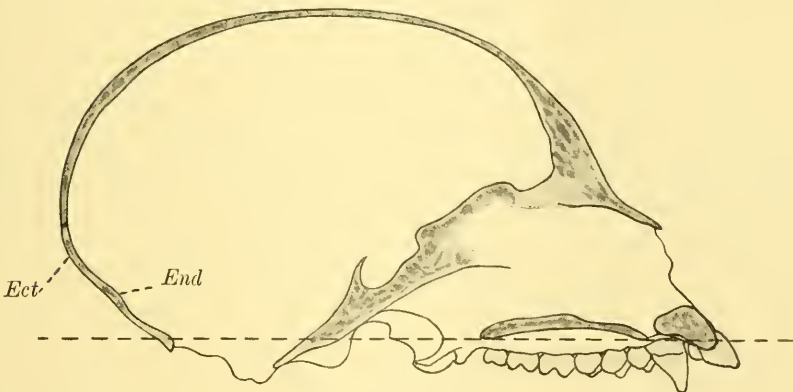


Fig. F.

Fig. E—F. Mediane Schnitte durch Schädel von *Cebus fatuellus* und *flavescens*.  
Nat. Gr.

Fig. E. *Cebus flavescens*, junges Individuum. Fig. F. *C. fatuellus*, erwachsenes Weibchen.

*Ect* Ectinion. *End* Endinion.

Catarrhinen, nach oben erhebt (Textfig. F). Bemerkenswert ist ferner die Furche an der Außenfläche, welche dem Endinion (*End*) entspricht, und die auch beim ganz jugendlichen *Macacus* angedeutet ist.

Daß auch beim Menschen die Neigung der Hinterhauptschuppe während des postembryonalen Wachstums einer Veränderung unterliegt, ist schon seit lange bekannt. „Dass die nahezu horizontalstehende Hinterhauptschuppe des Neugeborenen sich allmählich aufrichtet, beim Manne in höherem Grade als beim Weibe, hat schon HUSCHKE hervorgehoben“ (WELCKER, 62).

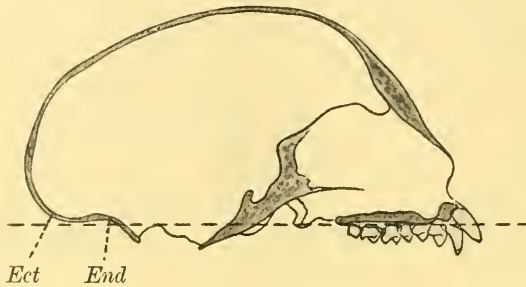


Fig. G.

Medianer Schäeldurchschnitt von *Chrysothrix sciurea*, erwachsenes Weibchen.  
Nat. Gr.

*Ect* Ectinion. *End* Endinion.

Eine Sonderstellung nimmt *Chrysothrix* (Textfig. G) ein, eine Affenform, welche dank ihres „menschenähnlichen“ Schädels innerhalb morphologischer Kreise seit Alters sich eines gewissen Renommees zu erfreuen hat. Dieser Affe „übertrifft den Menschen bedeutend in der Beteiligung des Supraoccipitale an der Bildung der Schädelbasis“. <sup>1)</sup> In der Tat liegt auch das Hinterhauptloch weiter nach vorn als bei irgendeinem andern Affen im erwachsenen Zustande und nähert sich dem Verhalten beim Menschen: beim letztern beträgt der Lage-Index des Foramen magnum etwa 50 (RANKE), bei *Chrysothrix* (bei den mir vorliegenden Individuen) 43. Eine genauere Analyse der betreffenden Schädelpartien des *Chrysothrix* ergibt aber, daß die „Menschenähnlichkeit“ dieses Affen nicht auf irgendwelchen näheren genetischen Beziehungen beruht, sondern in erster Hand darauf, daß er, einzig unter allen Primaten, zeitlebens die das Jugendstadium der übrigen kennzeichnende Lage bewahrt: das Planum occipitale setzt sich durch einen abgerundeten Winkel vom Pl. nuchale ab, dieses sowie das Foramen occipitale behalten ihre horizontale Jugendlage bei, und die oben erwähnte, dem Endinion entsprechende

1) WEBER, 1904, p. 769.



Furche, welche beim ganz jungen *Macacus* und *Cebus* auftritt, ist hier ganz besonders stark ausgeprägt; wie oben (S. 25) nachgewiesen, beträgt der Lage-Index des Foramen magnum beim jugendlichen *Macacus* und *Semnopithecus* 41—49, beim erwachsenen *Chrysothrix* 43. Man ist also jedenfalls zu dem Ausspruche berechtigt, daß *Chrysothrix* in bezug auf die besprochenen Befunde auf einer von den übrigen Affen durchlaufenen Stufe stehen geblieben ist. Eine vergleichende Musterung der medianen Schäeldurchschnitte vom jugendlichen *Cebus* (Textfig. E) und *Macacus* (Textfig. D) mit dem erwachsenen *Chrysothrix* (Textfig. G) stellt diese Tatsache außer Zweifel.

Da die Aufrichtung der Hinterhauptschuppe und die hiervon abhängige Verschiebung des Foramen magnum nach hinten während der postembryonalen Entwicklung eine allen Primaten<sup>1)</sup> (mit Ausnahme von *Chrysothrix*) und auch mehreren andern Säugetieren gemeinsame Erscheinung ist, wird man veranlaßt, nach einer diesem Vorgange gemeinsamen Ursache zu suchen. In bezug auf *Myctes* wird unten nachzuweisen sein, daß die analoge, aber hier im extremen Grade auftretende Umbildung des fraglichen Schädelabschnitts auf eine außerhalb des Schädels liegende Ursache zurückzuführen ist. Da aber die Ausgangslage der betreffenden Teile bei *Myctes* derjenigen bei andern Affen in der Hauptsache entspricht (s. oben), so muß jedenfalls angenommen werden, daß auch bei *Myctes*, außer der von außen kommenden, zu exzessiver Umgestaltung führenden Einwirkung, dieselben Ursachen in den frühesten Entwicklungsstadien vorhanden sind, welche bei den anderen Affen die beschriebenen, weniger tief eingreifenden Wirkungen hervorbringen.

Die nächste Ursache der geschilderten Veränderungen, welche die Hinterhauptregion während des Wachstums bei den Primaten — nun von *Myctes* abgesehen — aufweist, läßt sich durch eine Vergleichung der Befunde bei *Chrysothrix* und den andern Affen ermitteln. Wie oben nachgewiesen, ist die Hinterhauptregion bei *Chrysothrix* auf einem frühen Jugendstadium anderer Affen stehengeblieben. Dasselbe scheint mir auch von gewissen Eigenschaften des Gehirns bei *Chrysothrix* zu gelten, wie aus Folgendem hervorgeht.

PFISTER (1903) hat nachgewiesen, daß die mittlere Größe des

1) Welche Veränderungen während des Wachstums bei *Chrysothrix* auftreten, ist nicht bekannt.



Kleinhirns „von ca. 20 (21 bzw. 18) g beim neugeborenen Menschen stetig, anfangs rascher, später langsamer ansteigt bis zu Mittelwerten von fast 150 bzw. 135 g, was also einer gut siebenfachen Vergrößerung des Anfangsgewichtes entspricht, während das fertige Grosshirn kaum das Vierfache, das Gehirn in toto wenig über das Vierfache des Gewichtes bei der Geburt erreicht. Entsprechend der damit zusammenhängenden Verschiebung des gegenseitigen Verhältnisses sehen wir das relative Kleinhirngewicht von mittleren  $5\frac{1}{2}\%$  bis zu ca.  $11\%$  beim Erwachsenen anschwellen.“ In Übereinstimmung hiermit wird auch beim menschlichen Embryo und beim neugeborenen Kinde das Kleinhirn viel ausgiebiger vom Großhirn überlagert als beim erwachsenen Menschen.

Bei *Macacus cynomolgus* habe ich diese Beziehungen näher verfolgen können. Beim reifen Fötus und beim neugeborenen Tiere hat das Kleinhirn ein auch relativ viel kleineres Volum als beim erwachsenen Tiere. Eine Folge hiervon ist, daß, wie der mediale Sagittalschnitt (Fig. 26) zeigt, das Kleinhirn im ausgiebigern Maße vom Großhirn überlagert wird und nicht so weit nach oben wie beim erwachsenen (Fig. 25) reicht. Individuelle Abänderungen und vor allem verschiedene Konservierungszustände können selbstverständlich die Beurteilung der fraglichen Befunde unsicher machen. An den mir vorliegenden Gehirnen, unter denen sich je eines von einem reifen Fötus und einem neugeborenen Individuum befindet, können die besagten Lagebeziehungen in folgender Weise bestimmt werden:

Beim erwachsenen Tiere      Beim Fötus und Jungen

- |  |   |
|--|---|
| <p>a) reicht der Hinterrand des Kleinhirns weiter nach hinten als derjenige des Großhirns;</p> <p>b) das Kleinhirn reicht soweit nach oben, daß die Furche, welche wohl der Furche <math>x</math> bei KÜKENTHAL-ZIEHEN entspricht, nicht sichtbar ist, und</p> <p>c) daß kein oder nur ein ganz geringer Abstand zwischen dem ventralen Ende der Fissura parieto-occipitalis medialis (<i>pao</i>) und dem obern Kleinhirnrande liegt.</p> | <p>a) reicht der Hinterrand des Kleinhirns nicht so weit nach hinten wie derjenige des Großhirns;</p> <p>b) das Kleinhirn reicht nur soweit nach oben, daß die Furche <math>x</math> teilweise sichtbar, und</p> <p>c) daß ein bedeutender Abstand zwischen dem ventralen Ende der Fissura parieto-occipitalis medialis und dem obern Kleinhirnrande vorhanden ist.</p> |
|--|---|

Der oben unter a verzeichnete Unterschied wird aber nicht nur durch die geringere Größe des Kleinhirns sondern auch durch relativ bedeutendere Länge des hintern Großhirnteiles des Jugendstadiums erreicht. Bei diesem ist nämlich das Corpus callosum etwas kürzer als die Strecke vom Splenium zum hintern Ende des Lobus occipitalis, während beim erwachsenen Tiere das Corpus callosum entweder gleichlang oder länger als die besagte Strecke ist.

In welchem Umfange die hier für *Macacus cynomolgus* nachgewiesenen Befunde auch für andere Primaten gelten, muß ich unentschieden lassen; die überreichen Beschreibungen des Affengehirns, welche die Literatur aufzuweisen hat, enthalten kein Material für Beantwortung dieser Frage. Nach den von mir untersuchten jugendlichen Schädeln zu urteilen, glaube ich aber annehmen zu dürfen, daß sich auch die andern Affen bezüglich der Beziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn während des Wachstums wesentlich ebenso verhalten.

Vergleichen wir nun einen medialen Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Chrysothrix* (Fig. 27) mit denjenigen der beiden abgebildeten *Macacus*-Gehirne, so ergibt sich, daß sich ersteres sowohl in bezug auf die etwas geringere Größe des Kleinhirns<sup>1)</sup> als auch die bedeutendere Länge des Lobus occipitalis, welche stets als kennzeichnendes Merkmal des *Chrysothrix* hervorgehoben worden ist, mehr dem unentwickelten als dem erwachsenen *Macacus*-Gehirn anschließt.

Oben haben wir eine entsprechende Annäherung zwischen den Jugendstadien des *Macacus* und *Chrysothrix* auch im Bau der Hinterhauptregion des Schädels nachweisen können. Auf die Frage, warum bei *Chrysothrix* Gehirn und Schädel in besagter Beziehung auf dem Jugendstadium des *Macacus* (und anderer Affen) stehen geblieben ist, muß ich die Antwort schuldig bleiben. Dagegen läßt sich feststellen:

1. daß bei allen Affen, wo die oben geschilderte Umbildung der Hinterhauptregion (d. h. Aufrichtung der Hinterhauptschuppe und die hierdurch bewirkte Verlagerung des Foramen magnum) vor sich geht,

1) Bei zwei mir vorliegenden, in MÜLLER'scher Flüssigkeit fixierten Gehirnen von *Chrysothrix* ebenso wie bei dem von BOLK (1903, fig. 7) abgebildeten ist das Kleinhirn von etwas geringerm Umfang im Verhältnis zum Großhirn als bei andern amerikanischen Affen und als bei *Macacus*. Bei dem von G. RETZIUS (1906, tab. 2 fig. 5) wiedergegebenen Gehirn scheint dies dagegen nicht der Fall zu sein.

diese von der Vergrößerung und dadurch bedingten Lageveränderung des Kleinhirns im Verhältnis zum Großhirn begleitet wird;

2. daß keine Anordnung der Muskulatur bekannt ist, welche imstande wäre die fragliche Veränderung am Schädel hervorzurufen;

3. daß auch die Ausbildung des Gesichtsteils keinen Einfluß auf den letztgenannten Vorgang haben kann, da der Gesichtsteil bei manchen Platyrrhinen verhältnismäßig nicht stärker entwickelt ist als bei *Chrysothrix*, wo jener Vorgang unterbleibt.

Es dürfte somit nichts anderes übrig bleiben als anzunehmen, daß das Gehirn die *causa movens* ist, daß also durch das Wachstum der Hirnteile und wohl besonders durch die Wirkung, welche die postembryonale Vergrößerung des Kleinhirns mittels des Tentorium cerebelli auf die wachsende Hinterhauptschuppe ausübt, das Planum nuchale aufgerichtet wird, wodurch gleichzeitig das Foramen magnum nach hinten verlegt wird.

Andrerseits ist die Vergrößerung des Planum nuchale auf Kosten des Planum occipitale oder mit andern Worten: die Verschiebung des Ectinions lambdawärts jedenfalls der Einwirkung der Nackenmuskulatur zuzuschreiben. Je nach der Stärke dieser Muskulatur ist die gesamte Hinterhauptschuppe zu einem Planum nuchale umgebildet, d. h. das Ectinion fällt entweder mit der Crista lambdoidea zusammen, oder ein Teil des Planum occipitale bleibt als solches erhalten (vgl. oben). Ob der oberste, nach vorn geneigte Teil des Pl. occipitale, welches, wie gesagt, bei vielen Formen im völlig erwachsenen Zustande ebenfalls zum Pl. nuchale wird, vom Gehirn nach hinten gedrängt wird, oder ob diese Wirkung von der Nackenmuskulatur hervorgerufen wird, kann zweifelhaft erscheinen. Da jedoch die völlige Umwandlung der Hinterhauptschuppe in ein Planum nuchale (m. a. W. die Rückwärtsbiegung auch des obersten Teils der Hinterhauptschuppe) gerade bei denjenigen Affen erfolgt, welche die stärkste Nackenmuskulatur, weil die schwersten Köpfe, besitzen, ebenso wie umgekehrt der besagte Vorgang beim muskelschwächern Weibchen derselben Art unterbleiben kann (s. oben), so ist es im höchsten Grade wahrscheinlich, daß es die Nackenmuskulatur ist, welche den besagten obersten Teil der Hinterhauptschuppe nach hinten gezogen hat. Dagegen war die Muskulatur an der Lageveränderung des untern und größern Teils der Hinterhauptschuppe meiner Meinung nach unbeteiligt.

Oben ist für *Myctes* nachgewiesen worden, daß beim Dorsalwärtsrücken der Hirnkapselbasis das vordere Ende derselben

einen relativ fixen Punkt darstellt. Die Veränderungen, welche hier während des Wachstums erfolgen, bestehen vorzugsweise darin, daß beim alten *Mycetes* die Lamina cribrosa etwas steiler steht als beim jugendlichen. Die übereinstimmende Lage des genannten Skeletteils beim alten *Mycetes* mit derjenigen bei niedern Säugetieren, z. B. bei den Carnivora, worauf DUCKWORTH<sup>1)</sup> hinweist, ist also ebenso wie die entsprechende Lage des Foramen magnum als ein während des postembryonalen Wachstums erworbener Zustand, nicht als etwas Ursprüngliches zu beurteilen.

In bezug auf den Bau der postorbitalen Region sei folgendes bemerkt. Als für die platyrrhinen Affen den catarrhinen gegenüber kennzeichnend finden wir in der Literatur betont, daß die Orbitalplatte des Jochbeins sich mit dem Vorderrande des Scheitelbeins verbindet. Wie längst bekannt, macht *Mycetes* hiervon eine Ausnahme; hier tritt, wie bei den Catarrhinen, das Stirnbein in Verbindung mit dem Alisphenoideum, wodurch Jochbein und Scheitelbein voneinander getrennt werden. Da aber auch *Ateles* und individuell auch *Cebus* und *Brachyteles*<sup>2)</sup> sich wie *Mycetes* verhalten, verliert diese Eigenschaft ihre Bedeutung als ein letztere Gattung von den andern Platyrrhinen absonderndes Merkmal. Immerhin scheint dieses von der Mehrzahl der übrigen Platyrrhinen abweichende Verhalten bei *Mycetes* mit großer Konstanz aufzutreten: bei allen — zusammen 14 — Schädeln, an denen die betreffenden Suturen überhaupt noch sichtbar sind, finde ich dasselbe vor. Falls F. MAJOR'S Auffassung berechtigt ist, daß die Halbaffen das am wenigstens differenzierte Stadium vertreten und mit ihnen die Mehrzahl der Platyrrhinen übereinstimmt, so ist der durch Rückbildung des Scheitelbeins gekennzeichnete Zustand bei *Mycetes* und *Ateles*, welcher sich demjenigen bei den Catarrhinen anschließt, als der höhere aufzufassen.<sup>3)</sup>

Von besonderm Interesse ist aber, daß die Verdrängung des Scheitelbeins durch das Stirnbein, welche oben als ein phylogenetischer Vorgang angenommen wurde, auch während des Schädel-

1) 1904, p. 115.

2) F. MAJOR (1901). Nach JOSEPH (1876, p. 459) soll auch *Nyctipithecus* von den übrigen Platyrrhinen abweichen; bei den beiden von mir untersuchten *N. lemurinus* war dies jedoch nicht der Fall.

3) WINGE (1895, p. 40) hält dagegen das bei den Alt-Weltaffen häufigste Verhalten, weil am meisten „mit gewöhnlichen Tieren“ übereinstimmend, für das ursprüngliche.



wachstums nachweisbar ist. Es zeigt sich nämlich, daß von den beiden Knochen, welche den überwiegenden Teil der Seitenwand der Hirnkapsel bilden, nämlich dem Fortsatz des Stirnbeins, welcher Jochbein und Scheitelbein trennt, und dem Scheitelbein, der erwähnte Stirnbeinforsatz stärkeren Längenzuwachs aufweist als derjenige des Scheitelbeins: am jugendlichen Schädel (No. 1299, 1980) beträgt nämlich der Stirnbeinforsatz nur  $\frac{1}{10} - \frac{1}{6,5}$  am erwachsenen dagegen  $\frac{1}{5,5} - \frac{1}{4}$  der Gesamtlänge des Hirnschädels.

Aus der vorstehenden Untersuchung haben wir ersehen, daß bei *Myctes* die geschilderten Umgestaltungen des Hirnschädels auf eine Abnahme der Höhe und Zunahme der Länge während der post-embryonalen Entwicklung hinauslaufen.

Um diese Erscheinung richtig bewerten zu können, müssen wir uns erinnern, daß ein ähnlicher Vorgang auch bei andern Säugertieren zu beobachten ist. So hat SCHWALBE (1906) neuerdings nachgewiesen, daß nicht nur beim Menschen, Schimpansen und Orang-Utan, sondern auch bei Lemur, beim Schaf und bei der Katze eine analoge Erscheinung vorkommt. Vom Menschen berichtet SCHWALBE (1906): „Das menschliche Kind vom 2.—10. Lebensjahre und vielleicht bis zur Pubertätszeit besitzt bei annähernd gleicher Kalottenhöhe einen bedeutendern Kalottenhöhen-Index<sup>1)</sup> als der Erwachsene. Zweifellos ist bei letztern die Ursache dieser Verschiedenheit zu suchen in stärkerer Verlängerung der Schädelbasis bei stationärbleibender Kalottenhöhe“. Auch bei den übrigen von SCHWALBE untersuchten Tieren wird die Abnahme des Kalottenhöhen-Index auf dieselbe Erscheinung zurückgeführt; beim Orang-Utan nimmt die Kalottenhöhe sogar ab. Auch bei *Hylobates concolor* ist nach KIRCHNER (1895) der Hirnschädel meist relativ höher beim jungen als beim alten Tiere, was ich für andere Arten dieser Gattung bestätigen kann. Daß bei *Macacus cynomolgus* ebenfalls der Hirnschädel des jungen Tieres relativ höher als bei ältern ist, wurde schon oben (S. 11) nachgewiesen. Bei *Manatus inunguis* hat DILG (1909) neuerdings

1) Auf der Basislinie — in diesem Falle: die Länge des Schädels vom Nasion zum Ectinion — wird eine die höchste Stelle der Schädelswölbung berührende Vertikale errichtet (= Kalottenhöhe) und deren Wert in Prozenten der Basislinie, letztere = 100, ausgedrückt. Dies ist der Kalottenhöhen-Index SCHWALBE's.

gezeigt, daß der Hirnschädel mit zunehmendem Alter von der kugligen zur Zylinderform übergeht.

Eine, wie es scheint, so allgemeine Erscheinung muß jedenfalls auf eine gemeinsame Ursache zurückgeführt werden können. Meiner Meinung nach ist diese Ursache zunächst darin zu suchen, daß das Gehirn bei seinem Wachstum während der Embryonalperiode und im frühesten Jugendalter an der aus zusammenhängendem Knorpel bestehenden Basis, Vorder-, Hinter- und Seitenwand des Schädels auf Widerstand stößt, während das Schädeldach mit seinem losern Gefüge viel nachgiebiger ist, was zur Folge hat, daß in der besagten Periode die Zunahme der Höhe diejenige der Länge übertrifft, während im spätern Leben, wenn das Dach annähernd denselben Widerstand leistet wie die andern Teile der Hirnkapsel, andere Bedingungen für das Wachstum des Gehirns sich geltend machen können.

Da die embryonalen und zeitigeren postembryonalen Entwicklungsstadien des *Myctes*-Schädels, wie oben nachgewiesen, im wesentlichen mit solchen der übrigen Primaten übereinstimmen, müssen offenbar diese Stadien bei *Myctes* unter dem Einflusse derselben Entwicklungsbedingungen stehen wie die hier genannten andern Primaten. Die Abnahme der Höhe des Hirnschädels (der Kalotte) und die Lageveränderungen des Hinterhauptloches sind deshalb auch bei *Myctes* in den frühern Entwicklungsperioden auf dieselben Ursachen zurückzuführen. In der spätern Periode der postembryonalen Entwicklung aber kommt bei *Myctes* ein neuer, bei den übrigen Affen nicht auftretender Faktor hinzu, welcher allerdings die Ausbildung des Schädels in fast derselben Richtung fortgehen läßt, aber weit über das Maß hinausführt, welches andere Affen erreichen. Durch die obigen Untersuchungen ist nämlich festgestellt, daß der Vorgang hier mit ganz eigenartigen Umwandlungen des Hirnschädels (Verschiebung desselben nach aufwärts, Verkürzung und Umlagerung des Supraoccipitale und Foramen magnum usw.) verbunden ist, so daß das schließliche Resultat eine von allen Primaten abweichende und an „niedere“ Säugetiere gemahnende Hirnschädelform wird. Wir müssen uns somit nach einem neuen Faktor umschaun, welcher diese den übrigen Säugetieren fremden Vorgänge hervorgerufen hat.<sup>1)</sup>

1) Wie wenig Untersuchungen, welche nur mit der fertigen Schädelform rechnen, trotz aller darauf verwendeten Sorgfalt, Meßmethoden usw. das Verständnis derselben fördern, geht aus den Resultaten hervor, zu denen LUCAE in seinen Untersuchungen über Affen- und Menschenschädel (1873) in bezug auf den *Myctes*-Schädel gelangt: bezüglich der





Fig. J.



Fig. K.



Fig. H.



Fig. L.

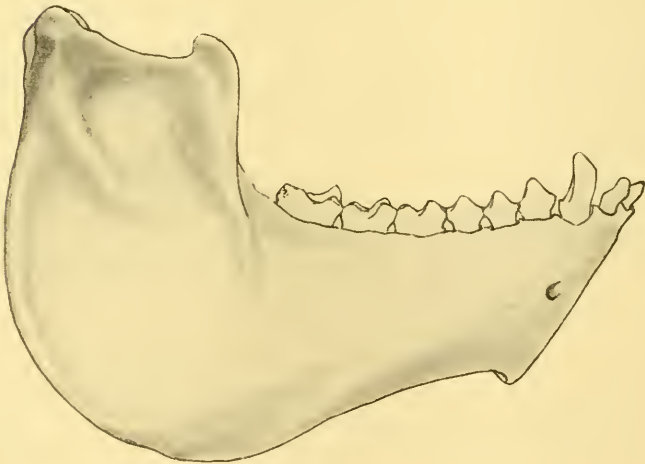


Fig. M.

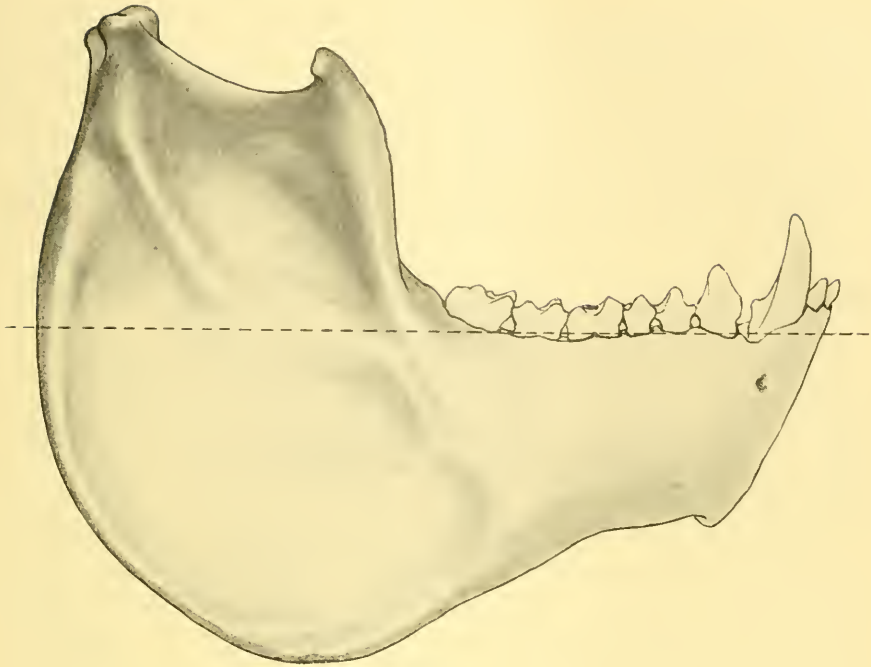


Fig. N.

Fig. H—N.

Seitenansicht des Unterkiefers von *Myectes ursinus*. Nat. Gr.

Fig. H. Männlicher Embryo (No. 4450). Fig. J. Ganz junges Männchen (No. 1980).  
 Fig. K. Junges Weibchen (No. 1297). Fig. L. Etwas älteres Männchen (No. 897).  
 Fig. M. Erwachsenes Weibchen (No. 140). Fig. N. Sehr altes Männchen (No. 1959),  
 an welchem die Horizontale des Unterkiefers eingezeichnet ist.

Schon eine oberflächliche Betrachtung läßt den Unterkiefer als die nächste Ursache der oben geschilderten Umbildungen des Hirnschädels erkennen. Bei keinem andern Säugetiere hat, soviel bis heute bekannt, der Unterkiefer während der postembryonalen

Lagerung der Schädelbasis sowohl in ganzen als auch in ihren einzelnen Teilen steht der Gorilla zwischen den beiden extremen Formen, dem Pavian und dem *Myectes*. Selbstverständlich ist dieser Ausspruch richtig in dem Sinne, daß er den Tatbestand, das rein Empirische richtig wiedergibt. Versucht man aber, ihn wissenschaftlich zu verwerten, indem man denselben so deuten wollte, daß genetisch der Gorilla-Schädel im fraglichen Punkte eine Mittelstellung zwischen Pavian und *Myectes* einnehme, dann wird — wie uns die Entstehungsgeschichte des *Myectes*-Schädels lehrt — ein blühender Unsinn zutage gefördert.

Entwicklung, solche Formveränderungen aufzuweisen und erlangt eine solche Gestalt wie bei *Mycetes*. Die folgende Untersuchung wird dartun, daß die Umbildungen des Unterkiefers diejenigen des Hirnschädels bedingen.

Für die Maßbestimmungen am Unterkiefer wähle ich im nächsten Anschlusse an KLAATSCH<sup>1)</sup> die Ebene, welche die Randpartien der Alveolen umfaßt. Allerdings beschreibt auch bei *Mycetes* wie beim Menschen der Alveolarrand jeder Kieferhälfte einen konkaven Bogen, ein Umstand, welcher, wie KLAATSCH auch betont, die Anwendbarkeit dieses Randes als Horizontale etwas beschränkt. Um eine Horizontalebene von möglichst exakter Beschaffenheit für die verschiedenen Altersstufen meines Objekts zu erhalten, habe ich, abweichend von KLAATSCH, den Alveolarrand vom Eckzahne an bis zum letzten Molar als Horizontale gewählt; die Alveole des dritten Molaren wird jedoch nicht mitgenommen, da diese eine starke Bogenkrümmung bildet.

Die größte Länge des Unterkiefers geht durch die Horizontale und zwar von der Eckzahnalveole zum entferntesten Punkte am Unterkieferaste. Um die verschiedene Zunahme der Höhe am Körper und Aste des Unterkiefers nachzuweisen, wähle ich zwei mit Sicherheit festzustellende Punkte, durch welche senkrecht zur Horizontale, beziehentlich zu deren Verlängerung Linien gezogen werden, nämlich für den Unterkieferkörper von der Spina mentalis zum Alveolarrande, für den Unterkieferast von der Spitze des Processus coronoides zum untern Astrand. Nach dieser Methode erhält man folgende Werte bei den verschiedenen Altersstufen des *Mycetes ursinus*:

	Größte Länge des Unterkiefers	Höhe des Unterkiefer- körpers	Höhe des Unterkiefer- astes	Höhenzunahme im Verhältnis zur Länge, diese = 100 gesetzt	
				des Unter- kiefer- körpers	des Unter- kiefer- astes
<i>Mycetes ursinus</i>	mm	mm	mm		
ad. ♂ No. 1959	101	26	82	26	81
ad. ♀ " 140	78	21	57	27	73
juv. ♂ " 897	69	18	47	26	68
juv. ♀ " 1297	50	15	35	30	70
juv. ♂ " 1980	42	12	22	29	52
embr. ♂ " 4450	24	6	10	25	42

1) 1909, p. 102.

Diese Zahlen beweisen somit, daß die Höhe des Unterkieferastes während des Wachstums stärker zunimmt als die des Unterkieferkörpers, welche letztere im Verhältnis zur Länge sich wesentlich gleichbleibt.

Daß es vornehmlich der Angulus-Teil ist, welcher den Höhenzuwachs des Astes bedingt, läßt in besonders unzweideutiger Weise die Lage des Foramen mandibulare im Verhältnis zum Dorsal- und Ventralrande des Unterkieferastes auf den verschiedenen Altersstufen erkennen.

Von besonderer Bedeutung für die uns vorliegende Frage ist schließlich der Umstand, das der hintere, den Processus condyloideus umfassende Astteil den vordern, in den Proc. coronoideus ausmündenden Teil während der postembryonalen Entwicklung in bezug auf Höhenwachstum überholt. Während nämlich, wie aus den Abbildungen (Textfig. H—N) erhellt, beim Embryo und beim jungen Tiere der Proc. coronoideus den Proc. condyloideus an Höhe übertrifft (Textfig. H, J), ändert sich im Laufe der Entwicklung dieses Verhalten allmählich dahin, daß beim alten Tiere das Umgekehrte der Fall ist (Textfig. M, N), wie auch die nachstehenden Maße dartun<sup>1)</sup>:

	Senkrechte Höhe von der Horizontale zum	
	Proc. coronoideus	Proc. condyloideus
<i>Myectes ursinus</i>	mm	mm
No. 1959	37	43
„ 140	26	31
„ 897	22	22
„ 1279	17	17
„ 1980	17	14
„ 4450	4	2

1) Im Journ. méd. français, T. II (1909) ist der Unterkiefer von *Myectes* abgebildet, weil er „se rapproche du fossile de Heidelberg par l'épaisseur des branches montantes et l'échancrure semi-lunaire faiblement marquée.“ Ganz abgesehen davon, daß die Übereinstimmung zwischen dem Unterkiefer des *Homo heidelbergensis* und des *Myectes* äußerst gering ist, lehrt schon der Entwicklungsmodus des letztern, daß, falls überhaupt eine nähere Übereinstimmung zwischen den beiden Unterkiefern bestände, diese entschieden nicht als Zeichen von nähern genetischen Beziehungen aufzufassen wäre. Nur bei gänzlicher Verkennung der vergleichend-anatomischen Arbeitsmethode kann der *Myectes*-Unterkiefer als Vergleichsobjekt des Heidelberger Kiefers herangezogen werden.

Das hier nachgewiesene, während der post-embryonalen Entwicklung stattfindende, gewaltige Höhenwachstum des gesamten Unterkieferastes im allgemeinen und des Processus condyloideus im besondern übt mit Notwendigkeit jenen Einfluß auf den Hirnschädel aus, welcher die vorher geschilderten Umwandlungen an letzterem hervorruft.

Beiläufig mag erwähnt werden, daß auch das relative Längenwachstum des Körpers und des Astes sich mit dem Alter ändert, so zwar, daß letzterer den ersteren überholt.

Daß die oben ausgesprochene Auffassung das Richtige getroffen hat, wird ferner durch den Umstand bewiesen, daß die Verschiedenheiten in der Ausbildung des Unterkiefers unmittelbar auf den Hirnschädel in den oben ausgeführten Beziehungen rückwirken. Dies ergibt sich besonders überzeugend bei einer Musterung der vorliegenden Reihe von *M. ursinus*-Schädeln. Die Ausbildung des Unterkieferastes ist nämlich bei dieser Art ganz außerordentlich starken individuellen Variationen unterworfen: der Angulus zeigt bei Individuen desselben Geschlechts, etwa derselben Größe und von derselben Örtlichkeit eine sehr wechselnde Ausbildung. Sehen wir uns z. B. die zwei hier abgebildeten Unterkiefer von zwei völlig erwachsenen männlichen *M. ursinus*-Individuen No. 4279 und 4282 an, von denen der letztere (Textfig. O) einen viel schwächern Ast hat und in dieser Beziehung fast vollständig mit *M. seniculus* übereinstimmt; die Kluft zwischen diesen beiden Extremen wird durch andere Exemplare, welche Zwischenstufen darstellen, ausgefüllt. Aus den im Vorigen mitgeteilten Maßtabellen geht mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervor, daß auch der Schädel No. 4282), welcher den durch einen schwächern Ast ausgezeichneten Unterkiefer (Textfig. O) getragen hat, unter seinen Altersgenossen durchaus isoliert dasteht. Denn in bezug auf den Längenbreiten-Index des Hirnschädels (Tabelle S. 7), den Höhenlängen-Index (Tabelle S. 10) sowie auf die Lage der Hirnkapselbasis (Tabelle S. 14) weicht er von den durch höhern Unterkieferast ausgezeichneten Individuen (wie z. B. No. 4279, Textfig. P) ab und nähert sich den jugendlichen Individuen derselben Art. Der Einfluß der Form des Unterkiefers auf die Gestaltung der Hirnkapsel ist somit offenbar, wenn auch diese Tatsache keineswegs ausschließt.



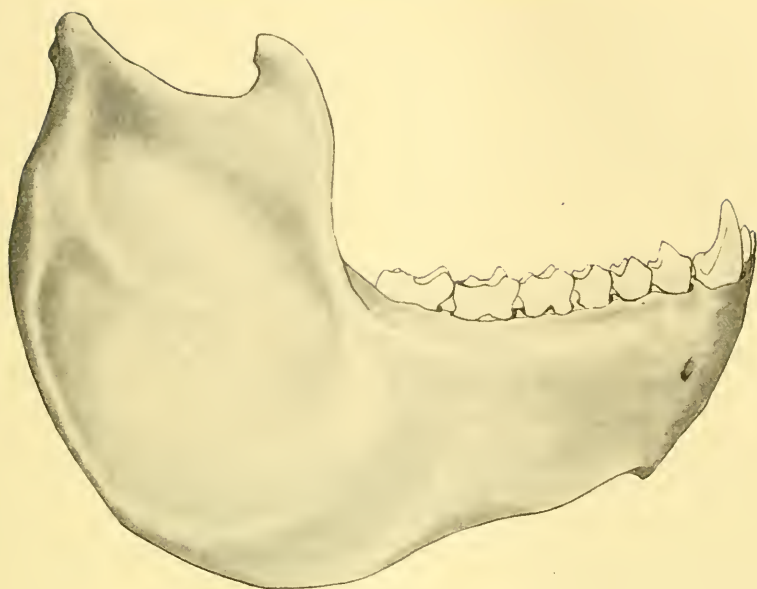


Fig. O.



Fig. P.

Fig. O—P. Seitenansicht des Unterkiefers von *Mycetes ursinus*, alte Männchen.  
Nat. Gr. Fig. O No. 4282. Fig. P No. 4279.

daß der Brüllapparat ebenfalls eine gleichgerichtete Einwirkung auf die Hirnkapsel ausüben kann (worüber später).<sup>1)</sup>

Von Bedeutung für die uns beschäftigenden Fragen sind auch die Veränderungen, welche einige der Kaumuskeln im Zusammenhange mit der Ausbildung des gewaltigen Kieferapparats erlitten haben, weshalb sie hier in Kürze dargestellt werden mögen.

Der *Musculus masseter* besteht aus zwei wohl geschiedenen Schichten. Die oberflächliche entspringt vom untern Rande des Jochbogens, verläuft fächerförmig nach unten und hinten, um sich am untern Rande sowie etwas entfernt von der Peripherie am hintern Rande des Angulus zu inserieren. Die tiefe Schicht ist nur in ihrem vordersten Teile mit der oberflächlichen durch einige Fasern verbunden; die fast senkrecht herabsteigenden Fasern entspringen vom *Processus zygomaticus ossis temporis* und inserieren an einer deutlich ausgeprägten Leiste, welche etwa wie die Insertionslinie dieses Muskels beim Menschen verläuft. Bemerkenswert ist, daß eine große Fläche des Unterkieferastes zwischen der Insertion der tiefen und der oberflächlichen Schicht, von der letztern überlagert, nicht von Muskulatur eingenommen wird.

---

1) Da *Myectes seniculus* und *palliatu*s durch niedrigen Unterkieferast sich von der Mehrzahl der *Mye. ursinus*-Individuen unterscheiden, ist zu erwarten, daß im Zusammenhange hiermit die Umbildung der Schädelhöhle geringer ist als bei *Mye. ursinus*. Zum Teil wird dies auch durch die in den Tabellen gegebenen Maße bestätigt; mein Material von den beiden erstgenannten Arten ist jedoch nicht ausreichend, um weitergehende Schlüsse zu erlauben.

HENSEL (1872) gibt als das wichtigste Merkmal für den Schädel seines *Mye. seniculus*, dem *Mye. ursinus* gegenüber, die schwächere Ausbildung des Angulus-Teiles an und betont, daß unter den ihm vorliegenden Schädeln der letztern Art kein einziger ist, welcher in dieser Beziehung dem *Mye. ursinus* gleicht. Es ist bemerkenswert, daß, wie mein Material beweist, unmittelbar nördlich (Sta. Catharina) von HENSEL's Sammelgebiete die *Mye. ursinus*-Art Individuen einschließt, bei denen der Unterkiefer sich wie bei dem noch nördlicher lebenden *Mye. seniculus* verhält. Auch in bezug auf die relative Höhe der *Processus coronoideus* und *condyloideus* finde ich bei den erwachsenen Unterkiefern von Sta. Catharina Variabilität vor, da bei einigen, ganz wie bei den Individuen von Rio Grande do Sul, der *Proc. coronoideus* niedriger ist, während andere den jugendlichen Typus mit höherm *Proc. coronoideus* beibehalten haben.

Daß auch beim Menschen der *Proc. coronoideus* bald etwas höher, bald etwas niedriger als der *Proc. condyloideus* sein kann, ist seit langem bekannt (vgl. HENLE, 1871, p. 209).

Beim Embryo ist der Muskel relativ dicker als beim erwachsenen Tiere. Der freie Raum zwischen den beiden Insertionsteilen ist hier relativ viel kleiner als beim erwachsenen Tiere. Es vergrößert sich der Unterkieferast im spätern Verlaufe der Entwicklung in viel stärkerem Maßstabe als der Muskel. Es geht somit aus diesen Befunden hervor, daß nicht der Muskel Ursache zu der starken Vergrößerung des Unterkieferastes sein kann.



Fig. Q.

Musculus digastricus (*d*) und pterygoideus internus (*pi*) bei *Mycetes ursinus*, altes Männchen. Etwas verkleinert.

Musc. digastricus (Textfig. Q) entspringt beim erwachsenen Tiere mit zylindrischem Muskelbauch vom Processus paramastoideus und geht in eine lange Zwischensehne über, welche keine Verbindung mit dem Zungenbein hat; von der Zwischensehne geht der vordere Muskelbauch fächerförmig und dünn aus; dieser inseriert mit breitem Ansatzteil am untern Unterkieferande auf einer Strecke, welche etwa von der Höhe des Proc. coronoideus unmittelbar vor

dem *Musc. pterygoideus internus* bis zum zweiten Molaren reicht. Die Zwischensehne und der obere Teil des vordern Bauches legt sich unmittelbar dem *Musc. pterygoideus internus* an und ist deshalb nur in der Ansicht von der medialen Seite her sichtbar.<sup>1)</sup>

Wie aus obigem hervorgeht, weicht der Muskel nicht nur vom Verhalten bei allen andern Affen ab, soweit dieses bisher untersucht ist, — bei letztern befestigt sich der vordere Muskelbauch stets am Vorderende des Unterkieferkörpers und hat niemals diese Form oder Lage — sondern auch von demjenigen bei allen andern Säugetieren. Am meisten nähern sich diese Befunde denen bei *Procavia*<sup>2)</sup>, indem hier, jedenfalls im Zusammenhange mit dem ähnlich beschaffenen Unterkieferaste, der vordere Muskelbauch eine ähnliche Form und Insertionsart erhalten hat; dagegen ist die Beschaffenheit der Zwischensehne völlig abweichend. Ein genetischer Zusammenhang ist selbstredend ausgeschlossen.

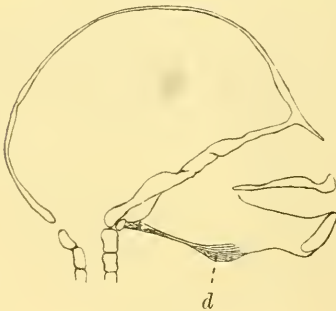


Fig. R.

Der *Musculus digastricus* (*d*) beim Embryo  
des *Mycetes ursinus* (No. 4450).

Nat. Gr.

Ohne daß die Insertionsstelle eine wesentlich andere als beim erwachsenen Tiere ist, gestaltet sich der Gesamthabitus des Muskels beim Embryo (Textfig. R) durchaus verschieden und entspricht mehr dem bei andern Säugetieren: die Zwischensehne des vordern Bauches ist nämlich mehr horizontal gelagert, was davon abhängt, daß der Unterkieferast noch nicht seine definitive, enorme Größenausdehnung erlangt hat.

Der *Musc. pterygoideus internus* (Textfig. Q) ist in seinem Insertionsteile ein stark ausgebreiteter, mit Sehnenplatten ausgerüsteter, platter Muskel; die Insertion erstreckt sich von einem kleinen, aber deutlich markierten hakenförmigen Fortsatz am obern und hintern Rande des Kieferastes bis zu dem am meisten ventralwärts reichenden

1) Siehe auch BLIVOET, 1908, p. 282.

2) TOLDT, 1908, p. 73.

Teil des Unterkieferrandes und zum Insertionsteil des *Musc. digastricus*. Auch dieser Muskel stimmt ziemlich genau mit dem Verhalten bei *Procavia* überein.

Daß die oben in ihren Hauptzügen gekennzeichnete, von der überwiegenden Mehrzahl der Säugetiere abweichende Gestaltung des Unterkiefers bei *Mycetes* — also in erster Linie die große Höhe des Astes — durch die enorme, ebenfalls völlig alleinstehende und oft beschriebene Ausbildung des Brüllapparats bedingt wird, ist eine nicht zu umgehende Annahme.<sup>1)</sup> Daß dieser so beschaffene Unterkiefer auf die Schädelbildung rückwirkt und zwar in der Weise, daß die Hirnschädelbasis in der oben geschilderten Weise aufwärts gedrängt wird, was wiederum die übrigen Veränderungen mit sich führt, ist eine Auffassung, welche das Studium der postembryonalen Schädelentwicklung in jeder Weise bestätigt. Ob der Brüllapparat auch unmittelbar selbst die Schädelbildung beeinflußt, ist allerdings nicht direkt nachweisbar, wird aber durch folgende Tatsachen im hohen Grade wahrscheinlich gemacht.

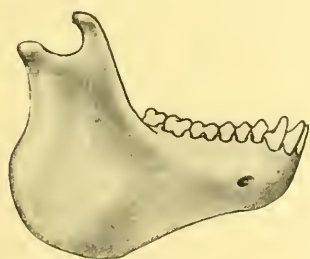


Fig. S.

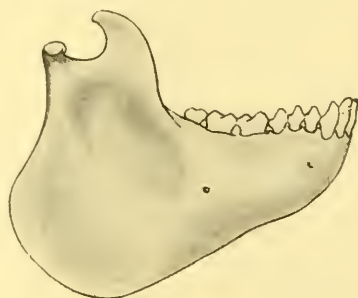


Fig. T.

Fig. S—T.

Seitenansicht des Unterkiefers von *Callithrix* (*Callicebus*). Nat. Gr.  
Fig. S. *C. cuprea*. Fig. T. *C. personata* (Zool. Mus. zu Kjöbenhavn).

Wie seit lange bekannt, zeichnet sich die amerikanische Affengattung *Callithrix* (= *Callicebus*) durch einen Unterkiefer aus, welcher fast das Miniaturbild des *Myc. ursinus*-Unterkiefers ist, somit

1) Es sei hier daran erinnert, daß die gewaltige Ausbildung des Brüllapparats bei *Mycetes* möglicherweise auch auf ein anderes Organ eine umgestaltende Wirkung ausgeübt hat, nämlich auf das oft gespaltene Manubrium sterni, wie ALBRECHT (1885) nachzuweisen versucht hat.



dieselbe gewaltige Ausbildung des Astes aufweist (Textfig. S—T). Nur in einem vielleicht bedeutsamen Punkte, der die relative Höhe des Processus condyloideus und coronoideus betrifft, weicht er von *Mycetes* ab (Fig. M, N). Im Einklange hiermit steht jedenfalls der Umstand, daß auch bei *Callithrix* eine Vergrößerung sowohl des Zungenbeinkörpers als auch des Schildknorpels auftritt, wenn auch der Apparat hier bei weitem nicht die eigenartige Ausbildung und Größe wie bei *Mycetes* erreichen dürfte.<sup>1)</sup> Da nun der Schädel (Textfig. U) keinerlei an *Mycetes* erinnernde Umgestaltungen aufzuweisen hat, so geht hieraus hervor, daß der nach dem *Mycetes*-Typus gebaute Unterkiefer allein keine solche Umgestaltungen hervorzurufen braucht, sondern daß andere Momente, — in diesem Falle der Stimmapparat — mitwirken müssen, um besagtes Resultat zu erreichen. Dies ist bei *Callithrix* nicht der Fall (Textfig. U), jedenfalls weil die Ausbildung des Stimmapparats, wie erwähnt, nicht die enorme Größe wie bei *Mycetes* erreicht hat.

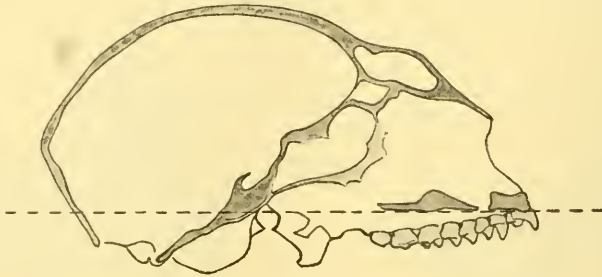


Fig. U.

Medianer Schädelquerschnitt der *Callithrix (Callicebus) personata* (Zool. Mus. zu Kjöbenhavn). Nat. Gr.

Auch bei *Pithecia pithecia*<sup>2)</sup> ist der Schildknorpel stark vergrößert und in Zusammenhang hiermit ist eine bedeutende Erhöhung des gesamten Unterkiefers erfolgt. Dagegen haben auch hier diese Umbildungen im Schädel keine Umbildungen wie bei *Mycetes* hervor-

1) Die bisher vorliegenden Angaben über den Stimmapparat bei *Callithrix* sind unzureichend und beziehen sich auf ein junges Weibchen (WELDON, 1884, p. 8). LUND und (nach WINGE) WIED erwähnen ohne nähere Beschreibung die starke Ausbildung des Kehlkopfes und (der erstere) auch die starke Stimme.

2) BEDDARD, 1909, p. 931.

gerufen, da der Stimmapparat nicht die hierfür erforderliche Größe erreicht hat.

Ferner ist daran zu erinnern, daß ein stark erhöhter Unterkiefer keineswegs immer mit einem stark ausgebildeten Stimmapparat vergesellschaftet ist. Um von vielen Beispielen nur zwei anzuführen, hat *Procavia* einen Unterkiefer, welcher, was Form und Muskulatur (s. oben) betrifft, an *Mycetes* erinnert. Doch fehlt hier ein vergrößerter Stimmapparat, und deshalb ist die Umbildung des Hirnschädels unterblieben. Was bei *Procavia* den hohen Unterkiefer hervorgerufen, ist mir nicht bekannt. Bei *Cercoleptes* soll nach WINGE die ungewöhnlich bewegliche Zunge die Höhe des Unterkiefers verschuldet haben.

Es scheint mir also mit Hinsicht auf diese Tatsachen wahrscheinlich, daß die abweichende Schädelform bei *Mycetes* durch die kombinierte Wirkung von Unterkiefer und Brüllapparat zustande gekommen ist.

Während die oben erwähnten platyrrhinen Affen insofern sich dem *Mycetes* nähern, als die Stimmorgane und im Zusammenhang mit diesen der Unterkiefer eine besondere Ausbildung erfahren, ohne daß diese Eigentümlichkeiten vermocht haben den Schädel in Mitleidenschaft zu ziehen, gibt es einen anderen Primaten, bei welchem es der Schädel ist, welcher auffallende Anklänge an die für *Mycetes* kennzeichnende Gestaltung aufzuweisen hat. Dies ist der aus dem Diluvium Madagaskars bekannte Riesenhalbaffe *Megaladapis*. Die uns zunächst interessierende Eigenschaft wird von FORSYTH MAJOR<sup>1)</sup> folgendermaßen gekennzeichnet: „The cranio-facial angle is extremely obtuse, as in most lower Mammals, but whilst in these last the angle is open downwards, it would seem to be open upwards in *Megaladapis*, in consequence of both the facial and the cranial position being somewhat bent upwards, the first anteriorly, the second posteriorly.“ Eine willkommene bildliche Zugabe zu dieser Beschreibung hat LORENZ VON LIBURNAU (1904, in fig. 4a, tab. 3) gegeben, welcher einen sagittalen Längsschnitt eines *Megaladapis*-Schädels hat abbilden lassen (Textfig. V). Eine Vergleichung dieses Bildes mit dem entsprechenden von *Mycetes* ergibt in der Tat eine nicht zu verkennende Übereinstimmung in der gegenseitigen Lage der Hirnbasis und der medianen Gaumenlinie. MAJOR, welcher die Schädelbildung von *Megaladapis* und *Mycetes* vergleichend würdigt.

1) 1893, p. 17.

bemerkt, daß bei *Mycetes* die „Schädelgestalt das Resultat der Aufwärtsbiegung des hinteren Schädelteils und teilweise einer entsprechenden Aufwärtsbiegung des vorderen Schnauzenteils ist, woraus die bekannte verlängert pyramidenförmige Gestalt des *Mycetes*-Schädels hervorgeht. Gleichzeitig ist das Palatum ventralwärts konvex von hinten nach vorn“ wie bei *Megaladapis*. MAJOR nimmt ferner an, daß auch bei *Megaladapis* der Unterkiefer, von dem ihm allerdings nur ein unvollständiges Stück zur Untersuchung vorlag, stark entwickelt sei. Dieser Umstand sowie die Form des Schädels führen MAJOR zu der Annahme, daß auch *Megaladapis* mit einem Stimmapparat von ungewöhnlichen Dimensionen ausgerüstet gewesen ist.

Hierzu ist zu bemerken, daß der Astteil des Unterkiefers, von dem vollständige Stücke später gefunden worden sind, keineswegs als besonders hoch oder sonst ausnehmend stark entwickelt anzusehen ist, wie aus einem Vergleich mit solchen lebender Halbaffen wie der *Indrisinae* hervorgeht, bei denen der Ast im Verhältnis zum Körper stärker ausgebildet ist als bei *Megaladapis*. Aber bei den *Indrisinae* ist kein besonders großer Stimmapparat vorhanden oder wenigstens kein solcher, der irgendwelchen Einfluß auf den Schädel ausgeübt hat. Die Beschaffenheit des Unterkiefers motiviert somit

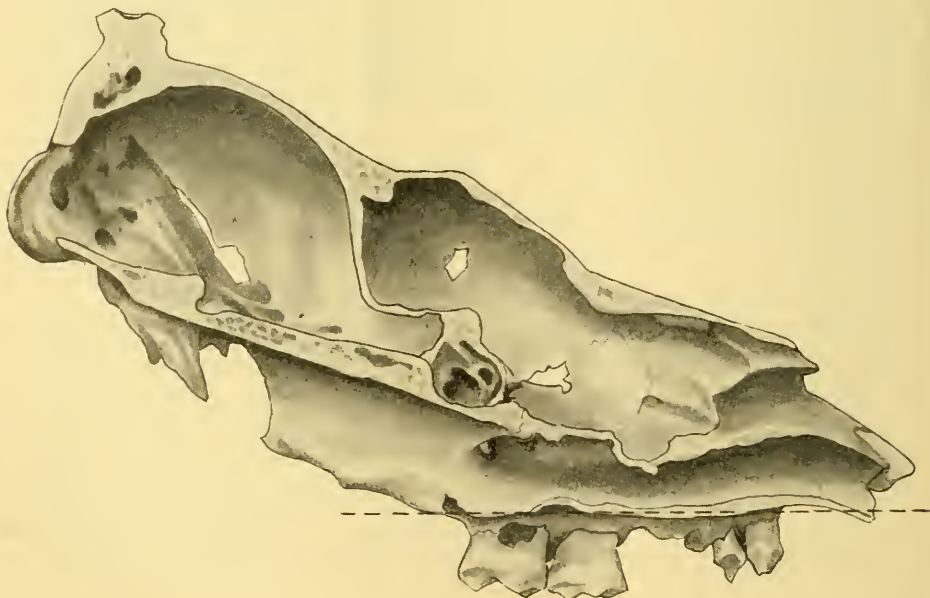


Fig. V.

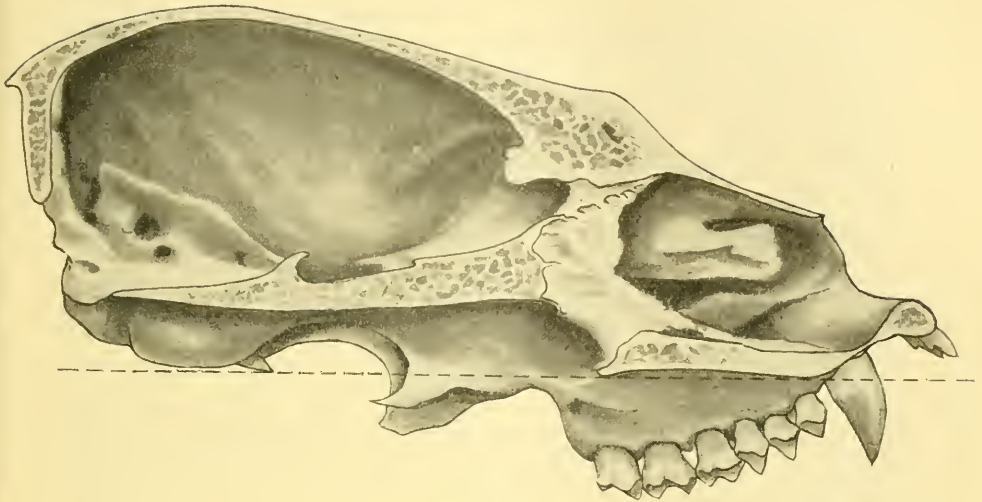


Fig. W.

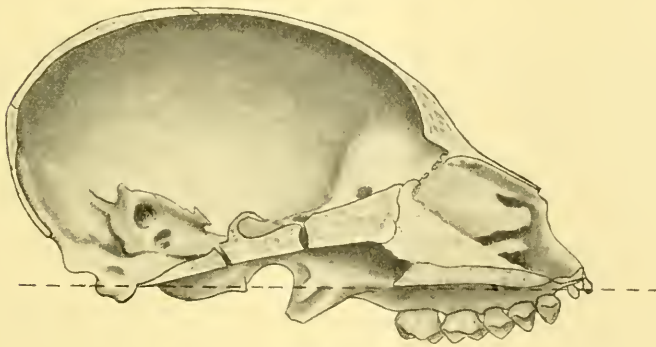


Fig. X.

Fig. V—X.

Längsschnitte des Schädels von *Megaladapis edwardsi* (Fig. V verkleinerte Kopie nach LIBURNAU, 1904) zum Vergleiche mit solchen von *Mycetes ursinus* (Fig. W altes Männchen, Fig. X junges Weibchen), alle nach derselben Horizontale orientiert.  
*Mycetes* nat. Gr.

nicht die von MAJOR gemachte Annahme, daß *Megaladapis* mit einem außergewöhnlichen Stimmapparat ausgerüstet gewesen sein sollte.

Ferner scheint mir nicht beweisbar, daß bei *Megaladapis*, wie MAJOR angibt, sowohl Gehirn- als Gesichtsteil nach oben gebogen sind. Aus dem erwähnten Längsschnitt des *Megaladapis*-Schädels scheint mit größerer Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, daß es



nur der Gesichtsteil ist, welcher nach oben gebogen ist.<sup>1)</sup> Und daß eine Aufwärtsbiegung des Gesichtes als Ursache keineswegs einen starken Stimmapparat voraussetzt, beweist z. B. die Fledermaus-Gruppe *Natalini* (*Natalus*, *Thyroptera* etc.), bei denen nach WINGE'S Auffassung (1895, p. 35) die starke Aufwärtsbiegung des Gesichtes durch die Wirkung des *Musculus occipito-frontalis* hervorgerufen sein soll.

Was die Ursache dieser Umbildung bei *Megaladapis* gewesen, vermag ich nicht zu sagen. Überhaupt ist die Beurteilung dieses Tieres noch recht unsicher. Im „Guide to the fossil Mammals in the British Museum“ wird — wohl auf Grund des Baues der Augenhöhlen — die Vermutung ausgesprochen, daß *Megaladapis* dem Wasserleben angepaßt gewesen sei. Durch diese Annahme würde allerdings die Aufwärtsbiegung des Gesichtsteiles eine Erklärung finden; bis auf weiteres ist eine solche Annahme aber keineswegs als wahrscheinlich anzusehen.

---

Daß die Veränderungen, welche der Gesichtsteil während des Wachstums bei *Mycetes* durchmacht, nicht durch die oben besprochenen Momente (exzessive Größe des Unterkiefers und des Stimmapparats) verursacht sind, sondern wesentlich mit der Oberkieferentwicklung zusammenhängen, dürfte aus folgenden Tatsachen hervorgehen.

Die Nahtverbindung zwischen dem Wangenteil des Jochbogens und dem Oberkieferknochen ist beim jungen *Mycetes* schräg von vorn nach hinten gelagert. Während des Wachstums richtet sie sich immer mehr aufwärts, so daß sie beim erwachsenen Tiere fast senkrecht zu stehen kommt. Diese Lageveränderung könnte bei flüchtiger Betrachtung vielleicht zu der Annahme verleiten, daß dieselbe im Zusammenhange mit der oben geschilderten Verschiebung des Hirnschädels entstanden sei. Untersuchen wir aber diese Verhältnisse bei einem solchen Affen, bei welchem die fragliche Einwirkung des Unterkiefers oder Stimmapparats auf dem Schädel völlig ausgeschlossen ist, z. B. bei *Macacus cynomolgus*, so findet sich auch hier

---

1) Es sei noch ausdrücklich betont, daß an dem MAJOR zur Verfügung stehenden Schädel der größere Teil des Hirnkapselbodens fehlt, sowie daß dieser Forscher die Annahme näherer genetischer Beziehungen zwischen *Megaladapis* und *Mycetes* ablehnt.



ganz dieselbe Lageveränderung der betreffenden Nahtverbindung während der postembryonalen Entwicklung. Dieser Vorgang ist also auf die allgemeine Entfaltung des Oberkiefers, beziehentlich des Gesichts zurückzuführen und von der Verschiebung des Hirnschädels gänzlich unabhängig.

Hiermit steht eine andere, mehr augenfällige Veränderung in Beziehung. Während der postembryonalen Entwicklung wird nämlich der Zwischenkiefer und der daranstoßende Teil des Oberkiefers, bezogen auf die Stellung der von uns angenommenen Horizontale, mehr oder weniger nach aufwärts gebogen, so daß die oberen Schneidezähne, welche beim jugendlichen Tiere fast senkrecht stehen, beim alten mehr oder weniger stark nach vorn geneigt werden, wobei die untere Fläche des harten Gaumens schwach konvex geworden ist. Wir haben hier die entsprechende Erscheinung, wie sie nach SELENKA <sup>1)</sup> beim Orang-Utan auftreten kann: der ganze Schnauzenteil ist bei manchen Individuen mehr oder weniger stark nach aufwärts gebogen, welche Individuen SELENKA als *simognath* bezeichnet, während bei anderen dieselbe Partie abwärts gebogen (*katautognath*) ist; die Unterschiede sollen rein individueller Natur sein, nicht auf Rassen- oder Geschlechtsunterschiede beruhen.

Aber auch bei den Verwandten des *Myctes*, nämlich bei den platyrrhinen Affen wie besonders bei *Ateles*, *Lagothrix* und *Pithecia*, ist eine ausgeprägte *Simognathie* vorhanden, welche sich bei ihnen auch in der Knickung der Nasenbeine deutlich ausspricht. Diese auch bei anderen Affen vorkommende Knickung der Nasenbeine ist bei *Ateles* und namentlich bei *Lagothrix* viel stärker als bei *Myctes*. Ebenso wenig wie Unterkiefer oder Stimmapparat für die Aufwärtsbiegung des Vordergesichts bei oben genannten Affen verantwortlich gemacht werden können, ist — der gewöhnlichen Annahme entgegen — bei *Myctes* eine direkte Beeinflussung des Gesichtsschädels seitens dieser Teile nachweisbar oder wahrscheinlich.

Ist somit die Aufwärtsbiegung des Vordergesichts (die *Simognathie*) eine recht gewöhnliche und wohl bei verschiedenen Tieren durch verschiedene Ursachen bedingte Erscheinung — ich erinnere nur an das oben (S. 52) über gewisse Fledermäuse Angeführte —, so kommt bei *Myctes* noch ein besonderes Moment hinzu, welches der *Simognathie* hier einen verstärkten Ausdruck gibt. Wie aus einer Vergleichung der medianen Sagittalschnitte durch den Schädel

---

1) 1898, p. 43.

des jungen und des erwachsenen Tieres (Textfig. W u. X S. 51) überzeugend hervorgeht, vergrößert sich im späteren Leben die hintere, die Molaren beherbergende Partie des Processus alveolaris maxillaris in viel höherem Maße als die vordere. Die besagten Sagittalschnitte illustrieren also auch das verschiedene Verhalten des Processus alveolaris zu der relativ konstanten Lage des Proc. palatinus maxillaris, und gleichzeitig zeigen sie, wie durch eben dieses ungleichartige Wachstum des Proc. alveolaris der in der Seitenansicht des Schädels so stark markierte, von hinten nach vorn aufsteigende Bogen (Fig. 1, 2) entsteht.<sup>1)</sup> Letztgenannter Umstand (d. h. der stärkere Zuwachs der hinteren Alveolarpartie) kann also nicht durch eine Aufwärtsbiegung des Gesichtsteils erklärt werden, sondern findet meiner Meinung nach in dem von den übrigen Platyrrhinen abweichenden Verhalten des Gebisses eine befriedigende Erklärung. Die Backenzähne sind nämlich bei *Mycetes* viel stärker ausgebildet als bei irgendeinem andern platyrrhinen Affen, und zwar ist besonders zu bemerken:

1. daß diese stärkere Ausbildung in etwas höherem Maße die Molaren als die Prämolaren betrifft;

2. daß der dritte Molar im Ober- und Unterkiefer im Verhältnis zu den übrigen Molaren viel größer ist als bei den übrigen Platyrrhinen;

3. daß die Wurzeln der oberen Molaren viel höher sind als bei den von mir darauf untersuchten Gattungen *Cebus* und *Ateles*.

Durch die bedeutende Stärke der Molaren überhaupt und die größere Wurzellhöhe im besonderen, welche letztere eine Vergrößerung des entsprechenden Teiles des Proc. alveolaris hervorruft, wird also die nach unten vergrößerte Kurve desselben verständlich.

Beiläufig seien hier noch einige Eigentümlichkeiten am *Mycetes*-Schädel erwähnt, welche in keinem nachweisbaren Zusammenhange mit den bisher versprochenen Vorgängen stehen.

Der Abschluß der Augenhöhle gegenüber der Schläfengrube ist

---

1) Unter den von mir untersuchten Schädeln finde ich nur bei einem Weibchen von *Myc. palliatus* (No. 4457) insofern ein abweichendes Verhalten, als durch Ausdehnung der Oberkieferhöhle auf den gesamten Gaumenteil dieser in seiner hinteren Partie nach unten konvex geworden ist und so weit nach unten vorragt, daß der bei den übrigen Schädeln stark hervortretende Höhenunterschied zwischen den hinteren Teilen des Proc. alveolaris und palatinus hier viel geringer ist.

bei den Platyrrhinen meistens unvollständiger als bei den Catarrhinen. Beim alten *Mycetes* ist jedoch die Verbindung bis auf einen sehr engen Schlitz abgebrochen; nicht nur die Fissura orbitalis inferior, sondern auch das für die Platyrrhinen charakteristische Foramen zygomatico-orbitale schwinden bis auf einen geringen Rest. Nur bei *Chrysothrix* habe ich ein ähnliches Verhalten wie bei *Mycetes* angetroffen.

Beim erwachsenen *Mycetes* wird durch die Ausbildung der Diploë in dem den vordersten Teil des Schädeldaches bildenden Stirnbeinabschnitt die Fossa olfactoria von der Fossa cerebralis abgetrennt und durch ein knöchernes Septum in zwei kleine spaltenförmige Höhlen geteilt, welche durch je eine kleine Öffnung mit der Fossa cerebralis in Verbindung stehen (Textfig. W). Nur bei *Megaladapis* kommt, nach MAJOR'S Schilderung<sup>1)</sup> zu urteilen, ein ähnliches Verhalten vor.

Auf die bedeutende Interorbitalbreite bei *Mycetes* hat u. a. SCHWALBE<sup>2)</sup> aufmerksam gemacht; ein Eingehen auf diese Frage fällt außerhalb des Rahmens der vorliegenden Untersuchung.

---

Wir haben jetzt zu untersuchen, welche Einwirkung auf die Ausbildung und Gestaltung des Gehirns die Umwandlungen, welche der *Mycetes*-Schädel im Verlaufe seiner Entwicklung erleidet, ausüben.

Über das Großhirn des *Mycetes* liegen mehrere Beschreibungen vor, nämlich von FLOWER (1864), KÜKENTHAL und ZIEHEN (1894), ELLIOT SMITH (1902) und G. RETZIUS (1906); die vier erstgenannten untersuchten *Myc. seniculus*, der letztere eine unbestimmte *Mycetes*-Art. Die uns interessierenden Fragen sind in diesen rein beschreibenden Darstellungen, welche vorzugsweise die Großhirnfurchen berücksichtigen, entweder gar nicht berührt oder nur gestreift. Das Kleinhirn ist außerdem von BOLK und BRADLEY untersucht worden.

Das mir für diese Arbeit vorliegende Material besteht teils aus mit „Stents Composition“-Masse gefertigten Abgüssen der Hirnkapsel von sagittal durchsägten Schädeln teils aus Gehirnen, von denen alle bis auf eines oben (S. 3—4) verzeichneten und im Vorigen besprochenen Schädeln entnommen und in verschiedener Weise konserviert sind:

---

1) 1893, p. 25.

2) 1899, p. 205.

a) *Mycetes seniculus*.

- I. <sup>1)</sup> No. 2886 nackter Embryo von 53 mm Scheitel-Steißlänge.  
 II. <sup>1)</sup> No. 4713 behaarter Embryo von 113 mm Scheitel-Steißlänge.  
 III. <sup>2)</sup> No. 4289 junges Männchen mit noch teilweise erhaltenem Milchgebiß.  
 IV. <sup>2)</sup> No. 3959 älteres Männchen.  
 V. <sup>2)</sup> Ein höchstwahrscheinlich dieser Art angehöriges Individuum von etwa demselben Alter wie IV aus dem Zoologischen Institut zu Breslau. <sup>3)</sup>

b) *Mycetes ursinus*.

- I. <sup>2)</sup> No. 4450 nackter Embryo von 112 mm Scheitel-Steißlänge.  
 II. <sup>1)</sup> No. 4284 neugeborenes Weibchen.  
 III. <sup>1)</sup> No. 2245 neugeborenes (?) Weibchen von 175 mm Scheitel-Steißlänge.  
 IV. <sup>1)</sup> No. 4448 Weibchen, wenig jünger als *Mycetes seniculus* III.

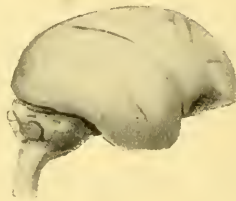


Fig. Y.



Fig. Z.

Fig. Y—Z. Gehirn vom *Mycetes ursinus*-Embryo (No. I). Nat. Gr.  
 Fig. Y. Seitenansicht. Fig. Z. Medianschnitt, um die Lagebeziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn zu zeigen.

Fangen wir unsere Musterung mit dem Gehirn des *Mycetes ursinus*-Embryo I an, so überlagert, wie aus Textfig. Y ersichtlich, das Großhirn das Kleinhirn fast völlig, und das Rückenmark steht fast senkrecht auf der Längsachse des Großhirns. Vom Fötallhirn des Menschen auf entsprechender Entwicklungsstufe unterscheidet sich

1) In Spiritus konserviert.

2) In Formalin oder Formalin-Spiritus konserviert.

3) Die Untersuchung dieses wertvollen Präparats ward mir durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. KÜKENTHAL ermöglicht.



dieses Hirn u. a. dadurch, daß das Großhirn nicht in demselben Maße über das Kleinhirn hinausreicht wie beim Menschen. An der medialen Großhirnfläche (Textfig. Z) ist außer der Fissura hippocampi die noch weit klaffende Fissura calcarina, welche in zwei Schenkel ausläuft, wahrzunehmen. An der lateralen Konvexität (Textfig. Y) sind Fissura sylvii und Sulcus temporalis superior vollkommen ausgebildet; schwächer ausgeprägt ist, wenigstens an der einen Hemisphäre, Sulcus praecentralis inferior-frontomarginalis; nur angedeutet sind Sulcus centralis und S. praecentralis.

Bei den neugeborenen Tieren (II u. III, Fig. 15—17) reicht das Großhirn mit einer größeren Partie über das Kleinhirn hinaus als bei dem Embryo. Dieser auffallende Umstand steht in vollständiger Harmonie mit dem Unterschiede der Hinterhauptregion am Schädel der Embryonen und der Neugeborenen (vgl. oben S. 20). An der Medialfläche (Fig. 16) bilden in der einen Hemisphäre Sulc. callosomarginalis, subparietalis und die beiderseits sehr starke Fissura parieto-occipitalis (medialis) zusammen eine nicht oder nur durch kleine Substanzteile unterbrochene, etwa S-förmige Furche, während besagte drei Furchen in der anderen Hemisphäre weit voneinander getrennt sind. Ein bemerkenswerter Unterschied sowohl von einem gleichaltrigen (neugeborenen) *Macacus cynomolgus* sowie von dem oben beschriebenen *Myectes*-Embryo (I) liegt darin, daß, während bei diesen Tieren die Fiss. calcarina ganz oder zum größten Teil an der Medialfläche liegt, dieselbe bei II und III (Fig. 16) nur im hinteren Sechstel der Medialfläche, im übrigen Verlaufe der Unterfläche angehört. Dieser Unterschied beruht darauf, daß bei den älteren Tieren durch Zunahme des Kleinhirns die Unterfläche der Hemisphäre (d. h. die das Kleinhirn bedeckende Fläche) auf Kosten der Medialfläche (d. h. der der gegenteiligen Großhirnfläche zugewandten Fläche) vergrößert worden ist (vgl. oben S. 31 f.).

Bei dem ältesten der untersuchten *Myectes ursinus*-Gehirne (IV, Fig. 18—20) ist an der einen Hemisphäre kein besonderer Sulcus subparietalis vorhanden; Sulc. callosomarginalis und Fissura parieto-occipitalis (medialis) sind weit voneinander getrennt, letztere ist gut ausgebildet erreicht aber nicht die obere Mantelkante. Hinter der letztgenannten Furche liegt eine schwach gebogene horizontale Furche, welche KÜKENTHAL-ZIEHEN'S B entspricht und bei II durch eine kurze vertikale Furche angedeutet ist. Die Fiss. calcarina gehört ganz der unteren Hemisphärenfläche an. Die andere Hemisphäre weicht dadurch ab, daß der Sulc. callosomarginalis zur



dorsalen Mantelkante reicht, der Sulc. subparietalis vorhanden ist, und F. calcarina nach hinten gablig endet<sup>1)</sup>, mit der einen Zinke die Medialfläche erreichend.

An der lateralen Konvexität sind bei II—IV (Fig. 15, 17, 18, 20) folgende Furchen ausgeprägt: F. sylvii<sup>2)</sup>, S. temporalis superior, centralis, praecentralis, postcentralis superior, praecentralis inferior + fronto-marginalis, retrocentralis superior, occipitalis lateralis und occipitalis transversus. Ein S. occipitalis inferior und eine kurze F. parieto-occipitalis lateralis sind nur an dem ältesten Gehirn (IV) vorhanden, während ein S. frontalis superior nur bei III vorhanden ist. Die wechselnde Lage und Ausbildung dieser Furchen ist aus den mitgeteilten Abbildungen und aus Vergleichung derselben mit denen von den oben genannten Verfassern zu ersehen. Die von den letzteren gegebenen Beschreibungen mit neuen zu vermehren, erscheint mir zwecklos, da aus derselben nur der meiner Meinung nach schon zur Genüge erhärtete Satz hervorgehen würde, daß, wenn auch die allgemeine Anordnung der Hauptfurchen die gleiche bleibt, nicht nur bei derselben Affenart, sondern auch bei den beiden Hemisphären desselben Gehirns alle Furchen außerordentlich vielen individuellen Variationen unterworfen sind. Dasselbe erhellt auch aus den unten zu behandelnden Gehirnen von *Myc. seniculus* — stets ist es dasselbe Thema, dessen Variationen ebenso stark oder stärker sein können als die Gesichtszüge.

Von den für unsere Aufgabe wichtigen Formänderungen des Großhirns, welche letzteres durch Einwirkung der Formveränderungen des Hirnschädels durchmachen muß, und von den hierdurch bedingten verschiedenen Lagebeziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn geben die Abgüsse der Hirnkapsel in sehr anschaulicher Weise Aufschluß und zwar viel getreuer als konservierte Gehirne, welche, wie hier der Fall, nicht alle von frischen oder gleichartig behandelten Individuen stammen und deshalb — was die Form betrifft — nicht unmittelbar vergleichbar sind. Wir halten uns zunächst an die aus Rio Grande do Sul stammenden Individuen, da diese ohne Zweifel eine vollkommene einheitliche Formengruppe bilden. Wie aus den oben mitgeteilten (S. 10) Messungen des Hirnschädels ersichtlich ist, wächst

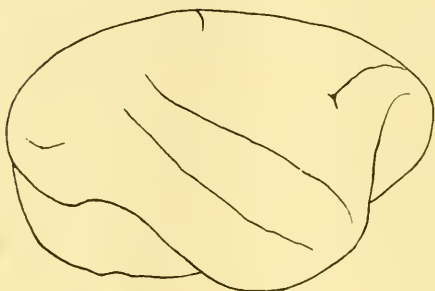
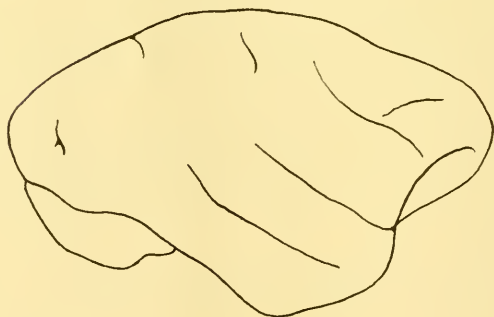
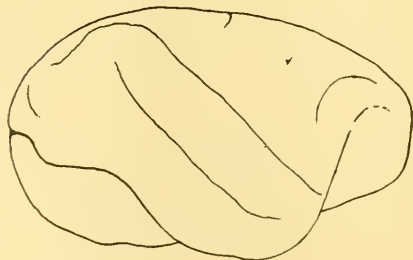
1) Dies entgegen dem von KÜKENTHAL und ZIEHEN als für *Myc.* eigentümlich angenommenen Verhalten (K. u. Z., p. 36).

2) Über deren mutmaßliche Zusammensetzung siehe KÜKENTHAL u. ZIEHEN (1895) und G. RETZIUS (1906).

bei ihm von der Geburt an die Länge recht erheblich auf Kosten der Höhe, was wiederum den Gesamthabitus des Gehirns in entsprechendem Maße alteriert; ein Vergleich zwischen dem jugendlichen No. 897 (Textfig. C<sup>1</sup>) und dem alten Männchen No. 1959 (Textfig. A<sup>1</sup>) macht dies ohne weiteres augenfällig. Aus Textfig. E<sup>1</sup> geht hervor, daß beim Neugeborenen das Großhirn das Kleinhirn etwa in demselben Grade wie z. B. beim erwachsenen *Cebus* (Textfig. H<sup>1</sup>) überragt. Bei den älteren Individuen ist das Kleinhirn in einem der Größenzunahme des Gehirns entsprechenden Grade dorsalwärts und nach hinten verschoben, während gleichzeitig das Großhirn, wie dies schon aus der Vergleichung der oben besprochenen Gehirne II und III mit IV hervorgeht, auch die Seitenteile des Kleinhirns umfaßt, wodurch wiederum der dorsalwärts vom Kleinhirn liegende Teil dünner, d. h. weniger hoch wird.

Hiermit hängt zunächst der Umstand zusammen, daß im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung die dorsale Profilkontur des Großhirns in ihrer Gesamtheit gerader und weniger gerundet wird. Die hintere Profilkontur des Gesamthirns, welche in den jüngeren Stadien bogenförmig gerundet ist, wird später eine fast gerade; und während beim Embryo und dem Neugeborenen des *Mycetes* ebenso wie beim entwickelten Individuum anderer Affen (Textfig. E<sup>1</sup>, H<sup>1</sup>) der Occipitallappen des Großhirns den größten Teil der hinteren Profilkontur des Gesamthirns bildet, ist im späteren Leben des *Mycetes* das Umgekehrte der Fall (Textfig. A<sup>1</sup>—B<sup>1</sup>). Der Abflachung und Verlängerung des Großhirns ist es auch zuzuschreiben, daß die Lage der Fiss. sylvii und des Sulc. temporalis superior beim Hirn des alten Tieres sich mehr der Horizontalebene nähert als beim jugendlichen Tiere, oder m. a. W., daß der Lobus temporalis mehr schräg nach vorn gerichtet wird.

Wir können also folgendes Resultat feststellen. Da oben nachgewiesen ist, daß die für *Mycetes* eigentümliche Form der Hirnhöhle auf die Einwirkung des Brüllapparats und des Unterkiefers zurückzuführen ist, und da eine Reihe von Formveränderungen des Gehirns (darunter die Richtungsveränderungen der Großhirnfurchen) sich den Schädelumformungen genau anschließen, kann kein Zweifel darüber obwalten, daß in diesem Falle die Hirnform in wesentlicher Weise von der Schädelform beeinflußt worden ist. Zu der geläufigen Annahme, daß für die Gestaltungsverhältnisse der Schädelkapsel vorzüglich das Großhirn maßgebend ist, haben wir also hier das eklatante Beispiel des Gegenteils. Entsprechende Befunde bieten

Fig. A<sup>1</sup>.Fig. B<sup>1</sup>.Fig. C<sup>1</sup>.Fig. D<sup>1</sup>.

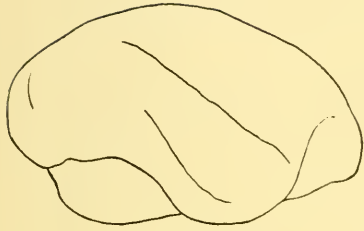


Fig. E¹.

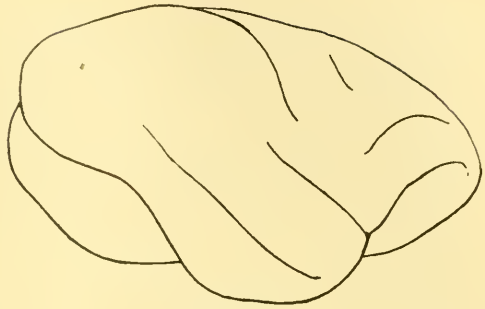


Fig. F¹.

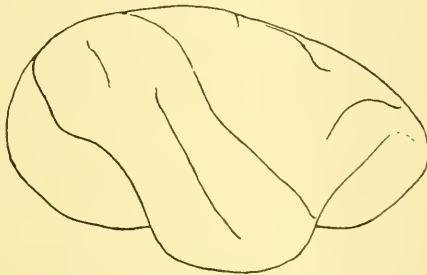


Fig. G¹.

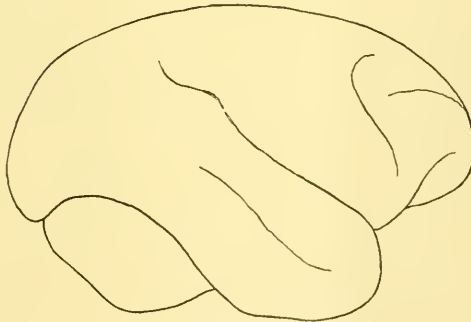


Fig. H¹.

Fig. A¹—H¹.

Hirnausgüsse von *Mycetes* und *Cebus*. Nat. Gr.

- Mycetes ursinus*: Fig. A¹. Ganz altes Männchen (No. 1959).  
 Fig. B¹. Erwachsenes Weibchen (No. 2931).  
 Fig. C¹. Junges Männchen (No. 897).  
 Fig. D¹. Junges Weibchen (No. 1297).  
 Fig. E¹. Ganz junges Weibchen (No. 2245).  
*Mycetes seniculus*: Fig. F¹. Altes Männchen (No. 4486).  
 Fig. G¹. Junges Weibchen (No. 3959).  
*Cebus fatuellus*: Fig. H¹. Erwachsenes Weibchen (No. 2171).

gewisse pathologische Erscheinungen beim Menschen, z. B. der von ZUCKERKANDL (1888) beschriebene Fall von synostotischer Plagiocephalie, in welchem die abweichende Schädelform die Richtung der Großhirnwindungen direkt beeinflußt hatte.

Von *Mycetes ursinus* aus Sta. Catharina liegt mir keine so vollständige Serie verschieden alter Individuen wie aus Rio Grande do Sul vor. Der Entwicklungsgang ist jedenfalls derselbe; doch ist bei einigen sehr alten Individuen aus Sta. Catharina das Kleinhirn noch weiter nach hinten und oben verlagert, so daß die hinterste Partie des Lobus occipitalis noch dünner geworden ist.

Zu bemerken ist ferner, daß das Hirn des alten Weibchens viel mehr vom jugendlichen Typus bewahrt hat als das des alten Männchens, wie aus den Abbildungen (Textfig. B<sup>1</sup>, D<sup>1</sup>) ohne weiteres hervorgeht. Daß auch die Form des Hirns ebenso wie die des Schädels individuellen Abänderungen unterworfen, ist selbstverständlich.

Von dem Verhalten bei *Myc. ursinus* weicht in einer Hinsicht und auf einigen Stadien das Gehirn von *Myc. seniculus* ab. Das Gehirn des jüngsten Embryo (I) stimmt in seinem Äußern fast völlig mit demjenigen eines dreimonatlichen menschlichen Embryos überein, gibt aber sonst keine Aufschlüsse über die uns beschäftigenden Fragen. Bei dem älteren Embryo (II) wird das Kleinhirn vom Großhirn etwa in demselben Maße wie beim neugeborenen *M. ursinus* (III) überlagert. Einen durchaus befremdenden Eindruck machen dagegen alle die Gehirne (drei), welche etwas älter als das älteste der untersuchten *M. ursinus*-Gehirne sind: bei ihnen ist einzig und allein unter allen Affen (siehe unten) das Kleinhirn zum größeren Teile nicht vom Großhirn überlagert (Fig. 21—24 u. Textfig. G<sup>1</sup>). So wird bei III und IV nur der Lobus superior anterior<sup>1)</sup> des Kleinhirns vom Großhirn bedeckt. Bei V ist das Kleinhirn in etwas größerer Ausdehnung vom Großhirn überlagert, außerdem in verschiedenem Maße rechts und links, welcher letzterer Zustand aber jedenfalls auf Rechnung der Konservierung zu setzen ist.

Der das Kleinhirn bedeckende Teil des Großhirns ist noch dünner als bei *Myc. ursinus* und die Fis. calcarina gehört im ganzen Verlaufe der unteren Hemisphärenfläche an. Die übrigen Furchen der Medialfläche haben entsprechende Verhältnisse und Variationen

1) BOLK's (1903) Terminologie.



wie bei *Myc. ursinus* aufzuweisen. Bezüglich der Furchen an der lateralen Konvexität ist die Verschiedenheit in der Lage des *S. occipitalis lateralis* bemerkenswert: bei den Gehirnen, wo der *Lobus occipitalis* in größerem Maße das Kleinhirn überlagert hat (*Myc. ursinus* IV, *M. seniculus* V ebenso wie das von G. RETZIUS beschriebene Exemplar), verläuft besagte Furche etwa horizontal, wo dies nicht der Fall ist (*Myc. seniculus* III und IV), steht sie fast vertikal.

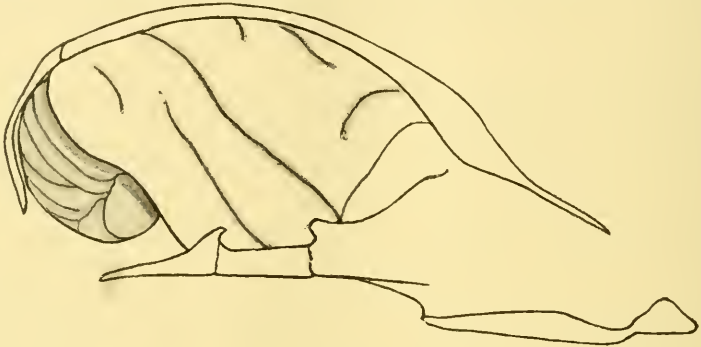
Wie aus den Ausgüssen der Stirnhöhle alter *Myc. seniculus* (Textfig. F<sup>1</sup>) hervorgeht, ist hier, zum Unterschied von dem Verhalten bei den eben geschilderten jüngeren, der *Lobus occipitalis* des Großhirns über das Kleinhirn hinausgewachsen und überlagert dieses fast vollständig.

Diese Verschiedenheit, ob das Kleinhirn vom Großhirn überlagert wird oder nicht, ist auf das verschiedene Verhalten des Hirnschädels zurückzuführen. Aus obigem erhellt, daß bei alten Tieren aller untersuchten Arten das Kleinhirn entweder ganz oder fast ganz vom Großhirn überlagert wird. In anderer Beziehung hat aber, wie wir gesehen, der Entwicklungsverlauf eine Verschiedenheit bei *Myc. ursinus* und *seniculus* aufzuweisen. Bei beiden verhalten sich beim Embryo und bei dem Neugeborenen Groß- und Kleinhirn zueinander etwa wie bei anderen Affen; auf einem späteren Stadium aber wird bei *Myc. ursinus* das Kleinhirn mehr und mehr vom Großhirn bedeckt, während beim *Myc. seniculus* gleichen Alters ein großer Teil des ersteren unbedeckt liegt.

Die Ursache dieser Verschiedenheit ist in Verschiedenheiten in der Entwicklung der Hirnkapsel gegeben. Wie aus den oben mitgeteilten Untersuchungen hervorgeht, besteht zwischen den beiden untersuchten jugendlichen *Myc. seniculus* (No. 4289 und 3959, Gehirn III und IV) und allen auf etwa derselben Ausbildungsstufe stehenden *Myc. ursinus* ein ganz bestimmter Unterschied in der Gestaltung der *Squama occipitalis*. Bei *Myc. ursinus* (Fig. 10) liegt die stärkste Wölbung der *Squama occipitalis* dorsalwärts vom Endinion, was davon abhängt, daß das Ectinion höher liegt, oder m. a. W., daß das Planum nuchale durch die Wirksamkeit der Nackenmuskulatur vergrößert worden ist, wodurch Platz für den *Lobus occipitalis* oberhalb des Kleinhirns gewonnen ist. Bei *Myc. seniculus* (Fig. 14) dagegen ist die Lage von Endinion und Ectinion die entgegengesetzte, was wiederum eine andere Form der *Squama occipitalis*: stärkste Wölbung ventralwärts vom Endinion und kleineres Planum nuchale, bedingt. Die Ursache dieser Verschiedenheit ist klar: das kleinere

Planum nuchale (bedingt durch schwächere Nackenmuskulatur) bei *Myc. seniculus* beruht darauf, daß der Unterkiefer auch auf der hier vorliegenden Entwicklungsstufe schwächer, somit auch leichter ist als bei *Myc. ursinus* und deshalb schwächere Muskulatur genügt.

Auch die Verschiedenheit beim jugendlichen und beim alten *Myc. seniculus*, welche in den Beziehungen des Großhirns zum Kleinhirn obwaltet, ist auf entsprechende Umbildungen der Hirnkapsel zurückzuführen. Es wird nämlich die Überlagerung des Kleinhirns durch das Großhirn beim Übergange vom jugendlichen zum voll-

Fig. J<sup>1</sup>.Fig. K<sup>1</sup>.Fig. J<sup>1</sup>—K<sup>1</sup>. *Mycetes seniculus*.

Schäeldurchschnitt mit eingezeichnetem Gehirn (vereinfacht), um die Lagebeziehungen zwischen Gehirn und Schädel zu zeigen. Nat. Gr.

Fig. J<sup>1</sup>. Junges Weibchen (No. 3959). Fig. K<sup>1</sup>. Erwachsenes Männchen (No. 4486).

reifen Stadium dadurch bedingt, daß das Ectinion durch die Zugwirkung der Nackenmuskulatur aus seiner nach vorn geneigten Lage caudal- und dorsalwärts gezogen wird, m. a. W. daß das Planum nuchale völlig aufgerichtet wird. Hierdurch wird im oberen und hinteren Teile der Hirnkapsel dorsalwärts vom Kleinhirn aufs neue Platz für den Lobus occipitalis cerebri geschaffen (Textfig. J<sup>1</sup> bis K<sup>1</sup>).

Wir haben also gefunden, daß bei *Myctes* auf verschiedenen Entwicklungsstadien verschiedene Faktoren auf die Gestaltung der Hinterhauptregion des Schädels einwirken. Oben ist durch Untersuchung einiger anderer Primaten versucht worden nachzuweisen, daß die Aufrichtung des Planum nuchale und die hiervon bedingte Lageveränderung des Foramen magnum auf das Wachstum einiger Hirnteile zurückzuführen ist. Daß dieses auch für *Myctes* in früheren Entwicklungsstadien gilt, wurde ebenfalls oben betont. Später machen sich die für *Myctes* spezifischen Faktoren (s. oben S. 19f.) auch für die Hinterhauptregion und für *Myctes seniculus* im besonderen die eben erwähnte Einwirkung der Nackenmuskulatur mit ihrer Rückwirkung auf die Lagerung der hinteren Teile geltend.

Schon hieraus erkennen wir, wie notwendig es ist, die Umbildungen des Hinterhauptbeines — und dasselbe gilt, wenn auch im wechselnden Grade, von anderen Schädelabschnitten — von Fall zu Fall zu beurteilen, da bei verschiedenen Tieren jedenfalls verschiedene Faktoren in Betracht kommen können. Hier nur einige Beispiele. NATHUSIUS (1864) hat sicherlich das Richtige getroffen, wenn er die stark nach hinten geneigte Lage der Hinterhauptschuppe beim Wildschwein ausschließlich auf Rechnung der Zugwirkung der Nackenmuskulatur (beim Wühlen) schreibt. Ob und inwiefern bei diesem Vorgange ebenfalls das Gehirn eine Rolle spielt, und ob bei der Umbildung der Hinterhauptregion, welche beim hochgezüchteten Hausschwein stattfindet, auch Umbildungen im Gehirn vor sich gehen, ist meines Wissens bisher nicht untersucht worden. Durch eine dem Verhalten beim Wildschwein entgegengesetzte Lage der Hinterhauptschuppe zeichnen sich einige Säugetiere verschiedener Ordnungen wie *Notoryctes*, ein Beuteltier, *Chrysochloris* (Textfig. L<sup>1</sup>, M<sup>1</sup>), ein Insectivore, und *Spalax*, ein Nagetier, aus. Da alle diese Tiere Graber sind, und zwar Graber, welche auch den Kopf als Grabwerkzeug (zum Schaufeln und Bohren) benutzen, kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß die gleichartige Umbildung der Hinterhauptschuppe: ihre stark nach

vorn geneigte Lage und ihr Herübergreifen auf das Dach der Hirnkapsel (Textfig. L<sup>1</sup>, M<sup>1</sup>) durch die gleichartige Graberfunktion hervorgerufen ist, weshalb es auch hier am nächsten liegt, an Muskelwirkung zu denken; hierfür sprechen u. a. auch die in Mitleidenschaft gezogenen seitlichen Schädelpartien bei der durch ihre Größe ausgezeichneten *Chrysochloris trevelyani* (Textfig. L<sup>1</sup>),

Fig. L<sup>1</sup>.Fig. M<sup>1</sup>.

Fig. L<sup>1</sup>—M<sup>1</sup>. Scheitelansicht der Schädel von *Chrysochloris trevelyani* (Fig. L<sup>1</sup>) und *Chr. rutilans* (Fig. M<sup>1</sup>). Nat. Gr.

Allerdings kann schwerlich, wie WINGE (1887) betreffs *Spalax* angibt, die Nackenmuskulatur auch für die nach vorn geneigte Lage der Hinterhautschuppe wie für die entgegengesetzte beim Wildschwein verantwortlich gemacht werden; eher wäre an eine Zugwirkung des *Musc. occipitofrontalis* zu denken. Während ich diese Frage unbeantwortet lassen muß, erinnere ich an die höchst eingreifenden und völlig analogen Veränderungen, welche die Schädelumbildungen bei *Notoryctes* und *Chrysochloris* am Gehirn hervorgerufen haben; die ganze Gehirnbasis ist schief nach oben erhoben, und die Teile, welche bei den verwandten Tieren mehr oder weniger hinter dem Großhirn liegen, sind hier unter dasselbe geschoben. Ich habe diese Vorgänge in früheren Arbeiten (1905, 1907) des näheren behandelt; wie sich das Gehirn bei *Spalax* verhält, ist nicht bekannt.

Bemerkenswerterweise ist der so auffallende Umstand, daß bei einem Affen ein großer Teil des Kleinhirns bloßliegt, wie ich es bei den mir vorliegenden *Myc. seneculus*-Individuen, welche sich dem erwachsenen Stadium nähern, angetroffen habe, trotz mehrerer Mitteilungen über den Hirnbau unseres Tieres, in der Literatur nicht er-



wähnt worden. Nur FLOWER,<sup>1)</sup> welcher ein altes Männchen untersucht hat, bemerkt ausdrücklich: „the occipital lobes short, broad, and shallow, not more than just covering the whole of the cerebellum“. Diese Mitteilung liegt wohl den in den Handbüchern von WEBER und FORBES gemachten Angaben von der Kürze des Lobus occipitalis zugrunde. Nur MIVART führt an, daß das Kleinhirn „considerably uncovered“ ist, und stützt sich deshalb vielleicht auf Autopsie.

Wir dürfen hieraus — zusammengehalten mit den oben mitgeteilten Beobachtungen über das Verhalten des Gehirns auf verschiedenen Entwicklungsstufen — sicherlich den Schluß ziehen, daß die Beziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn bei den drei oben besprochenen Gehirnen (No. III—V) von *Myc. seniculus* nur während einer verhältnismäßig kurzen Lebensperiode bestehen bleiben.

Da aber jedenfalls feststeht, daß auch beim alten *Mycetes* das Kleinhirn in viel geringerem Grade von dem Lobus occipitalis des Großhirns überlagert ist, als dies bei den anderen Affen der Fall ist, so entsteht die Frage, ob besagter Lobus an und für sich rückgebildet, beziehentlich ob ihm Elemente fehlen, die bei den übrigen Affen vorhanden sind. Gegen die Annahme einer solchen Reduktion aber sprechen, 1. daß die diesem Lobus zukommenden Furchen hier etwa ebenso wie bei den anderen größeren Platyrrhinen entwickelt sind; 2. daß das Hinterhorn und der Calcar avis gut ausgebildet sind; 3. daß die abweichende Lage der Fissura calcarina bei *Myc. seniculus* sowohl als auch bei *ursinus*, wie oben nachgewiesen, auf eine Formveränderung des Großhirns zurückzuführen ist.

Zu demselben Ergebnis führt auch eine Vergleichung von Gehirn IV des *Myc. ursinus* mit Gehirn IV des *Myc. seniculus* — also mit demjenigen Gehirn, an welchem das Kleinhirn in der bisher bekannten größten Ausdehnung unbedeckt liegt. Orientieren wir diese beiden Gehirne (Fig. 19, 22) in der Weise, daß das Corpus callosum die Horizontale bildet, so erkennen wir ohne weiteres, daß das Großhirn des *Myc. seniculus* sich nur dadurch von dem des *Myc. ursinus* unterscheidet, daß das erstere mehr in der Höhen-, das letztere in der Längendimension ausgebildet ist. Dies kommt u. a. dadurch zum Ausdruck, daß bei *Myc. ursinus* der Lobus temporalis mehr nach vorn verlängert ist, aber weniger weit ventralwärts reicht, wo-

1) 1864, p. 336.



mit somit zusammenhängt, daß die Fiss. sylvii und der Sulc. temporalis in mehr horizontaler Richtung verlaufen als bei *Myc. seniculus*, sowie, daß der Sulc. occipitalis lateralis bei diesem *Myc. seniculus*-Gehirn, wie schon oben erwähnt, fast vertikal steht, während er bei *Myc. ursinus* etwa horizontal verläuft (vgl. Fig. 18 u. 21). In mancher Beziehung eine Mittelstellung zwischen den beiden erwähnten Gehirnen nimmt das *Myc. seniculus*-Gehirn V ein, bei welchem, wie wir gesehen (Fig. 24), das Kleinhirn in geringerem Grade bloßliegt als bei IV derselben Art.

Somit geht aus diesen Befunden hervor, daß bei *Mycetes* das Großhirn, beziehentlich der Lobus occipitalis, verglichen mit dem Verhalten bei anderen Platyrrhinen, nicht eigentlich rückgebildet, sondern nur umgeformt ist.

Meines Wissens ist bisher nur ein an *Mycetes* erinnernder Fall bei den eigentlichen Affen beschrieben, nämlich beim Siamang (*Hylobates syndactylus*), bei dem nach FORBES<sup>1)</sup> „the occipital lobes are much reduced, while the large cerebellum projects distinctly backwards from below the cerebrum“; diese Angabe ist von MIVART wiederholt. KOHLBRUGGE (1892) dagegen, welcher 8 Gehirne von *H. syndactylus* und 4 von anderen *Hylobates*-Arten untersucht hat, sagt ausdrücklich, daß das Kleinhirn vollständig vom Großhirn bedeckt wird. Es kommen somit bei *H. syndactylus* in dieser Beziehung entweder wie bei *Mycetes* Altersverschiedenheiten oder individuelle Verschiedenheiten vor.

Bei *Propithecus verreauxi*, von dem mir mehrere gut konservierte Gehirne vorliegen, welche einer meiner früheren Schüler, Herr Dr. W. KAUDERN, auf Madagaskar gesammelt hat, ist bei dem jungen Tiere das Kleinhirn viel ausgiebiger vom Großhirn bedeckt, als wie dies beim erwachsenen der Fall ist. ELLIOT SMITH<sup>2)</sup> hat bei einem 15 Tage alten *Prop. coronatus* nachweisen können, daß das Kleinhirn beinahe vollständig vom Großhirn überlagert war. Es dürfte dieser Fall wohl aus demselben Gesichtspunkte zu beurteilen sein wie die oben besprochenen Befunde bei *Macacus cynomolgus*, also daß das Kleinhirn später als das Großhirn seine definitive Größe erreicht.

Könnten wir diese Untersuchungen über eine größere Anzahl Säuger ausdehnen, würde es sich höchstwahrscheinlich herausstellen,

1) 1894, Bd. II, p. 167.

2) 1902, p. 388.

daß wir hier vor einer weitverbreiteten Erscheinung stehen: daß nämlich das Großhirn beim jugendlichen Individuum weiter über das Kleinhirn hinausragt als beim erwachsenen: hier sei auch auf das oben (S. 31 f.) über die Größenverhältnisse des Kleinhirns während der Ontogenese Gesagte verwiesen.

Da die *Mycetes*-Arten, wie einstimmig nach Beobachtungen dieser Tiere sowohl im freien als gefangenen Zustande angegeben wird, in psychischer Hinsicht tiefer stehen als die verwandten Affen, so liegt ja die Annahme nahe, daß dieser Umstand von der von letzteren abweichenden Beschaffenheit des Gehirns bedingt sei. Die Berechtigung dieser Annahme scheint mir jedoch anfechtbar und zwar aus folgenden Gründen. Zunächst ist, wie wir gesehen, das Großhirn bei *Mycetes* keiner nachweisbaren Reduktion, sondern wesentlich nur einer Umformung während der postembryonalen Entwicklung unterworfen. Ferner: Das Verstandesvermögen von *Hylobates syndactylus*, welcher sich wie *Mycetes* durch den geringen Grad der Überlagerung des Kleinhirns durch das Großhirn von anderen Affen unterscheiden soll, steht, nach den Angaben aller Beobachter zu urteilen, auf keiner niedrigeren Stufe als dasjenige der anderen *Hylobates*-Arten. Die schwächeren Geistesgaben des *Mycetes* dürften vielmehr — wenigstens in erster Linie — in einer anderen Eigenschaft des Gehirns gesucht werden, nämlich in dem relativ geringeren Gewicht, beziehentlich in der geringeren Größe des Gehirns.

Nun ist es bewiesen, daß die amerikanischen Affen, wie *Midas*, *Chrysothrix*, *Pithecia*, *Cebus* und *Ateles* sowie der kleinste der Altweltaffen, *Cercopithecus talapoin*, die einzigen Säugetiere sind, welche auch im erwachsenen Zustande durch relatives Hirngewicht den Menschen, dessen relatives Hirngewicht auf 1:35—1:46 angesetzt wird, übertreffen.<sup>1)</sup> Ferner wissen wir, daß innerhalb einer genealogisch zusammenhängenden Säugetiergruppe (= natürlichen Ordnung) das relative Hirngewicht bei Zunahme des Körpergewichts abnimmt. Nun hat allerdings *Mycetes* ein viel bedeutenderes Körpergewicht als die oben genannten Platyrrhinen, und man könnte schon aus diesem Grunde kein so günstiges relatives Hirngewicht bei ihm wie bei jenen erwarten. Aber auch für seine Körpergröße ist nach der einzigen, mir bekannten Angabe betreffs dieses Verhaltens bei

1) Vgl. WEBER (1896).

*Mycetes* <sup>1)</sup> das relative Hirngewicht, verglichen mit den Befunden bei den Affen überhaupt, ein ganz ungemein niedriges. Bei den eben genannten Affen beträgt das relative Hirngewicht 1:12—1:27, bei bei einem alten *Mycetes seniculus* ist dasselbe 1:78, während nach WEBER'S Tabellen selbst Affen mit viel größerem Körpergewicht weitaus günstigere Zahlen betreffs des Hirngewichts aufzuweisen haben, wie aus folgenden, den besagten Tabellen entnommenen Zahlen hervorgeht:

	Gewicht des		Verhältnis
	Körpers	Gehirns	
<i>Mycetes seniculus</i> , altes Tier	3419	43,5	1:78
<i>Macacus rhesus</i> , erwachsen	3560	82,5	1:43
„ <i>nemestrinus</i> „	4920	114	1:43
„ „ „	8000	117	1:69
<i>Cynocephalus</i> „ <i>sphinx</i> „ erwachsen	7523	160	1:47
„ „ <i>babuin</i> „	6075	161	1:38
<i>Hylobates syndactylus</i> „	9500	130	1:73

Außerdem habe ich durch direkte Messungen der Kapazität der Hirnhöhle feststellen können, daß *Cebus fatuellus* eine größere Hirnhöhle, also ein voluminöseres Gehirn als *Myc. ursinus* besitzt, obgleich letzterer den vorigen an Körper- sowie Gesamtgröße des Schädels bedeutend übertrifft.

Aus diesen Befunden geht also hervor, daß in dem geringeren Hirngewicht, somit in dem kleineren Gehirn und nicht in der abweichenden Lagerung der Hirnteile die Hauptursache der schwächeren seelischen Veranlagung des *Mycetes* zu suchen ist.

In diesem Zusammenhange möchte ich noch daran erinnern, daß, wie aus den früher (S. 16) mitgeteilten Messungen hervorgeht, bei *Mycetes* keine Abnahme der Kapazität der Hirnkapsel, somit auch keine absolute Größenabnahme des Gehirns während des Wachstums, sondern vielmehr eine regelmäßige Vergrößerung desselben erfolgt. Entgegen FORSYTH MAJOR muß ich daran festhalten, daß bisher überhaupt keine Rückbildung des Gehirns während des postembryonalen Wachstums bei den Säugetieren festgestellt ist. Der genannte Autor (1894) hat nämlich behauptet, daß bei den Beuteltieren und bei der Insectivorengattung *Centetes* das Gehirn während des Schädelwachstums eine Rückbildung erleidet, indem die Hirnhöhle infolge der Ausbil-

1) FLOWER (1864), p. 336.

dung von diploischen Räumen in den Schädelknochen nicht nur relativ, sondern auch absolut kleiner bei älteren als bei jüngeren Individuen sei. In einer früheren Arbeit (1907) habe ich aber durch direkte Messungen nachweisen können, daß diese Angabe in bezug auf *Centetes* unrichtig ist; es läßt sich vielmehr feststellen, daß trotz der Ausbildung der diploischen Räume keine Abnahme der Kapazität der Hirnhöhle erfolgt. Betreffs der Beuteltiere habe ich verschiedene Altersstufen von *Didelphys cancrivora* und *azarae* auf die Hirnhöhlenkapazität untersucht und gefunden, daß diese in regelmäßiger Weise zunimmt.

In intimum Zusammenhange mit der Frage betreffs der Beziehungen zwischen Hirn und Schädel steht als Ausdruck für die Ausdehnung des Schläfenmuskels (*Musculus temporalis*) an der Hirnkapsel das Vorkommen oder Fehlen des Scheitelkammes (*Crista sagittalis*) bei den Affen. Daß die Kausalitätsbeziehungen zwischen Hirnkapsel und Auftreten eines Scheitelkammes sich aber nicht unter alleiniger Berücksichtigung der Befunde dieser einen Tierordnung ermitteln lassen, hat schon JOSEPH (1876), welcher den Scheitelkamm der Affen zum Gegenstand einer besonderen Untersuchung machte, empfunden. Nachdem er die unbestreitbare Tatsache festgestellt, daß das Auftreten eines Scheitelkammes mit der Ausbildung eines stärkeren Gebisses im Einklang steht, gibt er zu: „Warum der Scheitelkamm nur bei den Männchen des Gorilla, Orang-Utan, *Macacus cynomolgus* und den Arten der Gattung *Cynocephalus* sich entwickelt, bei den Männchen anderer Gattungen aber ausbleibt, ist mir bis jetzt zu ermitteln unmöglich gewesen“. In der Literatur liegt meines Wissens bisher keine Untersuchung vor, welcher es gelungen wäre, die die Entstehung des Scheitelkammes bedingenden Umstände aufzudecken. BENDZ (1864) und JAEGER (1842) sind nicht weiter gekommen als den Tatsachenbestand in einzelnen Fällen festzustellen; eine für eine größere Reihe von Befunden gültige Erklärung haben sie nicht erbracht. Auch ist diese Frage komplizierter als sie auf den ersten Anblick erscheinen mag; nur durch die Analyse der Befunde innerhalb verschiedener Säugetiergruppen kann diese Frage gelöst oder wenigstens ihrer Lösung näher gebracht werden. Wir wenden uns zunächst einigen möglichst eindeutigen Fällen zu.

Innerhalb der Fledermausgattung *Vesperugo*, zu welcher die kleinsten bekannten Fledermäuse gehören, läßt sich bei gleich-



bleibender relativer Stärke des Gebisses die verschiedene Ausdehnung der Schläfenmuskeln<sup>1)</sup> als von der Schädelgröße abhängig verfolgen. Bei einer der kleinsten Arten, der weit verbreiteten *V. pipistrellus* (Schädellänge<sup>2)</sup> 10 mm), erreichen die Muskeln bei den von mir untersuchten, völlig erwachsenen Männchen nicht die Sutura sagittalis. Bei der etwas größeren *V. abramus* (Schädellänge 12,9 mm) gehen allerdings die Muskeln bis zur besagten Naht hinauf, aber ohne einen Kamm zu erzeugen, während bei den erheblich größeren *V. leisleri* und *noctula* (Schädellänge 17,5 mm) ein Scheitelkamm notwendig geworden ist.

Ebenso einfach ist das Verhalten in der orientalischen Halbaffengattung *Nycticebus*.<sup>3)</sup> Bei allen größeren Arten (*N. cinereus*, *conang*, *natunae*, *malaianus*, *hilleri*) fließen bei alten Individuen die Schläfenlinien zusammen, beziehentlich bilden einen Scheitelkamm, während bei den beiden kleineren *N. borneanus* und *bancanus* die Schläfenlinien stets voneinander getrennt verbleiben.

Wie aus THOMAS' (1888) Angaben über die Beschaffenheit des Schädels innerhalb der Familie der Beutelratten (*Didelphyidae*) hervorgeht, ist bei den größten Arten mit Schädeln, welche eine Länge von mehr als etwa 59 mm erreichen, im Alter stets ein Scheitelkamm entwickelt, während nach demselben Autor für die kleineren, zur Untergattung *Micoureus* gehörenden Arten das Fehlen dieses Kammes kennzeichnend sein soll. Dagegen findet WINGE (1893) bei einer der größeren *Micoureus*-Formen (*M. griseus*) einen schwachen Scheitelkamm, während bei dem etwa gleichgroßen *M. cinereus*, bei welchem der Kieferteil im Verhältnis zur Hirnkapsel schwächer ist, die Schläfenmuskeln nicht die Sut. sagittalis erreichen. Innerhalb der schärfer und wohl auch durch verschiedene Lebensweise von den übrigen Beutelratten getrennten *Hemiurus*-Gruppe, welche Arten umschließt, deren Schädellänge sich zwischen 27 und 28 mm bewegt, kommt es nur bei den allerkleinsten Arten nicht zur Bildung eines

1) Wenn im Folgenden die Crista occipitalis nicht erwähnt wird, so hat dies selbstredend seinen Grund nicht in einer Verkennung des Anteils, welchen die Schläfenmuskulatur an das Zustandekommen derselben hat. Da aber ihre Entstehung und Ausbildung auch von anderen Faktoren abhängt, ist sie hier, als für unsere Zwecke weniger aufklärend, nicht berücksichtigt worden.

2) Hier und im Folgenden ist die Schädellänge vom vorderen Alveolarrande eines der mittleren Schneidezähne (Prosthion) zum Basion gemessen.

3) LYON (1906).



Scheitelkammes. In derselben, genetisch einheitlichen Familie der *Didelphyidae* können sich also in den verschiedenen, als Untergattungen aufgestellten Entwicklungsreihen Schädel von entsprechender Größe in dem uns hier interessierenden Punkte verschieden verhalten.

Bei den Fischottern (*Lutra*) erreichen bei den von mir untersuchten Schädeln aller größeren Arten die Schläfenmuskeln die Sutura sagittalis mit oder ohne Bildung eines Scheitelkammes; nur bei der kleinsten Art (*L. leptonyx*) ist an dem mir vorliegenden Schädel dies nicht der Fall.

Entsprechende Resultate ergibt die Musterung der Gattung *Felis*. Während bei beiden Geschlechtern aller größeren Arten ein vollständiger Scheitelkamm auftritt, geht derselbe bei den Arten von der Größe der Hauskatze (untersucht sind: *F. tigrina*, *macrura*, *guigna*, *eira*, *libyca*, *nigripes* und *bengalensis*) beim Weibchen nie, beim Männchen nur ausnahmsweise über das Os interparietale hinaus; bei recht alten Hauskatern — so bei einem 10jährigen — kann er sich bis zur Sutura coronalis erstrecken; bei einer 20jährigen Katzenmutter aber ist ein schwacher Kamm nur auf dem Interparietale entwickelt, während nach vorn die Schläfenlinien weit voneinander entfernt sind.

Auch die Robbengattung *Phoca* bietet einen lehrreichen Fall dar. Bei *Ph. vitulina* erzeugen (wenigstens im männlichen Geschlecht) die Schläfenmuskeln einen Scheitelkamm, während es bei der kleineren *Ph. foetida* mit relativ etwa gleichstarkem Kieferapparat nie zu einem Zusammenflusse der Schläfenlinien kommt. Aber auch bei *Ph. groenlandica*, welche ebenso groß oder etwas größer als *Ph. vitulina* ist, sind am völlig erwachsenen, 197 mm langen männlichen Schädel die Scheitellinien weit voneinander getrennt, ein Umstand, welcher hier in dem geschwächten Kieferapparat eine befriedigende Erklärung findet. Ebenso wie *Ph. groenlandica* verhält sich die größte *Phoca*-Art, *Ph. barbata*, welche sich durch ihren besonders schwachen Kieferapparat auszeichnet.

Unschwer ließe sich diese Liste vergrößern mit Fällen, welche alle zu demselben Resultat wie die obigen führen würden, nämlich daß innerhalb derselben Gattung, beziehentlich derselben genealogisch zusammenhängenden Gruppe bei den größeren Arten die Hirnkapsel für die Ansatzfläche der Schläfenmuskeln nicht genügt, weshalb dieselben einen stärkeren oder schwächeren Scheitelkamm erzeugen, während bei den kleineren Arten die Hirnfläche als

Ansatzfläche ausreicht, weshalb entweder die Bildung eines Scheitelkammes gänzlich unterbleibt oder ein solcher nur auf kurzer Strecke entsteht — dies unter der Voraussetzung, daß der Kieferapparat dieselbe relative Stärke im Verhältnis zur Hirnkapsel bewahrt. Bekanntlich kann auch infolge verschieden starker Ausbildung der Kiefer — respektive der Eckzähne — dem Weibchen derselben Art der beim Männchen auftretende Kamm fehlen<sup>1)</sup>, worauf wir später noch zurückzukommen haben werden. Diese Befunde aber werden verständlich ausschließlich durch die schon oben besprochene Tatsache, daß innerhalb derselben natürlichen Gruppe die kleineren Tiere ein verhältnismäßig umfangreicheres Gehirn und somit auch eine umfangreichere Gehirnkapsel als die größeren besitzen.

Aber es gibt auch eine Anzahl Fälle, wo wir mit den beiden angeführten Faktoren: Umfang der Hirnkapsel und Stärke des Kieferapparats, als Erklärungsgründe des Vorkommens oder Fehlens eines Scheitelkammes nicht ausreichen.

Das Wiesel (*Putorius nivalis*) ist — nächst dem nahe verwandten nordamerikanischen *P. rixosus* — das kleinste aller Raubtiere. Obgleich nun das Großhirn des Wiesels kleiner ist als das größere aber vollkommen glatte mancher Beuteltiere, Insectivoren, Nager und selbst Affen (*Hapalidae*), ist es trotzdem mit den für die übrigen, größeren Raubtiere kennzeichnenden Windungen versehen. Das Wiesel — ebenso wie seine nicht viel größeren Verwandten — bildet also eine sehr bemerkenswerte Ausnahme von der Regel, daß die kleinen Säugetiere eine glatte, die großen eine gefurchte Großhirnoberfläche besitzen. Dieses Ausnahmeverhältnis ist meiner Meinung nach folgendermaßen zu erklären. Die Schlankheit des

---

1) Ich bemerke ausdrücklich, daß, wenn hier und im Folgenden von Arten angeführt wird, daß sie des Scheitelkammes entbehren, damit keineswegs gesagt werden soll, daß nicht ausnahmsweise z. B. bei Individuen mit ungewöhnlich starken Kiefern oder von sehr hohem Alter die Entstehung dieser Bildung absolut ausgeschlossen wäre — und zwar um so weniger, wenn die Art zu den größeren ihrer Gruppe gehört. Ich erinnere an HENSEL'S Beobachtung (1872) an *Cebus*: das Stadium der „definitiven“ Bildung des Schädels tritt bei diesen Tieren erst dann ein, wenn das ganze Gebiß einen merklichen Grad von Abkautung zeigt, und erst dann bildet sich ein Scheitelkamm aus. Daß die Ausdehnung der Schläfenmuskeln und somit der Abstand der Schläfenlinien voneinander bei derselben Art, demselben Geschlecht und anscheinend gleich alten Individuen stark variiert, dürfte bekannt sein.

Körpers ist für das Wiesel von vitaler Bedeutung. Dieselbe ermöglicht ihm, sich durch für andere Säugetiere von gleicher Körperkraft unpassierbare Ritzen und Gänge durchzuwinden, hat also ihren ganz entschiedenen „Selektionswert“. Die Leistungsfähigkeit der schlangenähnlichen Körpergestalt würde aber durch einen größeren Kopf höchst wesentlich beeinträchtigt werden. Wir verstehen deshalb auch, warum beim Wiesel der Kopf, beziehentlich der Schädel kleiner ist als dies bei anderen Säugetieren von im übrigen gleichem Körpervolum der Fall ist. Infolge des zu kleinen Kopfes, beziehentlich der zu kleinen Hirnhöhle kann aber das Gehirn nicht wie sonst bei allen gleichgroßen Säugetieren mit einer glatten Großhirnwinde auskommen, sondern muß, um nicht an Funktionsfähigkeit einzubüßen, durch Faltung Raum für eine genügende Rindenquantität schaffen.<sup>1)</sup>

Hiermit im Zusammenhange steht eine andere Eigentümlichkeit des Wiesels. An dem winzigen, etwa 29—40 mm langen Schädel ist im männlichen Geschlecht und im erwachsenen Zustande stets ein Scheitelkamm entwickelt — ganz wie dies bei allen größeren Familiengenossen (mit einigen unten zu besprechenden Ausnahmen) der Fall ist. Die Ausbildung dieses Kammes bei relativ gleichbleibendem Kauapparat ist also in diesem Falle jedenfalls dadurch bedingt, daß die Hirnkapsel, wie bemerkt, relativ klein ist, und deshalb die Schläfenmuskeln nicht genügend Platz an derselben finden, sondern einen Scheitelkamm erzeugen.

Von diesem Befunde ausgehend dürfen wir denn auch erwarten, daß, wenn sich innerhalb derselben Art großhirnige und kleinhirnige Individuen, respektive Rassen mit gleichbleibender Kieferstärke nachweisen lassen, die ersteren ohne, die letzteren im Alter mit Scheitelkamm ausgerüstet sind. In der Tat hat SELENKA (1898) beim Orang-Utan großhirnige und kleinhirnige Rassen unterscheiden können. In bezug hierauf führt SELENKA aus, daß sich bei kleinhirnigen („kleinkapseligen“) Schädeln die Schläfenmuskeln schon ziemlich bald auf dem Scheitel begegnen, und daß der Scheitelkamm schon frühzeitig eine bedeutende Höhe erreicht, während die großhirnigen dem Muskel so breite Ansatzflächen darbieten, daß der Kamm erst im vorgeschrittenen Alter zur Ausbildung gelangt und dann häufig sehr niedrig bleibt. Mit kleinhirnigen, respektive groß-

1) Über die physiologische Bedeutung der Faltung der Hirnrinde sei besonders auf die Ausführungen bei DUBOIS (1898) verwiesen.

hirnigen Individuen, Rassen oder Arten können in diesem Zusammenhange keine anderen als solche bezeichnet werden, deren Hirnkapsel im Verhältnis zum Kieferapparat klein oder groß ist.

Wir wollen hier gleich hinzufügen, daß in diesen Fällen, Wiesel und Orang-Utan, beim weiblichen Geschlecht kein Scheitelkamm gebildet wird aus dem einfachen Grunde, daß der schwächere Kieferapparat nur eines schwächeren Schläfenmuskels bedarf.

Wechselnde Befunde bietet die Gattung *Canis* dar. Dieselbe, im engeren Sinne aufgefaßt (d. h. nach Ausschluß von *Cuon*, *Lycæon*, *Icticyon* und *Otocyon*), kann nach HUXLEY'S Vorgange, ohne daß dadurch ein wesentlicher Zwang auf die genetischen Beziehungen der Arten ausgeübt würde, in die beiden Gruppen der *Thooidea* und der *Alopecoidea* geteilt werden. Schon eine oberflächliche Musterung ergibt, daß in der erstgenannten Gruppe, welche die größten Arten (Wölfe und Schakale) umfaßt, der Scheitelkamm in vollkommener Ausbildung sich von der Crista occipitalis bis etwa zur Sutura coronalis, wo er zu den Processus postorbitales abbiegt, bei solchen Arten vorkommt, deren Schädellänge etwa 130 mm und darüber beträgt. Auch das Weibchen, wie ich am indischen *C. aureus* (Schädellänge 146 mm) finde, kann mit demselben versehen sein, während bei dem kleineren *C. azarae typicus*, wo beim Männchen (Schädellänge 135 mm) ebenfalls ein Scheitelkamm ausgebildet ist, im weiblichen Geschlecht (Schädellänge 127 mm)<sup>1)</sup> ein solcher nicht entsteht. Bei den kleineren *Thooidea* — mir liegen *C. vetulus* sowie die als *griseus* und *fulvipes* bezeichneten kleineren *C. azarae*-Formen vor — erreicht der Schläfenmuskel nur im Bereiche der Interparietale die Schädelmitte, wo er einen kurzen Schädelkamm erzeugt, während die Schläfenlinien nach vorn mehr oder weniger weit voneinander entfernt sind und ein mehr oder weniger regelmäßiges leierförmiges Feld, HUXLEY'S Area sagittalis, einschließen. Auf die Befunde bei *C. cancrivorus*, welche sich den eben genannten anschließen, werden wir unten zurückkommen.

Von den Alopecoiden, der fuchsartigen Formen, sind unser Fuchs, *C. vulpes*, sowie die verwandten nordamerikanischen *macrourus* und *fulvus* (Schädellänge 125 mm und darüber) mit einem längeren Scheitelkamm ausgerüstet, wogegen bei den kleineren (*C. velox*, *japo-*

1) Die hier und im Folgenden angeführten Schädelmaße beziehen sich auf von mir gemessene vollkommen ausgebildete Exemplare, beanspruchen somit nicht Durchschnittsmaße zu sein.



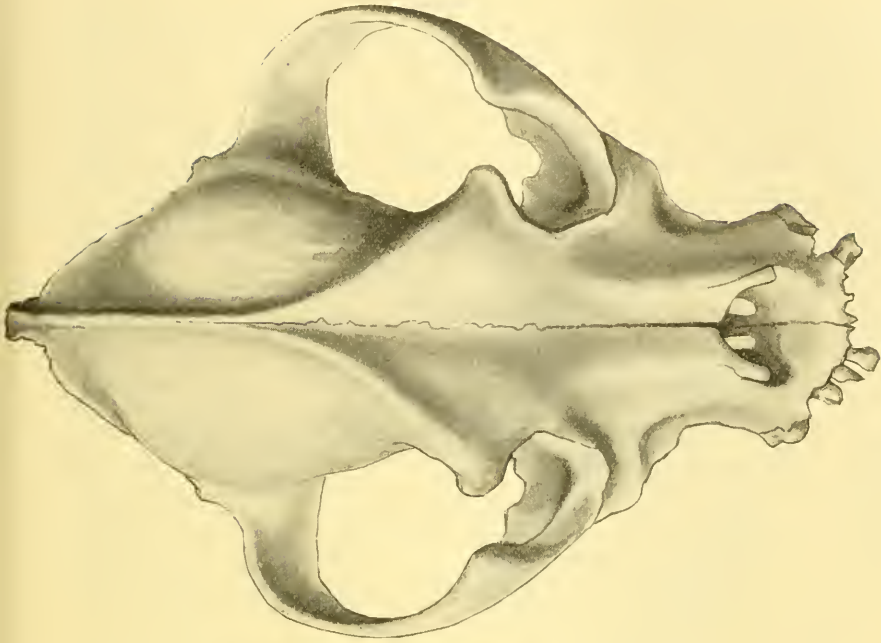


Fig. O¹.

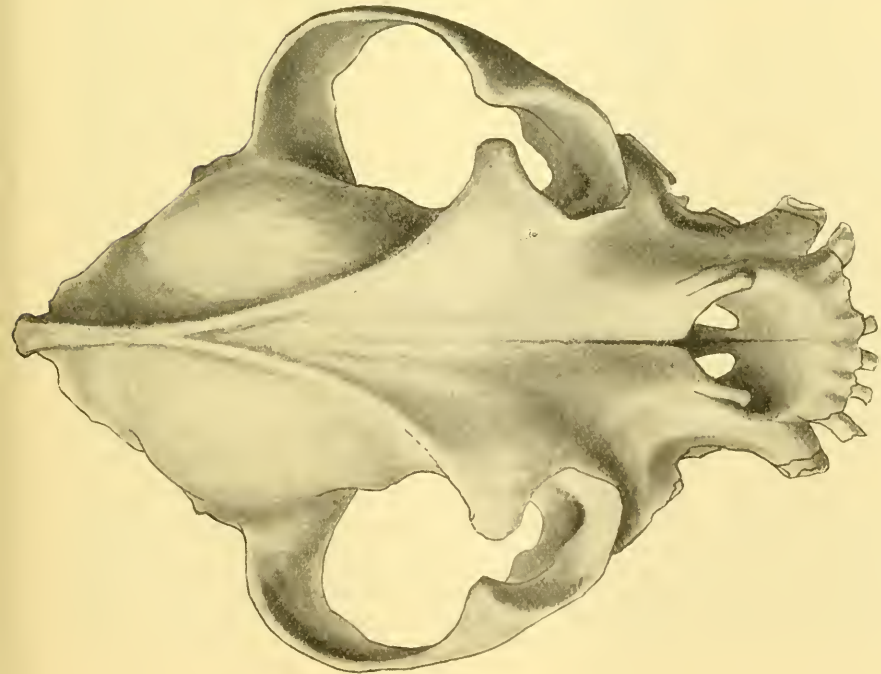


Fig. N¹.

Fig. N¹—O¹. Schädel von Doggen, Zwillingbrüder, 6 Jahre alt; Scheitelaussicht. ca.  $\frac{2}{3}$ :1.



*nicus, flavescens, niloticus, montanus, bengalensis, famelicus*) der Kamm das Interparietale nicht oder kaum überschreitet und bei der kleinsten Art. *C. zerda*, gänzlich fehlt.

Ohne hier auf eine detaillierte Musterung des Verhaltens des Scheitelkammes bei den verschiedenen Rassen des Haushundes eingehen zu können, sei daran erinnert, daß alle kleineren Rassen (mit einer Schädellänge unter etwa 120 mm) selbst im hohen Alter und unabhängig von der Entwicklung des Gebisses keinen oder nur einen ganz kurzen hinteren Scheitelkamm besitzen. In welcher Weise die Verbreiterung der Hirnkapsel auf die Gestaltung des Scheitelkammes einwirkt, zeigen in besonders einleuchtender Weise die Schädel zweier etwa 6 Jahre alter, somit völlig ausgebildeter Zwillingbrüder von typischer Doggenrasse (Textfig. N<sup>1</sup>, O<sup>1</sup>), welche den Sammlungen des Veterinärinstituts zu Stockholm angehören. Bei diesen beträgt bei gleicher Schädellänge (133 mm) die Breite zwischen den Processus postorbitales 45 und 48 mm und die größte Hirnkapselbreite 45 und 48 mm: an dem breiteren Schädel haben die Schläfenmuskeln nur einen ganz kurzen Kamm erzeugt, während bei den schmälere derselbe nach vorn bis zur Sutura coronalis reicht.<sup>1)</sup>

Während nun in diesen Fällen das Vorkommen beziehentlich die Ausbildung eines Schädelkammes offenbar von der Größe der Hirnkapsel abhängig ist, gibt es andere Formen, nämlich *C. cancrivorus*, *cinereo-argentatus* und *littoralis* sowie die auch sonst abweichende Hundegattung *Otocyon*, welche sich nicht der oben aufgestellten Regel fügen. Bei den drei letztgenannten umrahmen nämlich die Schläfenlinien als starke Wülste eine breite und regelmäßig gestaltete Area sagittalis und bilden nur am Hinterhaupt einen ganz kurzen Scheitelkamm (Textfig. P<sup>1</sup>). *C. cancrivorus* verhält sich ähnlich, wenn auch die Area sagittalis weder so breit noch so regelmäßig gestaltet oder die Schläfenlinien so stark wie bei den vorigen erscheinen. Die Ursache dieses Unterschiedes zwischen *C. cancrivorus* und dem nächstverwandten *C. azarae* kann aber nicht in dem Größenverhältnis der Schädel gesucht werden, da der Schädel

1) Für die obigen Untersuchungen über die Scheitelkambildungen bei den Canidae habe ich außer der recht großen Anzahl völlig ausgebildeter Schädel verschiedener *Canis*-Arten im Zootomischen Institut zu Stockholm in ausgiebiger Weise auch die Literatur, besonders HUXLEY's (1880), MIVART's (1890), BLAINVILLE's (1839) und WINGE's (1895) Arbeiten zu Rate gezogen.

des ersteren ebenso groß oder selbst größer (bis 145 mm) als derjenige bei *C. azarae* ist; *C. cinereo-argentatus* (Schädellänge 115) und *litto-ralis* sowie *Otocyon* (Schädellänge 110) gehören allerdings zu den kleineren Formen, aber die eigentümliche und regelmäßige Gestaltung der Area sagittalis läßt jedoch auch hier ein anderes kausales Moment vermuten. Ich glaube nicht fehlzugreifen, wenn ich dieses in dem Umstande suche, daß die Hirnkapsel bei den genannten Arten, verglichen mit derjenigen anderer Caniden, als breiter und flacher

Fig. P<sup>1</sup>.  
Schädel von  
*Otocyon megalotis*,  
erwachsenes Individuum;  
Scheitelansicht.  
ca.  $\frac{2}{3}$  : 1.



zu bezeichnen ist, weshalb die Wanderung der Schläfenmuskeln bis hinauf zur dorsalen Mittellinie — als mechanisch wahrscheinlich weniger vorteilhaft — unterbleibt, die Muskeln dagegen eine Verdickung der Schläfenlinien hervorbringen. Als mitwirkend mag in diesen Fällen auch gelten, daß der Kieferapparat relativ etwas schwächer ist, denn alle gehören zu den „mikrodonten“ *Canis*-Formen HUXLEY'S (1880).

Allem Anscheine nach schließt sich dem *C. cancrivorus* die unnötigerweise als besondere Gattung abgesonderte, ost-asiatische Hundeform *Nyctereutes procyonoides* an. HUXLEY (1880) fand bei zwei „adult skulls“ eine „narrow lyrate sagittal area“; auch BLAINVILLE'S (1839) Abbildung zeigt eine solche. Daß diese jedoch bei alten Tieren

(ob immer?) durch einen Scheitelkamm ersetzt wird, geht aus TEMMINCK'S (1844) Abbildung hervor; auch bei einem Schädel im Zoologischen Museum zu Berlin fand ich einen Kamm.

Wenn ich auch keinen ursächlichen Zusammenhang zwischen dem Auftreten dieser Area sagittalis-Bildung und des Lobus subangularis (eines Fortsatzes am Unterkiefer für die Insertion des Musc. digastricus) anzugeben vermag, kann es wohl schwerlich als voneinander unabhängig betrachtet werden, daß gerade die mit der ersteren Eigentümlichkeit versehenen Canidae — auch *Nyctereutes* — sich von allen anderen zugleich durch den Besitz eines Lobus subangularis unterscheiden. Diese Auffassung findet in dem Umstande eine starke Bestätigung, daß die beiden angeführten Teile: die Area sagittalis und der Lobus subangularis stets im entsprechenden Grade ausgebildet sind. Am wenigsten ausgeprägt sind die Area sagittalis und der Lobus subangularis — erstere im späteren Alter (ob immer?) verschwindend — bei *Nyctereutes*, beide etwas stärker bei *C. cancrivorus*, während dieselben bei *C. cinereo-argenteus* und *littoralis* sowie bei *Otocyon* den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreichen. *Otocyon* ist von dem pliocänen *Canis curvipalatus* abzuleiten, bei welchem die Area sagittalis kleiner ist, und im hinteren Schädelteile ein deutlicher Scheitelkamm auftritt.<sup>1)</sup>

Die oben vorgetragene Auffassung wird auch durch folgende Befunde unterstützt. Wie schon oben bemerkt, kommt es bei allen marderartigen Raubtieren (Mustelidae) und — von den allerkleinsten abgesehen — auch im weiblichen Geschlecht zur Bildung eines Scheitelkammes. Nur zwei Gattungen *Ictonyx* und *Helictis* (Textfig. Q<sup>1</sup>), jene zur Marder-, diese zur Dachsguppe gezählt, bilden Ausnahmen, indem bei ihnen auch im männlichen Geschlecht und im völlig ausgewachsenen Zustande die strangförmig verdickten Schläfenlinien sich niemals — und, abweichend von den *Canis*-Arten, auch auf dem Interparietale nicht — zu einem Kamm vereinigen. Bei *Ictonyx* ist die starke Verbreiterung der Hirnkapsel in Verbindung mit ihrer geringen Größe (größte gemessene Schädelänge 53 mm) wohl als hinreichende Ursache dieser Bildung anzusehen. Es ist lehrreich, daß bei dem amerikanischen Dachs (*Taxidea labradoria*), der in der starken Verbreiterung des hinteren Teiles der Hirnkapsel eine auffallende Ähnlichkeit mit *Ictonyx* besitzt, die Schläfenlinien

1) Über die Beziehungen zwischen *Otocyon* und *C. curvipalatus* vergleiche die Untersuchungen von CARLSSON (1905).

lange das gleiche Verhalten aufweisen, bis sie beim alten Tiere zu einem Kamm verschmelzen, was sich auf die viel bedeutendere Größe der *Taxidea* (Schädellänge 110 mm und darüber) im Vergleich mit *Ictonyx* zurückführen läßt. Bei den *Helictis*-Arten (Schädellänge von *Helictis orientalis* 66—69 mm) ist der Schädel weniger stark verbreitert; eine wenigstens mit in Betracht kommende Ursache zum Verhalten der Schläfenlinien ist hier in dem, im Vergleich mit gleichgroßen Familien-genossen abgeschwächten Kieferapparat zu suchen. In noch höherem Grade ist das Gebiß rückgebildet bei dem auf den großen malaiischen Inseln einheimischen *Mydaus meliceps*. Trotzdem ist aber hier beim

Fig. Q<sup>1</sup>.  
Schädel von  
*Helictis orientalis*,  
altes Individuum,  
Scheitellansicht.  
ca.  $\frac{2}{3}$ : 1.



ganz alten männlichen Tiere ein starker Scheitelkamm ausgebildet. Da die Schädelgröße (84 mm) an und für sich die Entstehung desselben kaum motivieren kann, würde man annehmen müssen, daß die relativ größere Höhe der Hirnkapsel den Scheitelkamm bedinge. Hierbei ist es bemerkenswert, daß die zwei mir vorliegenden sehr alten Weibchen (Schädellänge nur 70 mm), abweichend von den Männchen, genau dasselbe Verhalten wie *Ictonyx* und *Helictis*: parallele oder nach hinten divergierende Schläfenlinien aufweisen. Jedenfalls steht für diesen Fall eine völlig befriedigende Erklärung noch aus. Wie *Ictonyx* und *Helictis* verhält sich auch die im Eocän bis Miocän Europas vorkommende Musteliden-Gattung *Plesictis*; auch hier gehen die dick gewulsteten Schläfenlinien einander fast parallel, während die Hirnkapsel keineswegs als abgeplattet zu bezeichnen ist.

Durchsichtiger gestalten sich die entsprechenden Befunde bei der isoliert stehenden Gattung der Klippschliefer, *Procavia* (*Hyrax*). Die Arten dieser Gattung hat man in zwei Gruppen geschieden: die eine mit großen (hypsodonten), die andere mit kleinen



(brachyodonten) Backenzähnen. Gleichzeitig sind aber die kleinzahnigen Arten — wenigstens die beiden größten *arborea* und *dorsalis* — von den großzahnigen durch bedeutend niedrigere und breitere Hirnkapsel unterschieden. In Übereinstimmung mit diesen Tatsachen und mit den oben behandelten Fällen finden wir dann auch, daß während bei den großzahnigen, mit höherer und schmalerer Hirnkapsel ausgestatteten Arten ein Scheitelkamm erzeugt wird, bei den kleinzahnigen, mit niedrigerer und breiterer Hirnkapsel versehenen Arten die Schläfenlinien nach mir vorliegenden Material und den Angaben in der Literatur zu urteilen — als verdickte Leisten zeitlebens weit voneinander getrennt verbleiben — ganz wie bei *Ictonyx* und *Helictis*. Aber noch ein Umstand verdient in diesem Zusammenhange hervorgehoben zu werden: die Kapazität der Hirnhöhle ist, wie Messungen mit Schrot der etwa gleichlangen Schädel der großzahnigen, und mit Scheitelkamm versehenen *P. capensis* und der kleinzahnigen, mit getrennten Schläfenleisten versehenen *P. dorsalis* ergeben, bei der ersteren größer als bei der letzteren. Der Einfluß der Hirngröße auf das Verhalten der Schläfenmuskeln ist also hier durch die verbreiterte Gestalt der Hirnkapsel aufgehoben worden.<sup>1)</sup>

Schließlich sei hier noch ein Fall erwähnt, der in der Hinsicht von Interesse ist, als nach MATTHEW (1909) die Verschiedenheiten im Verhalten der Schläfenmuskeln sich auf verschiedene Zeitalter verteilen. Es betrifft die völlig erloschene Insectivoren-Familie Leptictidae, von denen der älteste (eocäne) Vertreter, *Palaeictops*, mit einem Scheitelkamm ausgerüstet ist, während alle jüngeren (oligocänen) Formen (*Leptictis*, *Mesodectes*, *Ictops*) getrennte Schläfenleisten haben. Alle sind durch ziemlich niedrige Hirnkapsel ausgezeichnet, ob *Palaeictops* in geringerem Grade als die anderen, ist nicht bekannt.

Ein weiteres Moment, das bei jedem Versuche, die Ursache des Vorkommens oder Fehlens des Scheitelkammes aufzudecken, berücksichtigt werden muß, ist das Auftreten von diploischen Räumen in der Hirnkapselwand. Da dieselben die Außenfläche der letzteren ganz unabhängig vom Gehirn vergrößern können, kann bei Schädeln, wo in Übereinstimmung mit den obigen Ausführungen jedenfalls das Vorhandensein eines Scheitelkammes zu erwarten wäre, dennoch ein solcher fehlen. Das ist z. B. bei *Sus* und *Dicotyles* der Fall, bei

1) Auch die oben (S. 72) besprochene Gattung *Nycticebus* kann auf Grund des Verhaltens der Schläfenleisten und der Verbreiterung der Hirnkapsel als ein hierher gehöriges Beispiel angeführt werden.



denen jedenfalls die gewaltige Ausbildung des Kieferapparates einen solchen hervorgerufen haben würde, wenn nicht die starke Entwicklung der diploischen Räume beim erwachsenen Tiere die Hirnkapseloberfläche so vergrößert haben würde, daß die Schläfenmuskeln auch ohne Bildung eines Kammes genügend Raum erhalten. Andererseits ist es völlig verständlich, daß, falls die Größe des Kiefers ein gewisses Maß überschreitet, es auch hier zur Entstehung eines Scheitelkammes kommen muß. In der Tat ist mir eine *Sus*-Art bekannt, wo dieser Fall eintritt, nämlich *Sus longirostris*, da sie sich von allen anderen Arten durch die exzessive Länge ihrer Kiefer auszeichnet.

Wenn also bei großen Reihen von Säugetieren die Beziehungen zwischen Hirnkapsel und Schläfenmuskel uns verständlich sind, gibt es andererseits eine Anzahl Fälle, wo dieser Kausalnexus bisher vollkommen unklar ist. So erzeugt, um hier nur ein Beispiel anzuführen, bei den Soriciden-Gattungen *Crocidura* und *Blarina* der Muskel einen Scheitelkamm, während dies bei *Sorex* und *Crossopus*, bei denen der Muskel doch ebenfalls die Pfeilnaht erreicht, nicht der Fall ist. Schwerlich kann dies darauf zurückgeführt werden, daß, wie man von *Talpa* angenommen hat, der Druck, welcher beim Graben auf den Kopf ausgeübt wird, das Zustandekommen dieser Bildung verhindert.<sup>1)</sup> Diese Auffassung scheint mir schon deshalb nicht annehmbar, weil — ganz abgesehen davon, daß wenigstens beim Männchen von *Talpa europaea* manchmal ein Scheitelkamm vorkommt — bei anderen Tieren, welche typische Graber sind, wie *Bathyergus*, *Georchus* und *Spalax* ein starker Scheitelkamm vorhanden ist.

Mit diesem Tatsachenbestande bei einer Anzahl niederer Säugetiere vor Augen suchen wir uns jetzt die Befunde bei den Primaten begrifflich zu machen. Über das Auftreten eines Scheitelkammes innerhalb dieser Ordnung habe ich Folgendes ermitteln können<sup>2)</sup>:

a) Ein Scheitelkamm kommt stets beim Männchen

1) Vgl. WINGE (1881).

2) Es sind hier nur diejenigen Arten genannt, deren Verhalten in dem fraglichen Punkte mir durch Autopsie an alten Individuen oder durch ausdrückliche Angaben in der Literatur bekannt sind. Es ist somit keineswegs ausgeschlossen, daß andere Arten derselben Gattung oder sogar Individuen derselben Art sich anders verhalten können; in diesem Punkte sei auch auf die oben (S. 74) in der Note gemachten Beschränkungen verwiesen. Ganz besonders ist zu bemerken, daß direkte Beobachtungen vorliegen, denen zufolge der Scheitelkamm erst im vorgeschrittenen Alter entsteht; so bei der grobhirnigen Form des Orang-Utan (SELENKA, 1898) und bei *Cebus* (HENSEL, 1872).

und zuweilen auch beim Weibchen vor: *Cynocephalus anubis*; Gorilla.

b) Ein Scheitelkamm kommt stets beim Männchen aber nie (oder selten?) beim Weibchen vor: *Cebus capucinus*, *fatuellus*, *azarae*; *Pithecia satanas*; *Colobus rufomitratu*s; *Macacus leoninus*, *tibetanus*, *rhesus*, *cynomolgus*; *Theropithecus gelada*; *Cynocephalus mormon*, *neumannii*, *babuin*, *porcarius*; Orang-Utan (betreffs des letzteren sind die obigen Ausführungen (S. 175) zu vergleichen.<sup>1)</sup>]

c) Ein Scheitelkamm fehlt beiden Geschlechtern: alle Platyrrhinen (die oben unter b genannten *Cebus*- und *Pithecia*-Arten ausgenommen); *Semnopithecus comatus*, *entellus*, *kelaarti*, *maurus*, *phayrei*, *melanocephalus*, *priamus*; *Rhinopithecus roxellanae*; *Colobus satanas*; *Cercopithecus ruber*, *sabaeus*, *mona*; *Macacus nemestrinus*, *pagensis*; *Hylobates* (alle „Arten“); Schimpanse; *Pithecanthropus*; Mensch.

Außerdem sei bemerkt, daß ein Scheitelkamm ganz ausnahmsweise auch bei solchen Formen beobachtet worden ist, wo die Schläfenmuskeln sonst bei weitem nicht die dorsale Mittellinie erreichen wie beim Männchen vom Schimpansen und *Hapale geoffroyi* (*affinis*); ja selbst am Menschenschädel können die (oberen) Schläfenlinien ausnahmsweise bis unmittelbar an die Pfeilnaht heranrücken, so daß auch beim Menschen ein „Scheitelkamm“ vorkommen kann (VIRCHOW 1897).

Ganz allgemein geht zunächst aus dieser Übersicht hervor, daß bei den Primaten ein Scheitelkamm seltener auftritt als bei den Arten anderer Säugetierordnungen mit gleichstarkem Kieferapparat, oder m. a. W., daß bei den Primaten die Hirnkapsel selbst so groß ist, daß sie den Schläfenmuskeln meist eine genügende Ansatzfläche darbieten kann, weshalb die Ausbildung eines Scheitelkammes unterbleibt. Wir finden also, daß das Auftreten dieser Bildung bei den Primaten einer- und den übrigen Säugern andererseits im vollkommenen Einklange mit der Tatsache steht, daß erstere in bezug auf relative Hirngröße günstiger ausgestattet sind als die

1) Bezüglich der Gattungen *Cynocephalus*, *Macacus* und *Cercocebus* hat mir Herr Prof. MATSCHIE auf meine Anfrage betreffs des Verhaltens der Exemplare im Zoologischen Museum zu Berlin folgendes gütigst mitgeteilt. Bei der Gattung *Papio* (*Cynocephalus*) entwickelt sich sehr oft ein Scheitelkamm bei den Männchen; es gibt aber auch alte Männchen gewisser Rassen, bei denen nur Schläfenleisten vorhanden sind; es finden sich ferner einige Weibchen von *Papio* mit deutlich fühlbarem Scheitelkamm. Dasselbe gilt für *Macacus* und *Cercocebus*: das Männchen fast immer mit Scheitelkamm, das Weibchen in einzelnen Fällen.

letzteren. In bester Übereinstimmung mit der angeführten Tatsache steht, daß nur bei dem gewaltigsten aller Primaten, dem Gorilla, sowie bei denjenigen Affen, welche mit dem stärksten Kieferapparat ausgerüstet sind (einige Paviane und Makaken) auch bei einigen Weibchen ein Scheitelkamm erzeugt werden kann. Wenn deshalb JOSEPH (1876) keine Erklärung dafür findet, warum „der Scheitelkamm nur bei den Männchen des Gorilla, Orang-Utan, *Macacus cynomolgus* und den Arten der Gattung *Cynocephalus* sich entwickelt, bei den Männchen anderer Gattungen aber ausbleibt“, so hängt dies teils davon ab, daß sein Material zu spärlich gewesen, teils aber und vornehmlich beruht es offenbar darauf, daß zu damaliger Zeit (1876) die hier angeführten Beziehungen zum Gehirn noch nicht die ihnen gebührende Würdigung gefunden hatten. Die schwächeren Kiefer und Zähne sowie eine Kapazität des Schädelraumes beim Schimpansenmännchen, welche derjenigen des weiblichen Orang-Utans gleichkommt<sup>1)</sup>, machen es vollkommen verständlich, daß beim Schimpansen nur ganz ausnahmweise ein Scheitelkamm erzeugt wird. Ferner genügt ein Blick auf den Schädel eines *Macacus cynomolgus* und einer *Semnopithecus*-Art, um den uns beschäftigenden Unterschied zu verstehen: die größeren Kiefer des ersteren erweisen sich hier als deren nächste Ursache. Außerdem kann das Vorkommen, beziehentlich Fehlen eines Scheitelkammes durch die verschiedene Ausbildung von diploischen Räumen im Schläfenbein, wie solche von SELENKA bei den Anthropomorphen beschrieben werden, und durch welche die Hirnkapsel nicht mehr der Hirnform entspricht, beeinflußt werden, da durch dieselben die Ansatzfläche des Schläfenmuskels vergrößert wird (vgl. oben S. 82).

In bezug auf den Umstand, daß unter den Platyrrhinen nur bei *Cebus* (wahrscheinlich alle Arten) und bei *Pithecia satanas* ein Scheitelkamm auftritt, ist folgendes zu bemerken. *Cebus* unterscheidet sich von den verwandten Gattungen *Lagothrix* und *Ateles*, wie ich gefunden, unter anderen dadurch, daß bei den letzteren die Kapazität der Hirnkapsel größer und zugleich das Gebiß relativ schwächer als bei *Cebus* sind, weshalb — nach der hier vertretenen Auffassung — das Auftreten eines Scheitelkammes bei diesem durchaus motiviert erscheint. In bezug auf *Pithecia* sei bemerkt, daß sie ein relativ stärkeres Gebiß, namentlich stärkere Eckzähne als ihrer kleineren Verwandten *Nyctipithecus* und *Callithrix* besitzt,

1) SELENKA (1898).

was vielleicht einen stärkeren Schläfenmuskel und damit einen Scheitelkamm hervorgerufen hat.

Kommen wir schließlich auf den Ausgangspunkt unserer Untersuchung, den *Mycetes*-Schädel zurück, so muß nach den vorhergehenden Erörterungen zunächst als auffallend bezeichnet werden, daß bei demselben, obgleich seine Hirnkapsel sowohl im Verhältnis zum Körper (s. oben S. 70) als zum Kieferapparat kleiner ist als z. B. bei seinem Landsmanne *Cebus*, dennoch kein Scheitelkamm wie bei diesem zustande kommt. Denn bei allen bisher von HENSEL (1872)

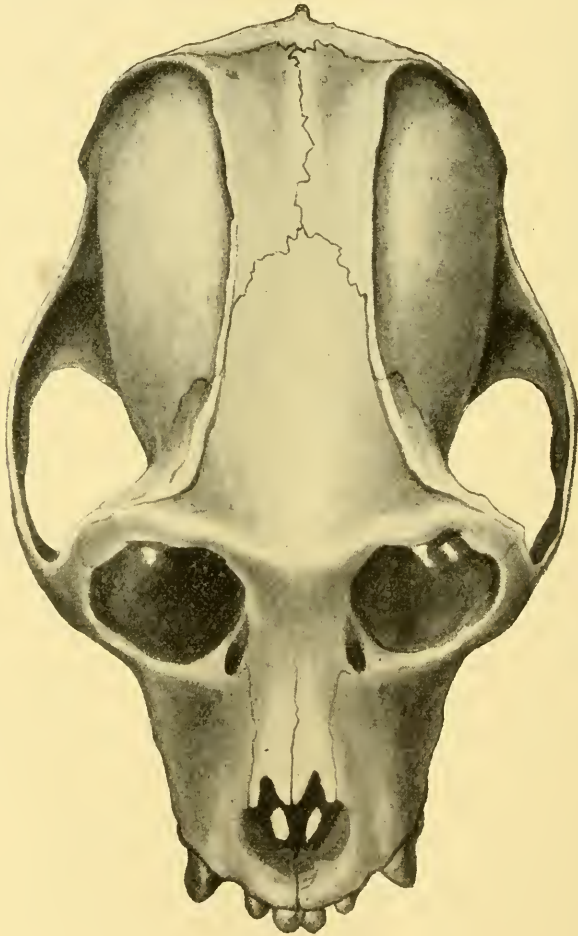


Fig. R<sup>1</sup>.

Schädel eines alten männlichen *Mycetes ursinus*; Scheitelansicht. Nat. Gr.



und mir untersuchten *Mycetes*-Schädeln — im ganzen etwa 250 Stück — verlaufen mit einer gleich zu besprechenden Ausnahme die verdickten Schläfenlinien auch bei ganz alten Männchen eine ansehnliche Strecke voneinander entfernt (Textfig. R<sup>1</sup>). Nur bei einem von mir untersuchten Männchen des *M. ursinus* (No. 4279) haben sie sich auf dem Scheitelbein zu einem Kamm vereinigt. Die Ursache dieses Ausnahmezustandes ist hier unschwer zu erkennen: das fragliche Individuum unterscheidet sich, wie aus oben (S. 10, 14) gegebenen Maßen erhellt, von den übrigen ausgewachsenen Tieren derselben Art dadurch, daß es kleinhirniger ist als diese, weshalb hier bei gleichstarkem Kieferapparat das Zustandekommen eines Scheitelkammes vollkommen motiviert ist. Es ist also dieser Fall ganz wie die oben (S. 70) besprochenen kleinhirnigen Orangindividuen SELENKAS zu beurteilen.

Daß nun bei den übrigen, den relativ großhirnigen *Mycetes*-Individuen die Bildung eines Scheitelkammes unterbleibt, wird dem Verständnis durch folgende Überlegung nahegelegt. Die Ausbildung und Anordnung der Schläfenleisten stimmen vollkommen mit den Befunden bei *Helictis*, *Ictonyx* und einigen *Procvavia*-Arten (vgl. oben S. 81) überein. Diese aber sind, ebenso wie *Mycetes*, durch die mehr oder weniger abgeplattete, verbreiterte Form der Hirnkapsel charakterisiert. Und in der Tat unterscheidet sich der erwachsene *Mycetes* durch eben diese Hirnkapselform von allen übrigen Primaten. Vergleichen wir nämlich den oben (S. 81) mitgeteilten Höhenbreiten-Index bei *Mycetes ursinus* mit demjenigen bei einigen anderen Affen nach den von KOHLBRUGGE (1902) gemachten Angaben, so erhalten wir folgende Zahlen:

<i>Mycetes ursinus</i> ad. ♂	61,4—70,5
„ <i>palliatu</i> s ad. ♂	67,3—72,9
<i>Macacus nemestrinus</i>	83
„ <i>cynomolgus</i>	86,1
<i>Semnopithecus maurus</i>	88
<i>Colobus ferrugineus</i>	86
<i>Macacus niger</i>	88
<i>Cebus niger</i>	93 <sup>1)</sup>

Wir finden also, daß *Mycetes* den niedrigsten Höhenbreiten-Index aufzuweisen hat — man vergleiche *Mycetes* mit dem anderen Platyrrhinen

1) Es ist zu bemerken, daß die von KOHLBRUGGE hier gegebenen Zahlen Mittelwerte sind, und daß in der fraglichen Tabelle sowohl männliche als weibliche Schädel verwertet sind.



*Cebus!* — und daß hierdurch das Verhalten der Schläfenmuskeln trotz des starken Kieferapparats eine Erklärung findet.

Aus der zuletzt mitgeteilten Tabelle ersehen wir auch, daß *Macacus nemestrinus* einen niedrigeren Höhenbreiten-Index als die übrigen von KOHLBRUGGE untersuchten Affen, also nächst *Mycetes* den niedrigsten hat. Hierdurch wird verständlich, warum *Macacus nemestrinus* (und der nächstverwandte *Mac. pagensis*) allein unter den untersuchten Makaken (siehe oben S. 84) keinen Scheitelkamm, sondern Schläfenleisten von ganz derselben Art wie bei *Mycetes* und den anderen obengenannten Tieren mit niedriger Hirnkapsel besitzt. Bei *Mac. nemestrinus* mag außerdem der Umstand dem Auftreten eines Scheitelkammes entgegenwirken, daß die Hirnhöhlenkapazität im Verhältnis zum Kieferapparat größer ist als bei dem mit Kamm ausgerüsteten *Mac. cynomolgus*.

Daß die Abplattung der Hirnkapsel nicht durch Beeinflussung der Muskulatur hervorgerufen sein kann, erhellt, was *Mycetes* betrifft, aus der im vorigen geschilderten Entwicklung des Schädels, wobei ja ganz andere Faktoren wirksam sind.

Auch auf die postembryonale Ausbildung des *Helictis*-Schädels übt die Schläfenmuskulatur keinen bestimmenden Einfluß aus. Aus den drei abgebildeten Entwicklungsstadien (Textfig. S<sup>1</sup>—U<sup>1</sup>) geht ohne weiteres hervor, daß die Abnahme der Kalottenhöhe hier wie auch sonst, worüber oben (S. 36f.) berichtet worden, während des postembryonalen Wachstums vollkommen regelmäßig erfolgt, an welchem Vorgange, wie aus dem Verhalten der Schläfenlinien ersichtlich, der Schläfenmuskel durchaus unbeteiligt ist. Das Verhalten der Schläfenmuskulatur ist also — bei gleichstarkem Kieferapparat — von der Schädelform und nicht umgekehrt abhängig.

Ich befinde mich also in dieser Frage in vollständigem Einverständnis mit VIRCHOW (1897) und RANKE (1897), welche triftige Gründe dafür anführen, daß beim Menschen die Schläfenmuskeln keinen Einfluß auf die Form (Breite und Länge) des Schädels ausüben. Dagegen hat ANTHONY (1903) auf experimentellem Wege nachzuweisen versucht, daß beim Haushund der Schläfenmuskel von außen, das Gehirn von innen einen Druck auf das Schädeldach ausübt. Durch den Druck des Muskels wird bei demselben die Erweiterung der Schädelkapsel und die Ausbildung des Gehirns gehemmt, während beim Menschen der Schädel sich erweitert, da er nur dem Einflusse des Druckes von innen nach außen unterliegt. Wie verfehlt diese Auffassung ist, geht schon aus einer vergleichenden Übersicht des Verhaltens

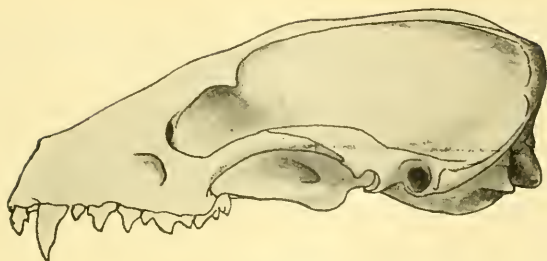


Fig. S¹.



Fig. T¹.



Fig. U¹.

Fig. S¹—U¹. Schädel von *Helictis* in drei Entwicklungsstadien, Seitenansicht.  
Nat. Gr.

Fig. S¹. *H. orientalis*, altes Tier. Fig. T¹. *H. orientalis* mit Milchgebiß.  
Fig. U¹. *H. subaurantiaca* (ob artlich getrennt von *orientalis*?), neugeboren.

bei den Affen hervor: das Gehirn <sup>1)</sup>, beziehentlich die Hirnkapsel ist bei solchen Affen, bei denen die Schläfenmuskeln bis zur Pfeilnaht hinaufreichen, respektive einen Scheitelkamm erzeugen (wie beim Hunde), in keiner Richtung weniger ausgebildet als bei solchen, wo diese Muskeln nur einen Teil der Schädelkapsel einnehmen.

1) Vgl. auch die Untersuchungen von ELLIOT SMITH (1902).

Ebensowenig hat DILG (1909) einen Nachweis für seine Behauptung liefern können, daß es die „Schläfen- und Kaumuskulatur“ sei, unter deren Einwirkung der *Manatus*-Schädel eine mehr längliche, cylindrische Form mit dem Alter annehmen solle. Es handelt sich in diesem Falle um einen, wie es scheint, weit verbreiteten, schon oben (S. 36 f.) besprochenen Entwicklungsgang, bei welchem ein Einfluß der Schläfenmuskulatur wenigstens bisher nicht nachgewiesen ist.

Wenn auch in jedem einzelnen Falle nur die spezielle Untersuchung entscheiden kann, in welchem Umfange die beiden Faktoren, Gehirn und Muskulatur, oder nur einer derselben auf die Gestaltung der Schädelkapsel einzuwirken vermag, dürfte man doch im großen und ganzen SCHWALBE (1902) beistimmen können, wenn er behauptet, „dass bei der Formung der Schädelkapsel der Muskeldruck oder Muskelzug nur eine untergeordnete Rolle spielen kann. Er kann das Aussenrelief modificiren, wie dies die Unterschuppe des Hinterhauptsbeins besonders deutlich zeigt, aber die durch das Gehirn bedingten Formen des Aussenreliefs (*Protuberantiae cerebrales*) nicht verwischen. Diese bilden die Grundformen, auf denen sekundär erst die Muskeln ihre Spuren zurücklassen“. Ich habe hier an diese von SCHWALBE näher untersuchten Einflüsse des Gehirns auf den Schädel erinnern wollen, möchte aber gleichzeitig auf die oben (S. 34 f.) dargelegten Untersuchungen betreffs der Umgestaltungen, welche die Hinterhauptschuppe auch durch die Nackenmuskulatur erleidet, hinweisen, um zu zeigen, wie kompliziert die Wechselbeziehungen zwischen Gehirn und Muskulatur in ihrer Beeinflussung der Hirnkapsel in Wirklichkeit sind.

Gehen wir nach dieser Abschweifung zur Frage betreffs der Plathheit des *Mycetes*-Schädels zurück, so müssen wir nach den obigen Darlegungen diese Eigenschaft jedenfalls als ein Moment bezeichnen, welches auf das Verhalten der Schläfenmuskulatur Einfluß ausübt. Andererseits ist es nicht nur denkbar, sondern in diesem Falle sogar wahrscheinlich, daß in dem Umstande, daß der Schläfenmuskel hier nicht dieselbe relative Stärke wie z. B. bei *Cebus* erreicht, ein mitwirkender Faktor für die Tatsache zu suchen ist, daß bei *Mycetes* kein Scheitelkamm zustande kommt. Daß in der Tat die Schläfenmuskeln bei *Mycetes* relativ schwächer sind, dürfte aus den Befunden hervorgehen, welche die Ansatzfläche dieser Muskeln, der Processus coronoideus, darbietet. Wie oben (S. 41) nachgewiesen, überholt der Processus condyloideus während des Wachstums den Processus coro-

noideus, so daß letzterer, wenn auch von wechselnder Ausbildung, beim erwachsenen Tiere schwach und meist niedriger als der Processus condyloideus ist und in seiner Ausbildung mehr mit demjenigen bei *Lagothrix* und *Ateles* — also Formen ohne Scheitelkamm — als mit dem beim scheitelkammtragenden *Cebus* übereinstimmt. Ferner ist es bemerkenswert, daß der Processus ectopterygoideus besonders groß ist, was auf eine besonders starke Ausbildung der Mm. pterygoidei (oder wenigstens des M. pterygoideus externus) hinweist. Es ist demnach auch höchstwahrscheinlich, daß besagte Muskeln den M. temporalis zum Teil entlastet haben.

Die Annahme scheint mir jedenfalls berechtigt, daß dem gleichartigen Verhalten des M. temporalis dieser Tiere (d. h. der Erzeugung der leistenartig erhabenen mehr oder weniger parallel verlaufenden Schläfenlinien) ebenfalls eine gemeinsame, physiologisch bedingte Ursache zugrunde liegt, und daß diese vorzüglich in der Flachschädeligkeit zu suchen ist. Doch können wir schwerlich annehmen, daß die verbreitete und niedrige Schädelform die einzige Bedingung für das Auftreten von verdickten und getrennten Schläfenleisten statt eines Scheitelkammes ist; denn mit dieser Annahme wären solche Fälle wie der *Lutra*-Schädel unvereinbar, bei welchem, wie oben betont, im allgemeinen ein Scheitelkamm vorhanden ist.

Die Tatsache, daß innerhalb derselben Säugetiergattung bei der größeren Art ein Scheitelkamm vorkommt, während er bei der kleineren fehlen kann, gibt eine Illustration für den Schlußsatz ab, zu welchem schon HENSEL's sorgfältige Untersuchungen führten: „Ein großer Schädel ist niemals das Abbild eines kleinen, nur im vergrößerten Maßstabe gedacht.“ Die Verwendung dieser Erkenntnis mit besonderer Berücksichtigung der hier behandelten Befunde betreffs des Scheitelkammes liefert einen bedeutungsvollen Beitrag zur Klärung der noch immer lebhaft debattierten *Pithecanthropus*-Frage.

Nur durch vollständige Ignorierung der eben hervorgehobenen Tatsache hat VIRCHOW (1896) eine Anschauung vertreten können, welche ihn zu folgendem Ausspruche verleitet: „So gut wie aus einem kleinen Gorilla ein großer werden kann, so kann meiner Meinung nach aus einer kleinen Art von Gibbons, wenn sie sich überhaupt weiter entwickeln können, eine große, riesige Art werden.“

Bereits in demselben Jahre (1896) hat der Entdecker des *Pithecanthropus*, EUGEN DUROIS, welcher allerdings in seiner damals gegebenen Rekonstruktion des *Pithecanthropus* noch die *Hylobates*-



Ähnlichkeit hervortreten läßt, gegen eine derartige Auffassung die richtigen morphologischen Gesichtspunkte hervorgehoben. Da nichtsdestoweniger noch immer Versuche auftauchen, das Java-Fossil um jeden Preis möglichst zu bestialisieren — Versuche, welche mit denen VIRCHOW's eine unverkennbare Familienähnlichkeit haben und wie diese eine bedenkliche Verkennung der vergleichend-anatomischen Tatsachen verraten — scheint es mir keineswegs überflüssig zu betonen, wie entschieden dergleichen Auffassungen durch die Resultate der obigen Untersuchung zurückgewiesen werden. Daß *Pithecanthropus* nicht einfach ein vergrößerter *Hylobates* sein kann, geht schon daraus hervor, daß bei einem Riesen-*Hylobates*, welcher die Größe des *Pithecanthropus* erreicht hätte, gemäß der obigen Ausführungen Körper und Kieferapparat im Verhältnis zum Hirnschädel größer ausfallen müssen als bei den heutigen, viel kleineren *Hylobates*-Arten, und daß er folglich auch nicht dem Schicksale der uns bekannten Riesenaffen, des Gorilla und Orang-Utan, entgangen sein würde: nämlich, daß an der im Verhältnis zu dem heutigen *Hylobates* kleineren Hirnkapsel ein Scheitelkamm entstanden sein würde. Aus einem vergrößerten *Hylobates*-Schädel würde somit, falls der Kieferapparat ebenfalls der eines vergrößerten *Hylobates* wäre, nie und nimmer ein *Pithecanthropus*-Schädel hervorgehen — mit anderen Worten: jeder Affe von der Größe des *Pithecanthropus* würde einen Scheitelkamm haben. Es führen uns, wie ich (1911) schon früher hervorgehoben habe, auch diese Erwägungen zu dem Schlusse, daß der einstige Besitzer des *Pithecanthropus*-Schädels eben kein Affe in demselben Sinne wie die heute lebenden Geschöpfe, welche diesen Namen führen, gewesen sein kann.

Anhangsweise sei hier schließlich ein Punkt erwähnt, welcher bei der morphologischen Bewertung des Säugetierhirns von Bedeutung ist. Nur zu oft wird in Arbeiten sowohl zoologischen als anthropologischen Inhalts die Methode befolgt, den Größengrad des Gehirns, beziehentlich der Hirnkapsel nach der Größe des Gesamtschädels zu beurteilen. Es ist leicht nachzuweisen, daß eine solche Methode die Ausbildungshöhe des Gehirns abzuschätzen, kein zuverlässiges Resultat geben kann. Denn es sagt sich von selbst, daß bei einer Tierart, welche z. B. durch stärkere Gebißentwicklung mehr oder weniger verlängerte Kiefer und damit einen vergrößerten Gesichtsschädel erworben hat, die Größe des Gehirns, das keine Veranlassung zu entsprechender Entfaltung gehabt hat, im Verhältnis zum Ge-



samtschädel, beziehentlich Gesichtsschädel ungünstiger erscheinen muß, als bei einer verwandten gleichgroßen aber kurzschnauzigen Art. Auf Grund dieses Verhältnisses aber der langschnauzigen Art in bezug auf die Gehirnbildung eine niedrigere Stufe als der kurzschnauzigen zuzuweisen, ist offenbar unberechtigt. Erst wenn das Gehirn bei gleichgroßen Arten im Verhältnis zum Gesamtkörper kleiner ist, wie dies tatsächlich z. B. bei mehreren Säugern der Eocänepoche der Fall, ist dies begründet.

Diese Erwägungen haben in vollem Maße auch für die Primaten Gültigkeit. So wäre es jedenfalls verfehlt, aus der Tatsache, daß z. B. bei *Macacus* der Gesichtsschädel im Verhältnis zum Gehirnschädel größer ist als bei *Semnopithecus*, den Schluß zu ziehen, daß das Gehirn beim letzteren relativ größer als beim ersteren wäre, sowie wiederum hierauf die Vorstellung begründen zu wollen, daß die Intelligenz bei *Semnopithecus* auf einer höheren Stufe als bei *Macacus* steht, während faktisch, wie BLANFORD (1888) betont, gerade das Umgekehrte der Fall ist.

### Zusammenfassung einiger Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung.

Als Ausgangspunkt für die oben dargelegten Untersuchungen hat *Myctes* gedient, da bei ihm die Umwandlungen, welche der Schädel während des postembryonalen Wachstums durchläuft, eingreifender sind als bei der großen Mehrzahl anderer Säugetiere, und außerdem die Ursache der extremsten dieser Umwandlungen nicht zu verkennen ist. Das Schlußprodukt dieses Entwicklungsganges ist eine Schädelform, welche im Gesamthabitus mehr an diejenige „niedrigerer“ Säugetiere z. B. der Raubtiere als an die eines Primaten gemahnt, während der Embryonalschädel des *Myctes* alle wesentlichen Züge der Ordnungsgenossen aufweist. Die „Raubtierähnlichkeit“ des fertigen *Myctes*-Schädels ist also — einem wiederholt ausgesprochenen Urteile entgegen — nicht als etwas Ursprüngliches aufzufassen.

Des Näheren gestalten sich die fraglichen Vorgänge bei *Myctes* folgendermaßen:

1. Der Schädel geht während der postembryonalen Entwicklung aus einem brachycephalen Stadium in ein meso- oder meistens dolichocephales über. Denselben Vorgang haben SELENKA beim Orang-Utan und ich bei *Cebus* beobachtet, während bei *Macacus cynomolgus* keine Abnahme der relativen Schädelbreite stattfindet (s. oben S. 6—9).

2. Der Höhenlängen-Index des erwachsenen *Mycetes* ist viel kleiner als derjenige anderer Affen, während derselbe des jugendlichen und embryonalen *Mycetes* demjenigen der letzteren sich nähert oder erreicht (S. 10—11).

3. Die Verflachung der Hirnkapsel während des postembryonalen Wachstums wird in viel höherem Grade durch das Dorsalwärtsrücken ihrer Basis als durch Senkung des Daches bedingt. Das Resultat dieses Vorganges ist, daß der Hirnschädel im Verhältnis zum Gesichtsschädel nach oben verschoben ist (Fig. 1—4, 9—12, S. 13—15).

4. Nur beim jugendlichen *Mycetes* erreicht der Bregmawinkel dieselbe Größe wie bei anderen Primaten, während kein anderer Primate einen so kleinen Bregmawinkel wie der erwachsene *Mycetes* hat (S. 17—18).

5. Die Lage und Winkelstellung des Foramen magnum gehen bei *Mycetes* von einem Zustande aus, welcher dem der übrigen Primaten nahesteht. Beim erwachsenen *Mycetes* weichen sie kaum von dem Verhalten z. B. bei Raubtieren ab (S. 18).

6. Im Zusammenhange mit dem Niedrigerwerden des Hirnschädels bei *Mycetes* während der postembryonalen Entwicklung steht der Umstand, daß mit zunehmendem Alter die Hinterhauptschuppe nicht nur relativ sondern auch absolut an Höhe abnimmt (S. 20—21).

7. Betreffs der übrigen recht komplizierten, weil durch verschiedene Faktoren bedingten Umgestaltungen der Hinterhauptregion hat die vorliegende Untersuchung folgende Resultate ergeben:

a) Die Aufrichtung der Hinterhauptschuppe während der postembryonalen Entwicklung und die hiervon hervorgerufene Verlagerung des Foramen magnum nach hinten ist eine allen Primaten (mit einer Ausnahme) und wenigstens vielen anderen Säugetieren gemeinsame Erscheinung. Bei den Affen wird dieser Vorgang durch die ebenfalls postembryonal erfolgende stärkere Größenzunahme des Kleinhirns im Verhältnis zum Großhirn und zwar wohl zunächst durch die Wirkung, welche das Tentorium cerebelli auf die wachsende Hinterhauptschuppe ausübt, bedingt. Ein Einfluß der Nackenmuskulatur oder des Gesichtsschädels auf diesen Vorgang dürfte ausgeschlossen sein. Die amerikanische Affengattung *Chrysothrix* nimmt insofern eine Ausnahmestellung unter den Primaten ein, als sie in bezug auf den Bau des Gehirns und Schädels in der fraglichen Region, welche meistens als „mensenähnlich“ bezeichnet wird, auf einer von den

übrigen Affen während der Ontogenese durchlaufenen Stufe stehen geblieben ist (S. 28—34).

b) Bei *Myocetes*, welcher sich im jugendlichen Alter dem Verhalten bei den anderen Primaten anschließt, rückt das Endinion später, im allgemeinen unabhängig von dem verschiedenen Krümmungsgrade des Supraoccipitale, lambdawärts. Diese Lageverschiebung des Endinion ist durch eine Lageveränderung des Kleinhirns im Verhältnis zum Großhirn hervorgerufen. Dieser Vorgang wiederum ist durch die Verlängerung der Schädelhöhle und Abflachung derselben in ihrem hinteren Teile verursacht — ist also eine für *Myocetes* wesentlich eigentümliche Erscheinung (S. 22—23).

c) Dagegen ist die Vergrößerung des Planum nuchale auf Kosten des Planum occipitale, also: die Verschiebung des Ectinion lambdawärts — ein Vorgang, welcher bei allen Affen auftritt — ausschließlich der Wirkung, welche die zunehmende Stärke der Nackenmuskulatur ausübt, zuzuschreiben (S. 34). Bei *Myocetes* ist dieser Vorgang in das Extreme getrieben, das Planum nuchale allein bildet die senkrechte Hinterwand der Hirnhöhle, während das Pl. occipitale einen schmalen Streifen am Hirndach einnimmt (S. 23); die Hinterhauptregion ist also ganz so wie bei vielen niederen Säugern gebaut. Der Unterschied im Bau der hinteren Schädelwand bei *Myocetes* und anderen Affen geht aus Fig. 9—14, Textfig. B—G hervor.

8. Die Abnahme des Kalottenhöhen-Index während des Wachstums ist eine allgemeine Erscheinung bei den Säugern. Die Ursache dieser Erscheinung dürfte zunächst darin zu suchen sein, daß das Gehirn bei seinem Wachstum während der Embryonalperiode und im frühesten Jugendalter an der aus zusammenhängendem Knorpel bestehenden Basis, Vorder-, Hinter- und Seitenwand des Schädels auf Widerstand stößt, während das Schädeldach mit seinem loseren Gefüge viel nachgiebiger ist, was zur Folge hat, daß während der besagten Periode die Zunahme der Höhe diejenige der Länge übertrifft, während im späteren Leben, wenn das Dach annähernd denselben Widerstand leistet wie die anderen Teile der Hirnkapsel, andere Bedingungen für das Wachstum des Gehirns sich geltend machen (S. 36—37).

9. Die von anderen Säugern abweichende Gestaltung des Unterkiefers bei *Myocetes* wird dadurch herbeigeführt, daß die Höhe des Astes während des postembryonalen Wachstums stärker zunimmt als diejenige des Körpers. Das gewaltige Höhenwachstum des Unterkieferastes im allgemeinen und des Processus condyloideus im besonderen

übt einen stark umgestaltenden Einfluß auf den *Mycetes*-Schädel aus, so daß er, wie oben nachgewiesen, von den Befunden bei allen anderen Affen abweicht. Daß auch der enorme Brüllapparat, welcher die gewaltige Höhe des Unterkieferastes hervorgerufen, unmittelbar die Schädelbildung beeinflußt, wird durch die Befunde bei anderen Affen (*Callithrix*, *Pithecia* usw.) im hohen Grade wahrscheinlich gemacht (Textfig. J—N, S. 39—49).

10. Die Aufwärtsbiegung des Schnauzenteiles ist bei *Mycetes* — der gewöhnlichen Annahme entgegen — ebensowenig wie bei anderen Affen dem Einflusse des Unterkiefers oder des Brüllapparats zuzuschreiben, noch steht sie mit der Hirnkapselumbildung in nachweisbarem Zusammenhange. Dasselbe gilt von dem Processus alveolaris maxillaris, welcher eine nach unten stark vergrößerte Kurve bildet; letztere ist von der ungewöhnlich großen Stärke der Molaren überhaupt und der größeren Wurzellhöhe im besonderen abhängig (S. 52—59).

11. Beim neugeborenen *Mycetes ursinus* überragt das Großhirn das Kleinhirn etwa in demselben Maße, wie dies beim erwachsenen *Mycetes* der Fall ist (Fig. 15—17, Textfig. E<sup>1</sup>). Während der postembryonalen Entwicklung unterliegt das Großhirn einer Abflachung und Verlängerung, wobei die Lage der Fissura sylvii und des Sulcus temporalis superior der Horizontalebene genähert wird, oder m. a. W. der Lobus temporalis schräg nach vorn gerichtet wird. Ferner: die hintere Profilkontur des Gesamthirns, welche auf den jüngeren Stadien bogenförmig gerundet ist, wird später eine fast gerade, und während beim Embryo und Neugeborenen des *Mycetes* ebenso wie beim ausgebildeten Individuen anderer Affen der Occipitallappen des Großhirns als der größte Teil in die hintere Profilkontur des Gesamthirns eingeht, bildet im späteren Leben bei *Mycetes* das Kleinhirn den größten Teil dieser Kontur (Textfig. A<sup>1</sup>, E<sup>1</sup>, H<sup>1</sup>). Da nun früher nachgewiesen ist, daß die für *Mycetes* eigentümliche Form der Hirnhöhle auf die Einwirkung des Brüllapparats und des Unterkiefers zurückzuführen ist, und da die diesem Tiere eigentümlichen Formveränderungen des Gehirns sich jenen Schädelumformungen genau anpassen, kann kein Zweifel darüber obwalten, daß in diesem Falle die Hirnform von der Schädelform beeinflußt worden ist. Wir stehen also hier vor einem eklatanten Beispiel des Gegenteils zu der geläufigen Annahme, daß für die Gestaltung der Schädelkapsel vorzüglich das Großhirn maßgebend ist (S. 58—62).

12. Alle (drei) von mir untersuchten Gehirne nicht völlig erwachsener (noch mit teilweisem Milchgebiß versehener) Individuen von *Mycetes seniculus* unterscheiden sich von allen anderen Affen



dadurch, daß bei ihnen das Kleinhirn zum größten Teile nicht vom Großhirn überlagert ist, während bei dem völlig erwachsenen Tiere derselben Art letzteres das Kleinhirn fast völlig bedeckt. Dieser Unterschied ist auf Umbildungen der Hirnkapsel zurückzuführen. Es wird nämlich die Gegend des Ectinion durch Zugwirkung der Nackenmuskulatur aus seiner nach vorn geneigten Lage caudal- und dorsalwärts gezogen. Hierdurch wird im oberen und hinteren Teile der Hirnkapsel dorsalwärts vom Kleinhirn aufs neue Platz für den Lobus occipitalis cerebri geschaffen (Fig. 21—24 u. Textfig. G<sup>1</sup>, J<sup>1</sup>, K<sup>1</sup>, S. 62—65).

13. Oben ist also nachgewiesen worden, daß bei *Mycetes* zu verschiedenen Entwicklungsperioden verschiedene Faktoren auf die Gestaltung der Hinterhauptregion des Schädels einwirken. Durch Analyse derselben Region (und ihrer Beziehungen zum Gehirn) auch einiger anderer Säugetiere ist gezeigt worden, daß diese Umgestaltungen von Fall zu Fall beurteilt werden müssen (S. 65).

14. Es darf als eine bei den Säugetieren allgemeine Erscheinung, welche mit den oben besprochenen Entwicklungsvorgängen (s. Mom. 7a, 8) im Zusammenhange steht, betrachtet werden, daß das Großhirn beim jugendlichen Individuum weiter über das Kleinhirn hinausragt als beim erwachsenen.

15. Die vergleichende Untersuchung macht es wahrscheinlich, daß das Großhirn bei *Mycetes*, verglichen mit demjenigen bei anderen Platyrrhinen, nicht eigentlich rückgebildet, sondern nur umgeformt ist. Und nicht diese Umformung, sondern das geringere Gewicht, beziehentlich die geringere Größe des Gehirns im Verhältnis zum Körper ist für die von allen Beobachtern angegebene schwächere seelische Veranlagung des *Mycetes* verantwortlich zu machen (S. 67 bis 70).

16. Es erwächst aus den Erfahrungen, welche am *Mycetes*-Hirn gemacht sind, u. a. die Lehre, daß bei Verwendung des Gehirns für Beantwortung phylogenetischer Fragen nicht die Form des Gehirns, die Richtung der Furchen, die Lagebeziehungen zwischen Groß- und Kleinhirn u. dgl. ohne weiteres als ausschlaggebend zu verwerten sind.

17. Wenn auch die vorliegenden Erörterungen nicht darauf Anspruch erheben können, die Frage nach der Einwirkung der Schläfenmuskulatur auf die Hirnkapsel und speziell nach den Ursachen des Auftretens eines Scheitelkammes bei den Säugetieren



endgültig zu beantworten — die Frage hat sich als viel komplizierter herausgestellt, als man a priori annehmen könnte —, so lassen diese Untersuchungen immerhin folgende Resultate als gesichert erscheinen:

a) Ganz im allgemeinen wird das Vorkommen oder Fehlen eines Scheitelkammes durch das Größenverhältnis zwischen Hirnkapsel und Kauapparat bedingt.

b) Innerhalb derselben genetisch zusammenhängenden Tiergruppe, beziehentlich Gattung, können sich, falls die relative Stärke des Kauapparates dieselbe ist, die kleineren Arten von den größeren dadurch unterscheiden, daß bei den letzteren, da die Hirnkapsel­fläche für den Ansatz der Schläfenmuskeln nicht ausreicht, ein Scheitelkamm erzeugt wird, welcher bei den kleineren fehlt. Die Ursache dieser Verschiedenheit ist in der Tatsache zu suchen, daß innerhalb derselben natürlichen Gruppe, die kleineren Arten ein verhältnismäßig umfangreicheres Gehirn, somit auch eine verhältnismäßig umfangreichere Gehirnkapsel als die größeren besitzen, weshalb die Schläfenmuskeln für ihre Anheftung genügend Raum haben, und weshalb die Bildung eines Scheitelkammes unterbleibt. Derselben Ursache ist es zuzuschreiben, daß innerhalb derselben Art kleinere Individuen ohne, größere mit Scheitelkamm ausgerüstet sein können. Ferner wird es von diesem Gesichtspunkte aus verständlich, weshalb bei kleinhirnigen Individuen (in diesem Zusammenhange also: Individuen oder Rassen, deren Hirnkapsel im Verhältnis zum Kieferapparat kleiner als bei den anderen ist) ein Scheitelkamm erzeugt wird, welcher den großhirnigen Artgenossen fehlt. Daß der Scheitelkamm des Männchens dem Weibchen fehlen kann, ist wohl meist durch die geringere Ausbildung des Kieferapparates, beziehentlich der Eckzähne beim letzteren bedingt (S. 71—78).

c) Das Auftreten von diploischen Räumen in der Hirnkapselwand kann bewirken, daß bei Schädeln, bei welchen in Übereinstimmung mit den obigen Ausführungen das Vorhandensein eines Scheitelkammes zu erwarten wäre, ein solcher fehlt, da die Hirnkapsel­fläche, völlig unabhängig vom Hirnvolumen, hierdurch vergrößert wird (S. 82—83).

d) Bei einer Anzahl Säugetiere verschiedener Ordnungen (*Helictis*, *Ictonyx*, gewisse *Procavia*-Arten, *Leptictidae*, *Myctes* u. a.), welche sich durch eine abgeplattete, niedrige Hirnkapsel auszeichnen, kommt es nicht, oder nur unter besonderen Bedingungen (s. unten) zur Bildung eines Scheitelkammes, sondern die Schläfenmuskulatur

erzeugt strangförmig verdickte, parallele oder nach hinten divergierende Schläfenlinien (Fig. Q<sup>1</sup>, R<sup>1</sup>, s. S. 78—80). Daß in der Tat die Abplattung der Hirnkapsel das Verhalten der Schläfenmuskulatur bedingt, und nicht umgekehrt die Abplattung durch Beeinflussung der Schläfenmuskulatur hervorgerufen ist, geht aus der Entwicklung des Schädels hervor, wie dieselbe bei *Mycetes* und *Helictis* (Textfig. S<sup>1</sup>—U<sup>1</sup>) nachgewiesen ist; vielleicht ist diese Auffassung auch phylogenetisch begründbar; vgl. über *Otocyon* (S. 80) und *Leptictidae* (S. 82). Versuche, die Gestalt des Hirnschädels und Gehirns — selbstverständlich von dem Entstehen der Crista sagittalis und occipitalis abgesehen — auf Einwirkung der Schläfenmuskulatur zurückzuführen, sind als verfehlt zu bezeichnen (S. 88—90).

Eine vermittelnde Stellung zwischen den oben genannten Tieren und denen mit ausgebildetem Scheitelkamm nehmen gewisse *Canidae* ein (Textfig. P<sup>1</sup>, S. 78—80).

e) In bezug auf die Primaten konnte festgestellt werden, daß ein Scheitelkamm bei ihnen seltener auftritt als bei anderen Säugern mit gleichstarkem Kieferapparat. Die Befunde bezüglich des Auftretens des Scheitelkammes bei den Primaten einer- und den übrigen Säugetieren andererseits stehen im vollkommenen Einklange mit der Tatsache, daß erstere in bezug auf relative Hirngröße günstiger als letztere ausgestattet sind. Nur bei den Primaten mit stärkstem Kieferapparat (Gorilla, einige Paviane und Makaken) kann sich auch beim Weibchen ein Scheitelkamm entwickeln. Was *Mycetes* betrifft, könnte es zunächst als auffallend erscheinen, daß bei demselben, obgleich seine Hirnkapsel im Verhältnis sowohl zum Körper als zum Kieferapparat kleiner ist als z. B. bei *Cebus*, dennoch kein Scheitelkamm wie bei diesem, sondern getrennte Schläfenleisten (s. Mom. d) zustande kommen. Direkte Vergleichen des Höhenbreiten-Index bei *Mycetes* mit demjenigen bei anderen Affen ergeben aber, daß *Mycetes* den niedrigsten Index von allen aufzuweisen hat, weshalb in Übereinstimmung mit den oben (Mom. d) erörterten Tatsachen das Auftreten von Schläfenleisten erklärlich wird. Da sich *Macacus nemestrinus* in betreff des Höhenbreiten-Index zunächst dem *Mycetes* anschließt, verstehen wir, weshalb dieser (sowie der nächstverwandte *Mac. pagensis*) allein unter den untersuchten Makaken Schläfenleisten wie *Mycetes* trägt. In Übereinstimmung mit der hier vertretenen Auffassung steht der Umstand, daß sich bei einem *Mycetes*-Individuum welches sich durch seine Kleinhirnigkeit von den

Artgenossen unterscheidet, die Schläfenleisten zu einem Scheitelkamm vereinigt haben (S. 83—88).

f) Daß *Pithecanthropus erectus* nicht einfach, wie oftmals behauptet, ein vergrößerter Gibbon sein kann, geht auch daraus hervor, daß ein Gibbon von der Größe des *Pithecanthropus*, gemäß der obigen Ausführungen, unbedingt mit einem Scheitelkamm ausgerüstet sein müßte. Auch dieser Umstand zeigt, daß der einstige Besitzer des *Pithecanthropus*-Schädels kein Affe in demselben Sinne wie die heute lebenden Geschöpfe, welche diesen Namen führen, gewesen sein kann (S. 91—92).

### Literaturverzeichnis.

- ALBRECHT, P. (1885), Über die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung entstandene angeborene Spalte des Brustbeinhandgriffes der Brüllaffen, in: SB. Preuß. Akad. Wiss. Berlin.
- ANTHONY, R. (1903), De l'action morphogénique des muscles crotophytes sur les crânes des Carnivores et des Primates, in: CR. l'Acad. sc. Paris, Vol. 137.
- BEDDARD, F. E. (1909), Notes upon the Anatomy of the Monkeys of the Genus *Pithecia*, in: Proc. Zool. Soc. London.
- BIJVOET, W. F. (1908), Zur vergleichenden Morphologie des Musculus digastricus mandibulae bei den Säugetieren, in: Ztschr. Morphol. u. Anthropol., Vol. 11.
- BENDZ, H. C. B. (1853), Haandbog i den physiologiske Anatomie af huuspattedyrene.
- BLAINVILLE, H. DE (1839), Ostéographie, 1839—1864.
- BLANFORD, W. T. (1888), The Fauna of British India, Mammalia, 1888 bis 1891.
- BOLK, L. (1903), Beiträge zur Affenanatomie IV, in: Morphol. Jahrb., Vol. 31.
- CARLSSON, A. (1905), Ist Otocyon caffer die Ausgangsform des Hundgeschlechts oder nicht? in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Syst.
- DILG, C. (1909), Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und post-embryonalen Entwicklung des Schädels bei *Manatus inunguis*, in: Morphol. Jahrb., Vol. 39.
- DUBOIS, E. (1896), *Pithecanthropus erectus*, eine Stammform des Menschen, in: Anatom. Anz., Vol. 12.
- (1898), Ueber die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße bei den Säugetieren, in: Arch. Anthropol., Vol. 25.
- DUCKWORTH, W. L. H. (1904), Morphology and Anthropology.

- FLOWER, W. and LYDEKKER, R. (1891), An Introduction to the study of Mammals.
- FORBES, H. O. (1894), A handbook to the Primates.
- GROSSER, O. (1902), Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 29.
- HENLE, J. (1871), *Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen*, Vol. 1, Knochenlehre.
- HENSEL, R. (1872), Beiträge zur Kenntniss der Säugethiere Süd-Brasiliens, in: *Abhandl. Akad. Wissensch. Berlin*.
- (1881), Craniologische Studien, in: *Verhandl. Leopold.-Carol.-Akad.*
- HUXLEY, TH. (1863), *Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur*; übersetzt von CARUS.
- (1880), On the Cranial and Dental Characters of the Canidae, in: *Proc. Zool. Soc. London*.
- JÄGER, G. (1842), Bemerkungen über die Entwicklung der Gräthe des Schädels bei den Säugethieren und über die Entwicklung und Funktion der Knochenhöhlen, in: *MÜLLER's Arch. Anat. etc.*, Jg. 1842.
- JOSEPH, G. (1876), Über die äußere Seitenwand der Augenhöhle bei den amerikanischen Affen, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 1.
- KIRCHNER, G. (1895), Der Schädel des *Hylobates concolor*, sein Variationskreis und Zahnbau, Inaug.-Diss., Erlangen.
- KLAATSCH, H. (1909), *Kraniomorphologie und Kraniotrigonometrie*, in: *Arch. Anthropol.*, Vol. 8.
- KOHLBRUGGE, J. H. F. (1892), Versuch einer Anatomie des Genus *Hylobates*, in: *WEBER's Zool. Ergebn. einer Reise in Niederländisch-Ostindien*, Vol. 2.
- (1902), Schädelmaße bei Affen und Halbaffen, in: *Ztschr. Morphol. Anthropol.*, Vol. 4.
- KÜKENTHAL, W. u. TH. ZIEHEN (1895), Untersuchungen über die Großhirnfurchen der Primaten, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 29.
- LECHE, W. (1905), Ein eigenartiges Säugetierhirn, in: *Anat. Anz.*, Vol. 26.
- (1907), Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Tiergruppe, Teil II, Heft 2, Phylogenie.
- (1911), *Der Mensch, sein Ursprung und seine Entwicklung*, Jena.
- v. LIBURNAU, LORENZ (1904), *Megaladapis edwardsi*, in: *Denkschr. Akad. Wissensch. Mat.-Naturwiss. Kl. Wien*, Vol. 77.
- LUCAE, J. C. G. (1873), Affen- und Menschenschädel im Bau und Wachstum verglichen, in: *Arch. Anthropol.*, Vol. 6.
- LUND, P. W. (1841), Blik paa Brasiliens Dyreverden för siste Jordomvaeltning, in: *Danske Vidensk. Selsk. Afhandl.*, Vol. 8.



- LYON, M. W. (1906), Notes on the Slow Lemurs, in: Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 31.
- MAJOR, FORSYTH (1894), On *Megaladapis madagascariensis*, an extinct gigantic Lemuroid from Madagascar, in: Philosoph. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 185.
- (1901), On some Characters of the Skull in the Lemurs and Monkeys, in: Proc. Zool. Soc. London.
- MATTHEW, W. D. (1909): The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, in: Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 9.
- MEERWARTH, H. (1895), Simios do novo mundo, in: Bol. Mus. Paraense, Vol. 2.
- MIVART, ST. G., Ape in Encyclopedia Britannica, 9. Aufl.
- (1890), A Monograph of the Canidae.
- v. NATHUSIUS, H. (1864), Vorstudien zur Geschichte und Zucht der Hausthiere zunächst am Schweineschädel.
- PFISTER, H. (1903), Teilwägungen kindlicher Gehirne, in: Arch. Kinderheilk., Vol. 37.
- RANKE, J. (1892), Ueber einige gesetzmäßige Beziehungen zwischen Schädelgrund, Gehirn und Gesichtsschädel, in: Beitr. z. Anthropol. u. Urgeschichte Bayerns, Vol. 10.
- (1897), Die individuellen Variationen im Schädelbau des Menschen, in: Corresp.-Bl. deutsch. Ges. Anthropol. etc., 28. Jg.
- RETZIUS, G. (1906), Das Affenhirn. Stockholm.
- SCHLEGEL, H. (1876), Monographie des singes.
- SCHWALBE, G. (1899), Studien über *Pithecanthropus erectus* Dubois, in: Zeitschr. Morphol. u. Anthropol., Vol. 1.
- (1902), Ueber die Beziehungen zwischen Innenform und Außenform des Schädels, in: Deutsch. Arch. klin. Med.
- (1906), Studien zur Vorgeschichte des Menschen, in: Zeitschr. Morphol. u. Anthropol.
- SELENKA, E. (1898), Menschaffen, Studien über Entwicklung und Schädelbau. Erste und zweite Lieferung, 1898—1899.
- SMITH, ELLIOT (1902), in: Catalogue of the series of comparative anatomy in the Museum of the College of Surgeons of England, Vol. 2.
- TEMMINCK, C. J. (1844), Fauna japonica. Mammalia.
- THOMAS, O. (1888), Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the British Museum.
- (1892), On the species of Hyracoidea, in: Proc. Zool. Soc. London.
- TOLDT, C. (1909), Der vordere Bauch des *M. digastricus mandibulae* und seine Varietäten beim Menschen, in: SB. Akad. Wissensch. Wien, Mathem.-naturw. Kl., Vol. 117, 1908.

- TROUESSART, E. L. (1898), *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium*, 1898—1899.
- VIRCHOW, R. (1896), Eröffnungsrede bei der 27. Versammlung d. deutsch. anthropologischen Gesellsch. in Speier, in: *Corresp.-Bl. deutsch. Ges. Anthropol. etc.*, 27. Jg.
- (1897), Bemerkungen über einen Vortrag RANKE's in: *Corresp.-Bl. deutsch. Ges. Anthropol. etc.*, 28. Jg.
- WEBER, M. (1896), Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere, in: *Festschr. CARL GEGENBAUR*.
- (1904), *Die Säugetiere*, Jena.
- WELCKER, H. (1862), Untersuchungen über Wachstum und Bau des menschlichen Schädels, I. Theil.
- WELDON, W. F. R. (1884), Notes on *Callithrix gigot*, in: *Proc. Zool. Soc. London*.
- WINGE, H. (1881), Om graeske Pattedyr, in: *Vidensk. Meddel. Nat.-hist. Foren. Kjöbenhavn*.
- (1887), Jordfundne og nu levende Gnavere (Rodentia).
- (1893), " Flagermus (Chiroptera).
- (1893), " Pungdyr (Marsupialia).
- (1895), " Aber (Primates).
- (1895), " Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien, 1887—1895.
- ZUCKERKANDL, E. (1888), Beiträge zur Anatomie des menschlichen Körpers, X, in: *Med. Jahrb.*, Jg. 1888.
-

### Erklärung der Abbildungen.

- B* Furche *B* nach KÜKENTHAL-ZIEHEN (1895)  
*c* Fissura calcarina  
*ce* Sulcus centralis  
*cm* Sulcus calloso-marginalis  
*Ect* Ectinion  
*o* Sulcus occipitalis lateralis  
*pao* Fissura parieto-occipitalis (medialis)  
*pei* Sulcus praecentralis inferior + fronto-marginalis  
*s* Fissura sylvii  
*ts* Sulcus temporalis superior

#### Tafel 1.

Seitenansichten des Schädels von *Myocetes ursinus*, orientiert zur Gaumenhorizontale, deren Lage durch Horizontalstriche angedeutet ist. Photographische Aufnahmen in natürlicher Größe.

- Fig. 1. Sehr altes Männchen (No. 1959).  
 Fig. 2. Junges Männchen (No. 897).  
 Fig. 3. Noch jüngeres Weibchen (No. 1297).  
 Fig. 4. Männlicher Embryo (No. 4450).

#### Tafel 2.

Untersichten des Schädels von *Myocetes ursinus*. Photographische Aufnahmen in natürlicher Größe.

- Fig. 5. Sehr altes Männchen (No. 1959).  
 Fig. 6. Junges Männchen (No. 897).  
 Fig. 7. Noch jüngeres Weibchen (No. 1297).  
 Fig. 8. Sehr junges Weibchen (No. 2245).

## Tafel 3.

Mediane Schnitte durch den Schädel von *Mycetes ursinus* und *seniculus*.  
Natürliche Größe.

- Fig. 9. *Mycetes ursinus*, sehr altes Männchen (No. 1959).  
 Fig. 10. Dsgl., junges Männchen (No. 897).  
 Fig. 11. Dsgl., noch jüngeres Männchen (No. 1297).  
 Fig. 12. Dsgl., männlicher Embryo (No. 4450).  
 Fig. 13. Dsgl., sehr altes Männchen (No. 4279).  
 Fig. 14. *Mycetes seniculus*, junges Männchen (No. 3959).

## Tafel 4.

Gehirne. Alle Figuren sind in natürlicher Größe wiedergegeben.

- Fig. 15. *Mycetes ursinus*, neugeborenes Weibchen (No. III), s. S. 56.  
 Seitenansicht.  
 Fig. 16. Dsgl. Medianschnitt.  
 Fig. 17. Dsgl. Scheitelansicht.  
 Fig. 18. *Mycetes ursinus*, junges Weibchen (No. IV). Seitenansicht.  
 Fig. 19. Dsgl. Medianschnitt.  
 Fig. 20. Dsgl. Scheitelansicht.  
 Fig. 21. *Mycetes seniculus*, nicht völlig erwachsenes Männchen (No. IV).  
 Seitenansicht.  
 Fig. 22. Dsgl. Medianschnitt.  
 Fig. 23. Dsgl. Scheitelansicht.  
 Fig. 24. *Mycetes (seniculus)*, No. V. Seitenansicht.  
 Fig. 25. *Macacus cynomolgus*, altes Tier. Medianschnitt.  
 Fig. 26. Dsgl., Embryo. Medianschnitt.  
 Fig. 27. *Chrysothrix sciurea*, altes Tier. Medianschnitt.

# Die Spermatogenese von *Helix pomatia* L.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Heterochromosomen.

Von

**Reinhard Demoll,**

Privatdozent und Assistent in Gießen.

Mit Tafel 5–6 und 3 Abbildungen im Text.

---

In der ersten Zeit, in der eine größere Anzahl von Forschern sich dem Studium der Entstehung der Keimzellen widmeten, galt das ganze Interesse den Vorgängen, die sich im Kern abspielten; und nur ab und zu wurden plasmatische Gebilde erwähnt, und auch nur dann, wenn diese durch starke Tingierbarkeit die Aufmerksamkeit notwendig auf sich lenken mußten. Diese wenigen Beobachtungen aber genügten, um bei den Cytologen neue Zweifel entstehen zu lassen über die Monopolisierung der Erbanlagen im Kern, und diese Zweifel waren es, die in der Folgezeit gemahnten, intensiver die Prozesse der im Plasma vorhandenen Differenzierungsprodukte zu studieren.

Bald erfuhren diese Untersuchungen eine neue Förderung durch den Wunsch, Klarheit zu gewinnen über die Voraussetzungen der von R. HERTWIG (1903) postulierten Kernplasmarelation. Es entstanden eine Reihe von Arbeiten, die das Hauptaugenmerk auf die Entstehung des Nebenkernes richteten. Denn in ihm hatte man ein Gebilde erkannt, das für die Vorgänge im Plasma von prinzipieller Bedeutung zu sein schien. Seine Genese mußte daher für die beiden



oben angeführten Probleme von großer Bedeutung sein. Es handelte sich mithin darum, zu entscheiden, ob der Nebenkern aus dem Kern seinen Ursprung nimmt.

Eine Einigung in dieser Frage ist bis heute noch nicht erzielt worden. Fast alle Autoren, die einen nukleären Ursprung annehmen, stimmen darin miteinander überein, daß sie die Entstehung ganz oder zum größten Teil in das Bukettstadium verlegen. Dieses Stadium verdient aber insofern noch besonderes Interesse, als es im Mittelpunkt des Konjugationsvorganges steht. Mag man annehmen, daß die Vereinigung je zweier Chromosomen nur eine Vorbereitung zur Reduktion bedeutet, oder aber, daß sie zugleich eine Konjugation darstellt, beidemal bleibt die Frage offen, warum diese Vereinigung so früh schon eintritt, schon vor der Wachstumsperiode der Zelle, und ferner, warum die Konjugation sich im Bukettstadium am innigsten gestalten in all den Fällen, in denen die Vereinigung nicht in allen Stadien den gleich innigen Charakter trägt. Dies weist darauf hin, so will mir scheinen, daß nicht nur die Vorbereitung zur Reduktion und nicht nur die Konjugation an sich das Wesen dieser Vorgänge ausmacht, sondern daß erst in einer Beziehung dieser Paarung zur Entstehung des Nebenkernes ihre volle Bedeutung erkannt werden kann.

Dieser Annahme widersprechen jedoch einige Beobachtungen. So wurde z. B. für *Helix* von BOLLES-LEE (1897) eine paarweise Vereinigung der Chromosomen in dem Bukettstadium bestritten, während andererseits von POPOFF (1907) die Entstehung des Nebenkernes aus dem Kern dargetan wurde. Da ich mich nun aus anderen Gründen mit den Keimzellen von *Helix* beschäftigte, so veranlaßten mich die Ergebnisse der genannten Autoren, mein Augenmerk auf das Bukettstadium zu richten. Und da ich bald erkannte, daß mich die Untersuchung zu anderen Ergebnissen führen würde wie BOLLES-LEE, so beschloß ich, den Verlauf der Samenreifung bis zur Bildung der Spermatiden eingehender zu studieren. Erst als ich mit meiner Arbeit weiter fortgeschritten war, lernte ich die Untersuchung von Soós (1910) kennen, die mir sehr förderlich wurde. Da ich mich jedoch auch diesem Autor in einigen wesentlichen Punkten nicht anschließen konnte, so setzte ich meine Arbeit fort.

Ich schenkte im weiteren Verlauf der Untersuchung besonderes Interesse dem Gebilde, das Soós als Nucleolus anspricht, das bei der ersten Spermatocytenteilung sich in der Äquatorialebene, aber ab-

seits von den übrigen Chromosomen, einstellt; das aber nach der Teilung im Plasma zurückbleiben und dort degenerieren soll. Ich hoffe in vorliegender Arbeit die Behauptung begründet zu haben, daß es sich hier um eine Tetrade handelt, die ungeteilt in eine der beiden Spermatocyten II. Ordnung übergeht. Auf die Konsequenzen, die sich aus dem Vorkommen eines Heterochromosoms bei stets zwitterigen Tieren ergeben, werde ich zum Schluß eingehen.

### Material und Methode.

Um sicher zu gehen, möglichst alle Stadien in der Zwitterdrüse zu finden, muß man im Frühjahr und Sommer die Objekte fixieren. Tiere, die im Winter abgetötet werden, zeigen stark entleerte Drüsen, die sich wohl infolge davon meist weniger gut fixieren. Teilungsbilder sind den ganzen Winter über äußerst selten zu finden. Da ich nun mit der Untersuchung im Winter begann, so war es mir besonders wertvoll, daß mein Kollege, Herr Privatdozent Dr. BECHER, mir sein in den Sommermonaten fixiertes Material in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte, wofür ich ihm auch hier meinen Dank aussprechen möchte.

Als Fixierungsflüssigkeit wurde verwendet Sublimat-Alkohol-Eisessig nach PETRUNKEWITSCH, wässrige Sublimatlösung, ferner das starke FLEMMING'sche Gemisch auf die Hälfte verdünnt nach Angaben von MEVES und schließlich die HERMANN'sche Flüssigkeit. Alle ergaben gute Resultate, jede mit den ihr eigenen Vorteilen.

Die Dicke der Schnitte betrug 7—2  $\mu$ . Für das Zählen der Chromosomen waren die dickeren Schnitte günstiger.

Gefärbt wurde meist mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Auch die Dreifachfärbung nach FLEMMING wurde mit günstigem Erfolg angewandt.

Die mikrophotographischen Aufnahmen sind im photographischen Atelier der optischen Werke von E. LEITZ hergestellt. Ich möchte es nicht versäumen, auch an dieser Stelle sowohl der Firma, sowie besonders Herrn Mikrophotograph BEFORT meinen verbindlichsten Dank für das liebenswürdige Entgegenkommen auszusprechen.

### Untersuchungsergebnisse.

Die Kerne der Keimzellen bis zur letzten Spermatogonienteilung bieten so minutiöse Bilder, daß es mir unmöglich war, über die Chromatinveränderungen in dieser Periode etwas auszusagen, obwohl

es nicht ausgeschlossen ist, daß auch hier schon Prozesse von Bedeutung sich abspielen.

Ordnen sich die Chromosomen für die letzte Spermatogonienteilung in der Äquatorialebene der Spindel an, so erscheinen sie in der Form von dicken Stäbchen, die alle in der Mitte im spitzen Winkel abgeknickt sind (Fig. 1). Ihre Zahl ist nicht genau feststellbar. Jedenfalls sind es mehr als 30. In der Anaphase nehmen die Tochterchromosomen immer mehr die Gestalt von kurzen eiförmigen Gebilden an (Fig. 2). Gleich nachdem sich die Tochterkerne konstituiert haben, beobachtet man, daß je zwei derartig aussehender Chromatinmassen sich aneinander gelegt haben (Fig. 3). Ihre Zahl läßt sich auch jetzt sehr schwer feststellen. Doch machen es die Zählungen, die nie mehr als 27 dieser Doppelgebilde ergaben, wahrscheinlich, daß eine Vereinigung je zweier Chromosomen stattgefunden hat.

Die Veränderungen, die nun einsetzen, sind zwar leicht zu erkennen, dennoch aber nicht mit Sicherheit zu deuten. Die nächsten Bilder zeigen uns zwei hantelförmige Gebilde mit dünnem Verbindungsstück so dicht aneinander angeschmiegt, daß das Mittelstück nur mit Mühe als doppelter Faden erkannt werden kann (Fig. 4). Freilich ist es mir nicht möglich mit absoluter Sicherheit hier eine Täuschung durch Beugungsbilder abzulehnen. Doch scheint mir dagegen zu sprechen, daß ich nur selten, nur bei besonders günstiger Orientierung, die Doppelnatur der Fäden beobachten konnte, während ich bei anderen, im selben Kern gelegenen Chromosomen, die beim Heben des Tubus entstehenden Doppelkonturen sofort als durch Beugung verursacht erkannte. Auch darf man vielleicht aus der Tatsache, daß jedes der verdickten Enden gegen den Faden zu sich in eine feine Spitze auszieht, schließen, daß die doppelten Spitzen jeweils auch in einen doppelten Faden übergehen.

In einigen wenigen Fällen glaube ich beobachtet zu haben, daß die Chromosomen in diesem Stadium eine bestimmte Anordnung im Kern haben. Sie liegen peripher und zwar so, daß die Verlängerung ihrer Längsachsen Meridiane bilden, die sich in zwei Polen schneiden.

Nun beginnt eine Streckung der Endverdickungen und man erhält bald das Bild zweier Chromosomen, die im Begriff stehen, sich umeinander zu schlingen (Fig. 5).

Die Einordnung der Figg. 6 und 7 muß ich selbst für etwas willkürlich erklären. Es scheint mir nicht unmöglich, daß 7 vor 6

zu setzen ist. In Fig. 6 sind die Chromosomen anscheinend stark verlängert und dementsprechend dünner. Doch läßt sich infolge ihrer schwachen Färbbarkeit in diesem Stadium weder über ihre Abgrenzung, noch über den Fortschritt in der gegenseitigen Umwindung etwas aussagen. In Fig. 7 ist die Affinität zu Kernfarbstoffen wieder gestiegen. Doch auch hier konnte ich die Enden der Chromosomen nicht mit Sicherheit erkennen. Dagegen zeigen Anschnitte des Kernes (Fig. 7a), daß die Fäden sich schon inniger umschlungen halten. — Der Nachweis, daß ein Kernausschnitt einem bestimmten Stadium angehört, wird dadurch ermöglicht, daß die von einer Urspermatogonie abstammenden Zellen stets zu Gruppen vereinigt beisammen liegen und in gleichem Schritt alle Veränderungen durchmachen. —

Es folgt nun das leptotene Kernstadium, in dem der Verlauf der Chromosomen wiederum nicht leicht zu erkennen ist (Fig. 8). Daß es sich hier nicht um einen kontinuierlichen aufgeknäuelten Faden handelt, scheint mir aus Bildern hervorzugehen, die schon deutlich Vorbereitungen zum Bukettstadium zeigen, die darin bestehen, daß die einzelnen Chromosomen sich mit ihren Enden gegen den dem Kern außen anliegenden Nebenkern orientieren (Fig. 9). Da aber die in derselben Gruppe liegenden Kerne, sofern sie nicht in dieser günstigen Weise von der Seite gesehen werden, denselben Anblick bieten wie Fig. 8, so kann ich auch nicht annehmen, daß es sich hier um wesentlich verschiedene Stadien handelt. Bekräftigt werde ich in dieser Ansicht noch durch die Abbildungen, die BOLLES-LEE von dem leptotenen Stadium gibt — daß er das Bukettstadium vorausgehen läßt, ist hier ohne Interesse —, auf denen (Fig. 13 u. 13 bis) deutlich eine gewisse Regelmäßigkeit im Auftreten von Schleifen und in deren Lagerung zu erkennen ist, ein Bild, wie es der Anblick eines Kernes, wie ich ihn in Fig. 9 wiedergegeben habe, in Ansicht direkt vom Pol bietet.

Während in dieser Periode über die Art der Vereinigung der sich umschlingenden Chromosomen nichts ausgesagt werden kann, geben uns die folgenden Stadien deutlich Aufklärung über den Fortschritt, den die Vereinigung seither gemacht hat. Zunächst möchte ich erwähnen, daß bereits in Fig. 5 der Chromosomenfaden einen schwachen Zickzackverlauf zeigt, der bis zum Bukettstadium an Regelmäßigkeit zunimmt. Aus der genaueren Beobachtung des Verlaufs der Konjugation — daß es sich um eine solche handelt, hoffe ich im kommenden wahrscheinlich zu machen — muß ich je-



doch annehmen, daß dieser Zickzackverlauf der Ausdruck einer regelmäßigen Spiralwindung ist.

In Fig. 10 b (Anschnitt von 10 a) sehen wir, daß die Windungen, mit denen sich die Chromosomen umschlingen, noch wesentlich größer sind, als der Spiralgang jedes der Konjuganten. Weiterhin werden nun die gegenseitigen Umschlingungen immer inniger, und nehmen an Zahl so weit zu, bis schließlich die Fäden sich so oft umeinander drehen, daß nun die Spirale des einen Fadens in der des anderen liegt (Fig. 11 u. 12). Hierdurch entsteht der Anblick einer rosenkranzförmigen Aufreihung von Micromeren, indem, wie auf dem Kernanschnitt Fig. 12 deutlich zu sehen, ein Micromer einem halben Umgang der beiden Chromosomspiralen entspricht.

Mit dem Nachweis, daß hier das Bild von Micromeren auf Täuschung beruht, soll nicht etwa behauptet werden, daß die Spiralbänder sich nicht doch noch aus kleinsten Micromeren aufbauen, sondern nur, daß die hier sichtbaren Verdickungen nicht der Ausdruck von Micromeren sein können.

In dieser Form treten nun die Paare in das Bukettstadium ein (Fig. 11). Die Beziehungen, die sie hier zum Nebenkern zeigen, sind bereits von POPOFF so eingehend geschildert, daß ich hier nicht darauf einzugehen brauche. Mitunter findet man hier auch Bilder, die als Synapsis zu bezeichnen sind. Die Chromatinfäden sind alle stark nach einem Pol hingeschoben — so macht es den Eindruck —, so daß hier ein dichter Chromatinknäuel entsteht, aus dem einzelne Fäden hervorragen, die sich jedoch im Knäuel selbst noch streckenweise verfolgen lassen (Fig. 13). Meist findet man die Chromosomen dem Nebenkern benachbart angehäuft, bisweilen jedoch scheinen die sonst hier der Kernmembran ansitzenden Enden der Fäden abgerissen zu sein und die Kondensierung an einer beliebigen anderen Stelle erfolgt zu sein.

Der Beschreibung ist wohl schon zu entnehmen, daß ich in diesen Bildern ein Kunstprodukt sehe. Zu dieser Ansicht würde ich in erster Linie geführt durch die Tatsache, daß fast allgemein in den Synapsis-Stadien der Kern nicht rund sondern typisch geschrumpft war; ein Vorgang, der in den meisten Fällen auch noch das Plasma der Zelle betraf. BOLLES-LEE kam zu derselben Auffassung und zwar besonders auf Grund der Beobachtung, daß bei lebenden Keimzellen in dieser Periode zu erkennen ist, daß das Chromatin sich einseitig zusammenballt, sobald eine Schädigung durch die umgebende Flüssigkeit usw. eintritt. Soós sieht in der



Synapsis bei *Helix* kein Artefact, ohne aber näher darauf einzugehen. Wenn ich hier die feste Überzeugung gewonnen habe, daß die Konzentration der Chromosomen an einer Stelle als Kunstprodukt aufzufassen ist, so möchte ich damit durchaus nicht in Zweifel ziehen, daß ähnliche Bilder bei anderen Keimzellen die Folge eines normalen Ablaufs der Prozesse sind.

Bei den Vorgängen, die sich nun abspielen, und die in einem Aufheben der Konjugation und einer damit Hand in Hand gehenden Auflösung der Chromosomen bestehen, finden sich ganz ähnliche Bilder wie vor dem Bukettstadium; nur läßt die nun einsetzende bedeutende Größenzunahme des Kernes die Verhältnisse klarer überblicken. Zunächst geben die Doppelchromosomen ihre typische Anordnung auf. Auch findet man jetzt stets einen Nucleolus, den ich während des Bukettstadiums nicht entdecken konnte. Stets stehen einige Chromosomen mit ihm in Beziehung (Fig. 15—16). Nun entfernen sich die Spiralen wieder voneinander, man erkennt wieder jedes Einzelchromosom als feinen Spiralfaden und sieht ferner, wie je zwei dieser Fäden 3-, 4- oder in besonders günstigen Fällen auch 5- und 6 mal umeinander geschlungen sind (Fig. 16, etwas schematisiert). Fig. 34 u. 35 läßt im besten Falle nur 3 derartiger  $\frac{1}{2}$ -Umgänge erkennen, da die übrigen in einer anderen Ebene liegen.

Die Chromosomen verlieren nun immer mehr an Färbbarkeit. Es beruht dies auf einer Zerstäubung des Chromatins. Zwar konnte ich die typischen „Lampenbürstenbilder“ hier nicht finden, doch läßt sich erkennen, daß jeder Faden von einem dunklen Hof umgeben ist, der wohl durch das abströmende Chromatin hervorgerufen wird (Fig. 17). Für die Zusammengehörigkeit je zweier Chromosomen konnte ich hier keinen Beleg mehr finden. Doch dies mag vielleicht nur an der Verschwommenheit aller Konturen auf diesem Stadium liegen. Die Zerstäubung des Chromatins schreitet nun immer weiter fort, bis schließlich nur noch einige wenige Zentren, und auch diese nur undeutlich, hervortreten.

Auch das Verhalten der Nucleolen in der Wachstumsperiode gehe ich nicht ein, da POPOFF sich sehr eingehend mit diesen Gebilden beschäftigt hat.

Die Phase, in der das Chromatin im Kern zerstäubt ist, scheint recht lange anzudauern, da man eine relativ große Anzahl von Zellen in diesem Stadium findet. Sobald die Chromosomen wieder hervortreten, sind sie bereits paarig vereinigt und zwar zunächst nur am einen Ende, während die freien Enden in einem spitzen

Winkel auseinander weichen (Fig. 19 u. 20). Weiterhin umschlingen sich die beiden Fäden (Fig. 21) und krümmen sich dabei hackenförmig, so daß schließlich etwa 19 „u“förmige, einheitlich erscheinende Bögen entstehen (Fig. 20, 21). Die „u“Bögen schließen sich nun zum Ring, und zwar führt uns dies seltsamerweise zu einem Ring, der auf jedem Querschnitt beide Chromosomen enthält (Fig. 21).

Bald erleiden nun diese Ringe durch Kontraktion und Einschnürung an 4 Stellen Veränderungen, die ihnen das Aussehen von Tetraden verleihen (Fig. 23 u. 37). Während nun je zwei benachbarte Teile der Tetrade inniger sich vereinigen, entstehen die Doppelgebilde, wie sie in Fig. 22, 23 und 24 wiedergegeben sind. Die Verbindung der beiden Halbkugeln durch 2 Fäden ist auch auf der Photographie (Fig. 38) zu erkennen. Dazwischen liegen noch Stadien, wie sie in Fig. 36 wiedergegeben sind.

Nun werden die Verbindungsbrücken kürzer, bis schließlich die Halbkugeln sich so eng anliegen, daß nur noch die seitlichen Einkerbungen ihre Doppelnatur verraten (Fig. 22, 23). Betrachten wir nun die Chromosomen, wenn sie sich für die erste Reifeteilung in der Äquatorialebene anordnen, so finden wir hier typische Doppelstäbchen, die sich so einstellen, daß jedes der Quere nach halbiert wird (Fig. 25 u. 39). Nur ein Chromosomenpaar behält auch jetzt noch die Gestalt einer Tetrade (Fig. 26, 42 u. 43). Doch ist vielleicht dieses Tetradenbild keine Äußerung der inneren Zusammensetzung, da sonst zu erwarten wäre, daß von demselben Pol aus zwei Zugfasern und nicht, wie ich gesehen zu haben glaube, nur eine ansetzt.

Während dieser die Teilung vorbereitenden Stadien macht sich sehr deutlich ein beträchtlicher Größenunterschied der einzelnen Tetraden geltend. — Ich spreche von Tetraden auch da, wo das typische Tetradenbild schon durchlaufen ist und äußerlich nur noch eine Doppelnatur hervortritt. — In Fig. 22 sind diese Differenzen wiedergegeben. Es war mir nicht möglich, ein besonders kleines unpaares Chromosom zu finden, das sich, wie Soós angibt, auch bei der Teilung von den übrigen unterscheiden soll. Außer den Tetraden liegen in den Kernen allerdings meist zwei oder mehr kleine, runde chromatische Körperchen (Fig. 22), die ich jedoch für Nucleolen halte. Sie gelangen vermutlich bei der ersten Teilung ins Plasma, um dort aufgelöst zu werden. Würde es sich hier um Chromosomen handeln, so müßten sie in der Spindel ihrer auffallend geringen Größe wegen wohl nachweisbar sein. — Man muß sich hüten, Anschnitte von Chromo-

somen für besonders kleine, unpaare Chromosomen zu halten. — Auch spricht gegen eine solche Auffassung, daß sie in dem in Fig. 22 wiedergegebenen Stadium mitten im Kern liegen, während alle Chromosomen streng peripher der Kernmembran angelagert sind. Ihre Zahl ist sehr inkonstant. Bisweilen vermißte ich die Nucleolen ganz; doch kann dies nicht viel sagen, da es oft äußerst schwer zu entscheiden ist, ob ein Kern angeschnitten ist oder nicht; nur die randständige Lage der Chromosomen kann Einem hier eine Entscheidung ermöglichen. Wenn man weiter noch beobachtet, daß diese Gebilde stets dieselbe Form bewahren, während die Chromosomen verschiedene Veränderungen durchlaufen, so glaube ich mich wohl zur Annahme berechtigt, daß es sich hier um Reste des großen Nucleolus handelt.

Die Anaphase währt anscheinend nur kurze Zeit; denn man findet, wie auch GODLEWSKI hervorhebt, nur sehr selten Diasterstadien. Auch die oft beträchtliche Phasendifferenz, die innerhalb derselben Gruppe während der Anaphase auftritt, spricht hierfür. Ein Ruhestadium, das zwischen der ersten und der zweiten Teilung sich einschieben soll, konnte ich nicht finden. Während TSCHASSOWNIKOW stets einen ruhenden Kern nach der ersten Teilung entstehen läßt, kommt Soós zur Ansicht, daß ev. auch die zweite Teilung direkt auf die erste folgen kann. Diese Ansicht stützt er anscheinend hauptsächlich auf Bilder, wie er sie auf Taf. 10 Fig. 4 abgebildet hat, die innerhalb derselben Zelle zwei senkrecht zueinander stehende Spindeln zeigen. Soós ist nun der Ansicht, daß die eine angeschnittene Spindel die Hälfte des ersten Diasters repräsentiert, während die nebenliegende Spindel bereits die zweite Reifeteilung darstellt. Doch scheint es mir wahrscheinlicher, daß es sich hier um zwei Spindeln handelt, die sich in der gleichen Phase befinden und die sich aus einer doppelkernigen Spermatogonie, die ja sehr häufig sind, ableiten. GODLEWSKI, der diesen Verhältnissen seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat, weist darauf, daß häufig „zwei karyokinetische Figuren innerhalb eines und desselben Zellleibes zur Ausbildung kommen“ (p. 72). Ich vermute daher, daß diese von Soós angeführte „exception“ (p. 315) auf einem Irrtum beruht.

Wie die meisten Autoren, so nimmt auch GODLEWSKI ein Ruhestadium an und verweist auf eine Abbildung; doch war mir diese nicht zugänglich, da dem Bande, der mir zur Verfügung stand, die entsprechende Tafel fehlte. KLEINERT kommt zu der Überzeugung,

daß „die zweite Reifungsteilung — sich unmittelbar an die erste“ anschließt (p. 478). Ich selbst fand mehrfach Zellgruppen, die zum Teil die letzten Momente der Anaphase I zeigten; andere aber schickten sich bereits zur zweiten Teilung an. Von einem Ruhestadium konnte ich nichts finden. Wohl aber ist am Ende der Anaphase zu beobachten, daß der Kern scharf gegen das Plasma abgegrenzt ist (Fig. 29 u. 47) und weiter, daß die Chromosomen sich in je zwei halbmondförmig gekrümmte Stäbchen auflösen (Fig. 30). Doch scheint mir dies noch nicht Grund genug von einem Ruhestadium zu sprechen, da doch tatsächlich dieser Zustand nur sehr kurz andauern kann.

Von den Chromosomen, die sich in die Äquatorialebene der zweiten Teilungsspindel einordnen, läßt sich nur sehr schwer, wohl nur aus Anschnitten erkennen, daß auch sie aus zwei parallel gelagerten Stäbchen bestehen, deren Einstellung dieselbe ist wie bei der ersten Teilung.

Anfangs schien es mir nicht leicht möglich, die erste und die zweite Teilung mit Sicherheit als solche zu erkennen. Auf die Größe der Spindeln ist kein sicherer Verlaß, da die Längenmaße bei Halbierung des Volumens nur um ein geringes abnehmen. Ich habe das Verhältnis in Fig. 33 dargestellt. Was für die Flächenmaße der Spindel gilt, kommt auch für die der Chromosomen in Betracht. Die Zahl der an einem Chromosom ansetzenden Spindelfasern konnte ich nicht bestimmen. Wir müssen also auch auf diese Hilfsquelle verzichten. Einen geringen Anhaltspunkt bietet die in der einen Teilung vorhandene schwache, taillenförmige Einbuchtung der Doppelstäbchen in ihrem Äquator. Aber nur auf sehr günstigen Bildern, meist nur auf Anschnitten von Spindeln, ist dies zu erkennen. Wenn man darin einen Nachklang der Tetradenfigur erblicken darf, so wäre damit ein Indizium für die erste Teilung gewonnen, wenigstens für einen geringen Prozentsatz aller Bilder.

Der einzige zuverlässige Hinweis, ob es sich um die erste oder zweite Teilung handelt, wird uns durch das Vorhandensein eines Heterochromosoms gegeben. Wie wir nachher sehen werden, tritt dies Heterochromosom in der ersten Teilung sehr deutlich hervor, liegt am Ende der Anaphase neben dem Tochterkern und ist in der zweiten Teilung mit Sicherheit nicht mehr nachzuweisen. Nun findet man in ein und derselben Gruppe von Zellen oft geringe Phasendifferenzen. Dies ermöglicht uns die Entscheidung. Wenn neben zwei Zellen, die eben die Teilung beendet haben und von denen die eine außer dem Kern noch



das Heterochromosom zeigt, wenn neben solchen Tochterzellen andere Tochterzellenpaare liegen, die bereits zu der nächsten Teilung sich anschicken, dabei aber noch erkennen lassen, daß sie soeben eine Teilung hinter sich haben und wenn nun in dieser Teilung das Heterochromosom nicht mehr durch sein Verhalten auffällt, so wissen wir nun, daß jede Teilung, in der das Heterochromosom das noch zu besprechende Verhalten zeigt, als erste Teilung anzusehen ist.

Doch bevor ich näher auf das Heterochromosom eingehe, habe ich noch die Zahlenverhältnisse der Chromosomen zu berücksichtigen.

Ich hatte in verschiedenen Stadien Zählungen vorzunehmen versucht. Aber stets zeigte sich, daß meine Sicherheit hinsichtlich der Zahl der Chromosomen immer geringer wurde, je mehr Kerne eines bestimmten Stadiums ich untersucht hatte. Als besonders günstig erschien mir das in Fig. 22 und 23 abgebildete Stadium zu sein, einmal weil hier durch die paarweise Vereinigung der Chromosomen und durch die hohe Konzentration des Chromatins das Zählen erleichtert war, dann weil hier die wandständige Lage ein Urteil darüber erlaubte, ob der Kern ganz in den Schnitt fiel oder angeschnitten war. Aber auch hier kam ich nicht zum Ziel. Wie ich mich später überzeugte, zählte ich stets zu wenig, auch dann, wenn der Kern sicher nicht angeschnitten war. Soós führt ebenfalls von diesem Stadium an: „The greatest number which I would accurately count was 21“ (p. 312).

v. PROWAZEK, der hier nur 11—16 Chromosomen zählte, wird hierdurch zur Ansicht geführt, daß es sich um 12 Tetraden handle. Worauf diese scheinbare Herabsetzung der Chromosomenzahl beruht, konnte ich nicht herausfinden. Schließlich zählte ich nur die Chromosomen der Äquatorialebene, wenn diese in der Aufsicht zu sehen war. Hier kam ich dann auch regelmäßig zu den Zahlen 23, 24 und 25. Ich nehme daher an, daß die Chromosomenzahl in den Spermatogonienteilungen 48 beträgt (ich zählte häufig zwischen 40 und 50), und daß wir in den Reifeteilungen wie überhaupt in den Spermatocyten die reduzierte Zahl von 24 haben.

---

Liegen mehrere Spindeln der ersten Teilung im Gesichtsfeld, so macht sich eine Unregelmäßigkeit in der Einordnung einer Tetrade bemerkbar, die an sich aber wieder eine große Regelmäßigkeit erkennen läßt. In Seiten- wie in Polansicht gesehen, findet man ab-



seits von den in der Teilungsebene eingestellten Chromosomen im Plasma eine Tetrade liegen, mit der, soviel ich sehen konnte, nur eine einzige Spindelfaser, sicher aber nur Fasern des einen Pols in Beziehung treten (Fig. 26, 42, 43). Die Folge davon ist, daß eine Teilung dieser Tetrade nicht eintreten kann, so daß sie sich ganz nach einem der beiden Pole begibt. Diese Wanderung findet schneller statt als die der übrigen Chromosomen und setzt auch wohl schon etwas vorher ein. Man sieht daher meist dies Gebilde schon dem einen Pol näher gerückt (Fig. 42, 43) oder bereits vollständig im Pol liegend (Fig. 27, 45, 46), während die Teilung eben erst einzusetzen beginnt.

Es mag vielleicht befremden, daß diese Vorgänge bisher übersehen wurden, obwohl eine große Anzahl Forscher sich mit den Reifeteilungen dieser Keimzellen beschäftigt hat. Doch ist wohl zu beachten, daß die Bilder nicht immer so klar sind, wie die in Fig. 42 u. 43 wiedergegebenen. In der Metaphase, bevor anscheinend durch das Einsetzen der Zugwirkung der Spindelfasern die Chromosomen in einer Ebene schön geordnet nebeneinander zu liegen kommen, findet man nicht selten eine zweite oder auch eine dritte Tetrade mehr oder weniger aus dem Verband der übrigen heraustreten (Fig. 44). Diese Bilder ließen in mir selbst immer wieder Zweifel entstehen. Doch glaube ich mich doch zu oben ausgesprochener Ansicht berechtigt durch die in der Anaphase zu beobachtende Regelmäßigkeit, mit der eine einzige abseits liegende Tetrade nachzuweisen ist, die nur mit einem Pol in Beziehung steht, während vorher bei den überzähligen Tetraden stets eine Verbindung mit jedem Pol konstatiert werden konnte, falls überhaupt darüber ein Urteilen möglich war. Auch die Bilder, wie sie in Fig. 42 wiedergegeben sind, lassen wohl nur eine eindeutige Erklärung zu.

Ein Blick auf Fig. 42 mag uns auch darüber orientieren, daß es sich nicht etwa um ein durch das Messer aus seiner Lage gerissenes Chromosom handelt, da hier in jeder Spindel das Instrument nach einer anderen Richtung hin gewirkt haben müßte. Auch läßt die Lage der Tetrade in einem hellen Plasmahof oder Plasmakeil, der radiär von der Spindel ausstrahlt (Fig. 40, 41), nicht an eine künstliche Lageveränderung denken.

Daß es sich hier in der Tat um eine Tetrade und nicht vielleicht um ein vorher isoliertes Einzelchromosom handelt, wird bisweilen schon deutlich, bevor die Anaphase zu Ende geht. Zweimal fand ich Bilder, wie ich sie in Fig. 27 wiedergegeben

habe, die uns infolge der Herabsetzung der Konzentration des Chromatins die Zusammensetzung des Heterochromosoms aus zwei Doppelkugeln erkennen lassen. Stets tritt dieser Zustand ein nach der Teilung, dann, wenn auch die übrigen Chromosomen ihre Doppelnatur deutlich werden lassen (Fig. 30). Jetzt finden wir aber das Heterochromosom nicht, wie zu vermuten im Kern, sondern es ist dem Kern aus dem Wege gegangen, es ist vom Spindelpol seitwärts abgerückt, sobald die anderen Gefährten ankamen. Dabei hat es einen Teil der Spindelfasern mit sich gezogen (Fig. 29 u. 47). So findet man es regelmäßig neben dem Kern in einem hellen Plasmahof, der eine seitliche Erweiterung des Hofes darstellt, der den Kern umgibt. So wie beim Kern, wird auch bei ihm eine membranartige Umgrenzung sichtbar; so wie die Chromosomen des Kernes nun in Doppelstäbchen zerfallen sind, so läßt das Heterochromosom jetzt vier Teile erkennen.

In der zweiten Spermatocytenteilung konnte ich das Heterochromosom nicht mehr nachweisen. Die Größenunterschiede der verschiedenen Chromosomen mögen daran schuld sein. Vielleicht auch, daß es nicht mehr als Tetrade, sondern als zwei dicht aneinander gelagerte Dyaden auftritt. Sicher ist aber, daß das Heterochromosom nicht zugrunde geht; denn da, wie oben gezeigt, die zweite Teilung fast momentan auf die erste folgt, so müßten Degenerationsprodukte noch neben der zweiten Spindel zu finden sein. Danach sucht man aber vergebens. Auch spricht dagegen, daß das Heterochromosom zu jeder Zeit das gleiche färberische Verhalten zeigt, wie die übrigen Heterochromosomen. Es gilt dies sowohl bei Anwendung einer stark differenzierten Eisenfärbung, sowie der Dreifachfärbung nach FLEMMING.

Ich glaube mich daher zu der Vermutung berechtigt, daß die in der ersten Teilung ungeteilt in eine der beiden Tochterzellen übergegangene Tetrade in der zweiten Teilung in ihre beiden Dyaden zerlegt wird.

---

Schon eine große Anzahl von Forschern haben sich mit der Spermatogenese von *Helix* befaßt. Als erster ist PLATNER (1885, 1886) zu nennen. Er findet in den Spermatogonien 24 Chromosomen und läßt diese in der zweiten Spermatocytenteilung auf 12 reduziert werden. Ebenso gibt ZIMMERMANN (1891) als Normalzahl 24 an. GODLEWSKI (1897), der sich mit den Reifeteilungen etwas eingehender

befaßt, findet hier stets 24, muß also als Normalzahl 48 vermuten. BOLLES-LEE (1897, 1904) kann keine numerische Reduktion konstatieren. Er zählt in allen Stadien 24 Chromosomen. MURRAY (1898) spricht Zweifel aus an der Auffassung von BOLLES-LEE. Er findet in den Spermatogonien 48, in den Reifeteilungen 24 Chromosomen. VOM RATH (1898) stimmt mit GODLEWSKI überein in der Annahme, daß den Primordialeiern 48 Chromosomen zukommen, und daß bereits in den Spermatogonien eine Scheinreduktion auf 24 stattgefunden hat. Durch Tetradenbildung soll die Zahl weiterhin auf 12 herabsinken. ANCEL (1902) kommt zu gleichen Resultaten wie VOM RATH. Doch geht nach ihm die reduzierte Zahl nie bis auf 12 herunter. v. PROWAZEK (1900) findet in den Spermatogonien 24 Chromosomen; durch Scheinreduktion im Verein mit einer Längsspaltung entstehen später 12 Vierergruppen, die in den Reifeteilungen aufgeteilt werden. TSCHASSOWNIKOFF (1905) schließt sich ANCEL an. Dasselbe gilt von KLEINERT (1909). Auch Soós (1910) schreibt nur den Spermatogonien 48 Chromosomen zu; es findet dann während der Spermatogonienteilung eine Scheinreduktion auf 24 statt.

Aus meiner Darlegung geht hervor, daß ich zur Annahme gekommen bin, daß in der Pro- und Metaphase der letzten Spermatogonienteilung 48 Chromosomen vorhanden sind. Gleich nach Beendigung der Teilung findet man im ruhenden Kern bereits je zwei Chromosomen miteinander locker vereinigt. Hiermit ist die Scheinreduktion auf 24 Doppelchromosomen gegeben. Irgendeine gegenseitige Beziehung je zweier Chromosomen vor der Teilung konnte ich nicht feststellen.

Die Veränderungen, die nun eintreten, sind nicht mit Sicherheit zu erkennen. Ich habe in Textfig. A, 1, 2 und 3 schematisch drei Möglichkeiten der Deutung wiedergegeben. In der Serie 1 würde das erste Stadium der Fig. 3 entsprechen, das zweite, dritte und vierte der Fig. 4, das fünfte der Fig. 5 und 7a. In der Serie 2 haben wir den gleichen Effekt wie in Serie 1, während Serie 3 im Gegensatz zu den beiden ersten zu einer „end to end“-Konjugation führt. Die beiden letzten Deutungen haben für mich die geringere Wahrscheinlichkeit, und zwar deshalb, weil man in dem Stadium der Doppelhanteln (Fig. 9) bisweilen mit genügender Sicherheit sich überzeugt, daß die beiden Endkugeln jeder Seite sich allmählich in den Verbindungsfaden ausziehen. Je klarer aber dies hervortritt, um so weniger stehen auf solchen Bildern die benachbarten Endkugeln unter sich in direktem Konnex. Dies weist uns darauf hin, daß

zwei Endkugeln, die ein und demselben Chromosomen zugehören, nicht nebeneinander liegen, sondern durch den Faden miteinander verbunden sind. Demzufolge sehe ich mich zu der Auffassung genötigt, daß bei *Helix pom.* eine Parallelkonjugation vorliegt. Daß im leptoten Stadium ein einheitlicher Faden mir unwahrscheinlich zu sein scheint, habe ich bereits erörtert.

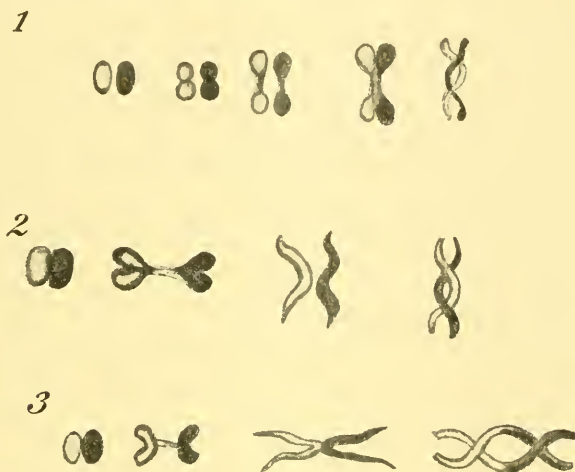


Fig. A.

Eigenartig ist nun im weiteren Verlauf die enge gegenseitige Umwindung der Chromosomen. Ich vermute, daß ihr eine allgemeinere Verbreitung zukommt, daß sie jedoch nur selten sich so sicher erkennen läßt wie bei *Helix*. Auch hier hat man bisher eine rosenkranzförmige Aufreihung von Micromeren angenommen, und man wurde anscheinend darin bestärkt durch die Beobachtung, daß beim Auseinanderweichen der Konjuganten jeder für sich in derselben Weise aus Micromeren aufgebaut zu sein scheint. Soós sagt hierüber: „The chromosomes in the next stage split. The half threads like the whole ones consist of spherical chromomeres. They are always arranged symmetrically side by side in pairs in the achromatic ground substance“ (p. 310). Nun sind diese „chromomeres“ aber nichts anderes als der Ausdruck des spiraligen Verlaufs der Einzelchromosomen (Fig. 16), der sich noch erhält, nachdem die Umschlingungen sich schon nahezu ganz wieder aufgelöst haben. Ähnliche enge Umschlingungen sind bereits in derselben und in anderen Phasen bei Pflanzen beobachtet.



Von verschiedener Seite, so von BOLLES-LEE, von v. PROWAZEK, von Soós, wird eine Längsspaltung dieser für das Bukettstadium so charakteristischen Chromosomen angegeben.

Bei *Paludina*, wo die Verhältnisse sehr ähnlich zu liegen scheinen, wird dasselbe von MEVES und POPOFF erwähnt. Ich hatte meine Präparate immer wieder daraufhin geprüft und konnte stets nur bei Heben des Tubus das durch Interferenz entstehende helle Streifenbild beobachten, das, da es naturgemäß genau über der Mitte des Chromosoms liegt und der Länge nach dieses verfolgt, sehr leicht einen Spalt vortäuschen kann. Es mag die Täuschung begünstigt worden sein dadurch, daß man in wenigen Stadien später (Fig. 16) unzweideutig ein Auseinanderweichen von Chromosomen feststellen konnte. Das Naheliegende war nun, daß diese Konjuganten vorher parallel nebeneinander lagen, und daß der helle Spalt, der unter bestimmten Bedingungen zu sehen war, als Beweis hierfür in Anspruch genommen werden dürfe.

Dabei mußte allerdings die Frage nach der Herkunft der in Fig. 16 deutlich zutage tretenden mehrfachen Umwindungen offen bleiben. Daß die Fäden, wenn sie sich voneinander zu entfernen streben, sich vorher noch einigemal umschlingen, scheint unmotiviert, und ist daher mindestens befremdend.

Daß andererseits die Gestalt der Chromosomen dieses Stadiums sehr geeignet ist derartig täuschende Beugungsbilder hervorzurufen, kann man sich aus ihrer Breitendimension und der Wellenlänge des verwendeten Lichtes berechnen, oder einfacher, man sucht unter den Nährzellen solche aus, deren Chromatinkügelchen dieselben Maße haben und man wird sich überzeugen, daß ein minimales Heben des Tubus hier stets ein kleines helles Pünktchen über dem meist eiförmig Chromatinbrocken entstehen läßt. Es sieht dann so aus, als seien all die kleinen Schollen durchbohrt.

Ich weiß zwar nicht, inwieweit die Bilder von BOLLES-LEE, von MEVES und von POPOFF mit Absicht schematisiert sind, doch darf ich wohl darauf hinweisen, daß alle 3 Autoren in gleicher Weise bei jedem Chromosom den Längsspalt eingezeichnet haben, während ein faktisch vorhandener Längsspalt doch nur bei einem geringen Teil und auch da nur streckenweise bei einer bestimmten Lage zu sehen sein würde.

Man kann sich weiter auch die Tubusstellung errechnen, bei der 3 derartige helle Streifen über dem Chromosom hinziehen, so daß dieses in 4 feine Fäden zerfallen erscheint. BOLLES-LEE hat in



Fig. 10 (1894) auch solche Bilder gegeben, die auf demselben Irrtum beruhen, wie die erst erwähnten.

Mit der Aufhebung der Konjugation verschwinden, wie wir sahen, die Chromosomen allmählich. Obwohl Soós ein Auseinanderweichen der Fäden beobachtete und demzufolge eine Parallellagerung derselben im Bukettstadium annimmt, und obwohl er die Scheinreduktion schon vor diese Periode verlegt, so kommt er dennoch zur Überzeugung, daß eine „end to end“-Verbindung stattgefunden hat, und daß der Doppelfaden durch frühzeitige Längsteilung entsteht. Nach meinen Untersuchungsergebnissen, die die Vorgänge nach der Spermatogonienteilung betreffen, müßte er also die in Fig. A3 ausgeführte Deutung annehmen. Mir selbst scheint, wie ich oben dargelegt habe, die durch A1 wiedergegebene die ungezwungener zu sein.

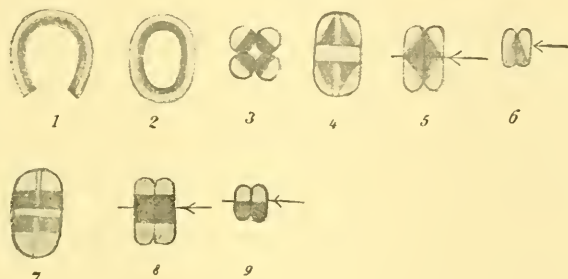


Fig. B.

Wenn die Chromosomen nach dem Ruhestadium wieder sichtbar werden, so sind sie bereits paarig angeordnet. Bevor die Ringe entstehen, sieht man, daß zwei Fäden sich eng umschlingen und sich hierbei hakenförmig krümmen. Schließt sich nun dieser Haken zum Ring, so muß jeder Querschnitt desselben beide Chromosomen enthalten. Die nun folgenden Veränderungen, die zunächst in einem Ausziehen des Ringes an zwei Enden, dann in der Bildung typischer Tetraden und endlich in dem Verwischen des Tetradenbildes und der Herausbildung von Doppelstäbchen bestehen, können — so will es zunächst scheinen — recht verschieden gedeutet werden. Wir gehen aus von Fig. B.2. Daß die 4 Bestandteile der Tetrade gemischten Charakters sein müssen, darauf weist die Entstehung mit Sicherheit hin. Zwischen Ring- und Tetradenstadium fällt nun die Teilung. In welcher Weise sie sich vollzieht, das läßt sich nur erschließen, nicht direkt beobachten: Der Aufteilung des Ringes in

vier Zentren muß wohl eine zweimalige Querteilung des Doppelchromosoms entsprechen. Eine Andeutung dieses Vorganges konnte ich an den Ringen nicht feststellen.

Die wichtigste Frage, die uns die nächsten Stadien vorlegen, ist die, ob eine derartige Umordnung denkbar ist, daß bei einer der beiden Reifeteilungen die ursprünglichen Konjuganten wieder reinlich voneinander getrennt werden. In Fig. B 7, 8, 9 habe ich einen solchen Weg illustriert, doch könnte man auf mancherlei andere Art zum selben Ziel gelangen. Alle diese Deutungsversuche scheitern aber an der Tatsache, daß der Ring (2) nicht einfach einen Doppelring darstellt, d. h. daß er nicht einfach durch Aneinanderlegen zweier Ringe entstanden ist, sondern, daß die beiden Fäden sich innig umeinander schlingen. Damit wird die Möglichkeit einer Trennung im Verlaufe der skizzierten Veränderungen zum mindesten fraglich. Und es wäre nicht einzusehen, weshalb zunächst eine so ungünstige Position geschaffen wird, falls später eine reinliche Trennung stattfinden soll.

Wenn ich die Tatsachen am ungezwungensten zu erklären versuche, so muß ich zu dem Schluß kommen, daß sowohl bei den Doppelstäbchen der ersten, sowie bei denen der zweiten Teilung jedes Einzelstäbchen gleiche Anteile von beiden Chromosomen enthält, daß wir es also mit Mixochromosomen zu tun haben.

Wir sahen, daß zuerst in der Tetradenfigur die zukünftige Teilung vorbereitet erscheint. Da aber hierbei beide Konjuganten der Länge nach in 4 Portionen geteilt werden, so kann man von einer bestimmten Reduktionsteilung bei *Helix pomatia* überhaupt nicht sprechen. Wohl findet eine Reduktion der Masse in der Weise statt, daß je zwei Chromosomen in 4 aufgeteilt werden, wobei die Teilungswirkung der beiden Teilungen genau dieselbe sein kann, ohne daß hierfür eine Kontrolle möglich wäre. Die Reduktion mit Symmixis, wie sie von SUTTON (1902, 1903) für *Brachystola* und von BONNEVIE u. a. für botanische Objekte postuliert wurde, tritt uns hier in extremster Form entgegen, insofern, als hier erstens eine innige Verschmelzung der Konjuganten zu einem einheitlichen Faden stattfindet, so wie sie auch von BONNEVIE, WINIWARTER und SAINT-MONT beobachtet wurde. Dazu kommt hier noch ein zweiter von SUTTON zuerst angeführter Faktor, der allein schon imstande ist, Symmixis hervorzurufen. Er ist darin gegeben, daß die Teilungsebene beidemale eine ganz andere ist, als die Konjugationsebene.

Diese beiden Momente sind wohl auseinander zu halten. Wir

können von einer „Konjugationssymmixis“ und einer „Teilungssymmixis“ sprechen, je nachdem sie allein durch Konjugation bedingt wird, die Teilungsebene aber wieder mit der Konjugationsebene zusammenfällt, oder aber der Teilung allein eine symmiktische Wirkung zukommt dadurch, daß sie sich in einer anderen als der Konjugationsebene vollzieht. Bei *Helix* sind beide Vorgänge vereinigt, um zu einer extremen Symmisis zu führen.

Angesichts dieser Veränderungen, die die Chromosomen erleiden, komme ich hinsichtlich der Frage, welche der beiden Reifeteilungen die Reduktionsteilung ist, zu demselben Ergebnis wie BONNEVIE (11), nämlich, daß man hier kaum mehr von einer Reduktion der Chromosomen, sondern nur von einer Reduktion der Chromosomenpartikeln reden kann, da es sich nicht entscheiden läßt, ob „die verschiedenen Chromosomenpartikel auch alle in derselben Teilung aufgeteilt werden, oder ob beide Teile gleichen Anteil haben“ (p. 237).

Die Konsequenzen, die sich hieraus bei *Helix* für die Konstitution der Chromosomen als Erbträger ergeben sind kurz folgende: 1. Da die Reduktion mit einer innigen Vermengung des Chromatins der Konjuganten verknüpft ist, so wird es unwahrscheinlich, daß die enge Umschlingung der Chromosomen im Bukettstadium lediglich einem Austausch von Anlagen d. h. einer Konjugation dienen soll, da doch diese später in viel ausgiebigerem Maße stattfindet. 2. In jedem Chromosom von *Helix* ist die ihm eigene Erbmasse mindestens zweimal in der Längenausdehnung vorhanden. 3. Die Individualität eines Chromosoms geht bei *Helix* von Generation zu Generation unter, oder: jedes Individuum hat auch in seinen Sexualzellen individuelle Chromosomen. Es kann dies nicht direkt gegen die Individualitätslehre von BOVERI angeführt werden, denn diese will nur etwas aussagen über den Kern, in dem die Chromosomen nicht konstituiert sind. Die Vorgänge bei *Helix* zeigen aber, daß ihr Geltungsbereich auch tatsächlich nicht über diese Grenzen hinaus ausgedehnt werden darf. Da die Durchmischung der Konjuganten auch für die Heterochromosomen gilt, so kann man auch bei *Helix* nicht annehmen, daß die beiden Heterochromosomen des männlichen und weiblichen Geschlechts verschieden sind.

Soós beobachtete bei *arbustorum* während der ersten Teilung, wie erwähnt, ein unpaares, kleines Chromosom, das etwas vor den anderen geteilt wird. Ich konnte etwas Ähnliches bei *pomatia* nicht finden. Wohl teilen sich die kleinen, stets doppelte Chromosomen bisweilen etwas vor den anderen durch, doch konnte ich eine Regel-

mäßigkeit nicht konstatieren. Ein kleines unpaares Chromosom suchte ich vergeblich.

Ferner gibt Soós an, daß ein Nucleolus zunächst mit in die Teilung einzutreten scheint, aber am Ende der Metaphase ins Plasma abgeworfen wird. Da nun das von mir in der ersten Teilung beobachtete Heterochromosom am Ende der Metaphase beginnt deutlich hervorzutreten — denn es kann als abseits gelegen erst erkannt werden, nachdem die übrigen eine bestimmte Ordnung eingenommen haben —, so vermute ich, daß auch bei *arbustorum* ein solches Heterochromosom vorkommt, und daß Soós sich hier wohl hat täuschen lassen, wenn er dies Gebilde als Nucleolus anspricht. Zeichnet er doch selbst in Fig. 6, Taf. 9, auf die er bei dieser Besprechung verweist, den Nucleolus in Verbindung mit zwei Spindelfasern desselben Pols. Auch die Gestalt, die für dieses Heterochromosom typisch ist — Kreuzfigur mit runden Ecken (Fig. 25) — finden wir auf der zitierten Figur an dem Nucleolus wieder. Vermutlich hat Soós keine Gelegenheit gehabt, die noch am Ende der Anaphase vorhandene Beziehung des Heterochromosoms zu den Spindelfasern (Fig. 29) zu konstatieren, so daß er leicht die Überzeugung gewinnen konnte, daß dieses Gebilde normalerweise nicht mit dem Teilungsmechanismus in Verbindung tritt. Das Erkennen des Heterochromosoms wird noch dadurch erschwert, daß in der Prophase der Teilung häufig mehrere Chromosomenpaare (1, 2 auch 3 u. 4) bereits außerhalb des Kernes gefunden werden, obwohl dieser noch gegen das Plasma abgegrenzt erscheint. Dazu kommen die Reste der Zellkoppel, die in diesen Stadien stark tingierbar sind (Fig. 24) und bei Aufsicht von oben das Aussehen eines Chromosomenpaares gewinnen können (Fig. 26). Der Nebenkern stört hier wenig, da er in seiner geringen Konzentration zu Täuschungen keine Veranlassung geben kann (Fig. 23). Somit ist ein Erkennen des Heterochromosoms in der Prophase wohl kaum möglich. Aber auch im weiteren Verlauf der Teilung können die Zellkoppel (Fig. 26) und besonders die zu Anfang der Anaphase teilweise herrschende Unordnung unter den Chromosomen immer wieder an der Regelmäßigkeit dieses Gebildes zweifeln lassen. Erst wenn der Zug der Spindelfasern die Chromosomen schön in Reihe bringt, tritt das Heterochromosom stets deutlich hervor. Eine Verwechslung derselben mit der Zellkoppel ist auf den späteren Stadien ausgeschlossen, da diese sich in zwei Chromatinbrocken teilt, die an die Peripherie der Zelle zu liegen



kommen, meist in der Nähe der Stelle, an der die Durchteilung stattfand (Fig. 29, 32).

Was nun die Art der Aufteilung des Heterochromosoms betrifft, so muß ich mich mit der Vermutung begnügen, daß für dieses Chromosomenpaar dasselbe gilt, wie für alle übrigen, d. h. also, daß die beiden Konjuganten innig vermischt sind und daß daher die zweite Teilung als eine Äquationsteilung mit Symmixis angesprochen werden darf.

Kurz bevor die Arbeit von Soós (1910) erschien, hat KLEINERT (1909) die Spermatogenese von *Helix* auf das Vorkommen von Heterochromosomen hin untersucht. Er wählte hierbei *hortensis*, *nemoralis* und *pomatia*. Da er bei *pomatia* nichts Erwähnenswertes finden konnte, habe ich die Besprechung seiner Arbeit bis hier zurückgestellt. In den Spermatogonien von *hortensis* und *nemoralis* dagegen beobachtet er unter den 48 Chromosomen 2, die die übrigen an Länge bei weitem überragen. Diese beiden konjugieren, es folgt das Bukettstadium, von dem KLEINERT direkt die Vorbereitungsstadien für die Teilungen ableitet. Auch nachdem die Tetraden gebildet sind, macht sich noch der Größenunterschied stark bemerkbar. In den beiden Reifeteilungen wird nun die große Tetrade, sowie auch alle übrigen, aufgeteilt.

Es geht hieraus hervor, daß diese 2 großen Chromosomen nicht mit dem Heterochromosom von *pomatia* verglichen werden können, da diese in den beiden Reifeteilungen in der üblichen Weise aufgeteilt werden. Vielmehr scheinen nur die Größenunterschiede, die bei *pomatia* in verschiedenen Abstufungen sich finden, dort einen extremen Grad zu erreichen. Interessant sind die Befunde von KLEINERT besonders insofern, als sie sehr klar die Konjugation der beiden gleichartigen Chromosomen erkennen lassen, und so eine weitere Stütze bieten für die Ansicht, daß je ein väterliches und ein mütterliches Element sich miteinander verbinden. Im Hinblick auf diese Frage wurde auch die Arbeit KLEINERT's von ZIEGLER angeregt.<sup>1)</sup>

Die ungleiche Verteilung eines Heterochromosoms in der Spermatogenese der stets zwitterigen *Helix* muß uns zu der Annahme führen,

1) Nachdem die Arbeit bereits in Druck sich befand, erhielt ich Kenntnis von den Ergebnissen ZARNICK's bei Pteropoden. Wie er auf der Zoologen-Versammlung in Basel mitteilte, fand er bei diesen zwitterigen Mollusken ein Geschlechtschromosom, das bei der zweiten Reifeteilung ungeteilt in eines der beiden Spermatozoen übergeht.



daß von allen Spermatozoen jeweils nur die Hälfte, nämlich die, die das Heterochromosom enthalten, befruchtungsfähig sind. Ich glaube kaum, daß sich diese Auffassung umgehen läßt. Setzen wir voraus, daß die reduzierten Eier stets die Normalzahl  $\frac{n}{2}$  Chromosomen enthalten, so müßten, falls jedes Spermatozoen zur Befruchtung gelangen kann, jeweils eine Reihe von Tieren entstehen, die nicht mehr  $n$  sondern nur  $n - 1$  Chromosomen aufweisen. Die übrigen, die noch die Normalzahl besitzen, würden Junge aus sich hervorgehen lassen, die wiederum nur zur Hälfte  $n$  Chromosomen enthalten, und in wenigen Generationen wäre die Normalzahl  $n$  verschwunden. Damit müßte entweder auch die ungleiche Teilung des Heterochromosoms sistieren. Oder aber diese Teilungsart wird beibehalten, dann müßte die Zahl  $n$  ständig sinken auf  $n - 1$ , auf  $n - 2$  usw., so daß heute *Helix* chromosomenfrei sein müßte.

Um das dauernde Bestehen einer ungleichen Verteilung zu erklären, bleiben somit nur zwei Wege übrig. Entweder unsere zu Anfang ausgesprochene Auffassung ist richtig, oder aber die Eier enthalten ebenfalls verschiedene Chromosomenzahl, und zwar  $n$  und  $n + 1$ , und die Befruchtung findet nur so statt, daß die Eier mit  $\frac{n}{2}$  von Spermatozoen mit  $\frac{n}{2}$ , und daß die mit  $\frac{n}{2} + 1$  von Spermatozoen mit  $\frac{n}{2} - 1$  befruchtet werden. Aber auch hier zeigt sich eine Schwierigkeit. Man darf nicht vergessen, daß bei *Helix* die Urkeimzellen sowohl Eier wie Samen liefern. Wenn aus dieser Urkeimzelle, wie gefordert, Eier mit  $\frac{n}{2}$  und solche mit  $\frac{n}{2} + 1$  hervorgehen sollen, so müssen wir nach allem, was wir bis jetzt über die Individualität der Chromosomen kennen, annehmen, daß die Urkeimzelle nicht nur  $n$ , sondern  $n + 1$  Chromosomen besitzt. Dies müßte sich aber wieder in der Spermatogenese bemerkbar machen. Außerdem würden aus  $\frac{n}{2} + \frac{n}{2}$  oder aus  $\frac{n}{2} + 1$  vermehrt um  $\frac{n}{2} - 1$  jeweils nur  $n$  Chromosomen entstehen. Somit wäre sowohl die Entstehung des einen überzähligen Chromosoms in der Urkeimzelle, sowie sein Verschwinden in der Spermatogenese ein Mysterium in der Geschichte der Chromosomen.

Damit kehren wir zu der zu Anfang ausgesprochenen Auffassung zurück: Nur die Hälfte aller Spermatozoen, nur die, die das

Heterochromosom enthalten, sind befruchtungsfähig. Damit bleibt die Normalzahl  $n$  für die Urkeimzellen erhalten.

Das Auftreten eines „Geschlechtchromosoms“ wirkt bei *Helix* besonders deshalb befremdend, weil es hier gar kein Geschlecht zu bestimmen gilt. Bevor wir uns dadurch verleiten lassen, diesem Gebilde eine Beziehung zur Geschlechtsbestimmung abzusprechen, müssen wir untersuchen, ob der hier zutage tretende Prozeß sich nicht einfach aus den bei anderen, getrennt geschlechtlichen Tieren beobachteten Vorgängen ableiten läßt, so daß wir annehmen dürfen, daß es sich hier nicht um eine nachträgliche spezielle Anpassung handelt.

Stellen wir im Schema den Aufteilungsmodus, wie wir ihn bei *Helix* (Fig. C 1) finden, den bei Insecten (2) anscheinend weiter verbreiteten gegenüber.<sup>1)</sup>

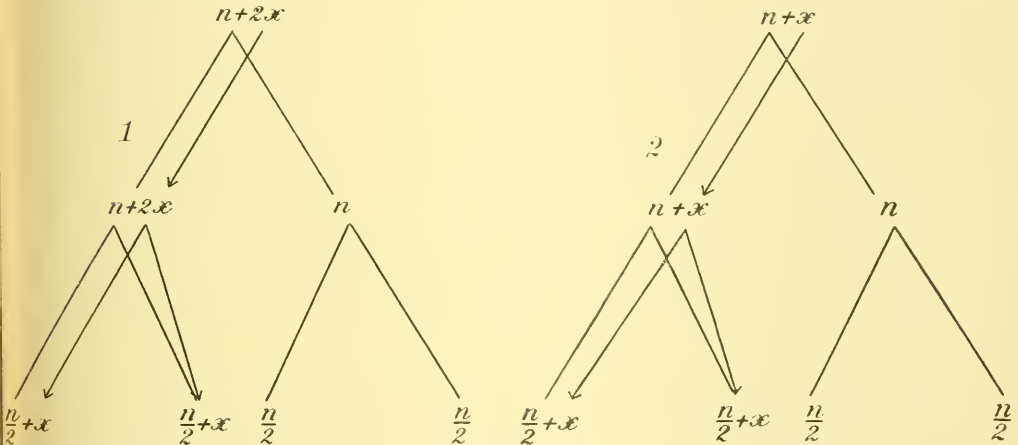


Fig. C.

Zunächst sehen wir, daß bei *Helix* an sich gar kein Grund zu ungleicher Verteilung vorliegt, da die Zahl in den Spermatocyten I. Ordnung eine gerade ist. Wenn wir nun untersuchen wollen, ob die gegenwärtigen Vorgänge sich aus anderen erklären lassen, die früher, als die Tiere noch getrenntgeschlechtlich waren, existierten, so können wir in beiden Schemata die rechte Abzweigung außer acht lassen, da sie beidemale gleich ist. Es bleibt somit nur noch zu

1) Ich nehme hier der Einfachheit wegen an, daß die zweite Teilung auch bei *Helix* reduzierend wirkt, obwohl ich oben ausgeführt habe, daß keine der beiden Teilungen allein hierfür mit Sicherheit in Anspruch genommen werden kann.

fragen, wie mag es gekommen sein, daß das Doppelchromosom in der ersten Teilung sich nicht aufteilt. Ich glaube wohl, daß sich dies leicht aus dem ursprünglichen Verhalten erklärt. Im Schema 2 haben wir ein einfaches Heterochromosom, das ungeteilt in die Spermatoocyte II. Ordnung übergeht. Durch die zwitterigen Verhältnisse wurden anormale Bedingungen insofern gesetzt, als nun das Heterochromosom doppelt und zwar gepaart auftrat. Hatte früher die Spindel die Tendenz, das unpaare Heterochromosom ungeteilt nach einem Pol zu bringen, so mag sie dies Bestreben nun auch dem Doppelchromosom gegenüber beibehalten haben. Es liegt dann in dem heutigen Teilungsmodus bis jetzt nichts Neues. Aber auch in der zweiten Teilung finden wir nichts, das sich nicht aus dem mutmaßlich früher geübten Prozeß ableiten ließe. Wurde ehemals das unpaare Chromosom in gleicher Weise verteilt, so geschieht dasselbe nun auch mit dem Doppelgebilde. Daß es sich dort um eine Äquationsteilung handelt, kann nicht in Betracht kommen, angesichts der Tatsache, daß die Spindeln beidemal gleich arbeiten. Denn das dies der Fall, geht daraus hervor, daß dem Teilungsapparat bei der Reduktionsteilung allemal ein Doppelchromosom unterschoben werden muß, um einen von dem gewöhnlichen verschiedenen Effekt zu erzielen. Bestand also in der zweiten Teilung das Bestreben, das Heterochromosom aufzuteilen, so mußte sich dies verwirklichen, gleichviel ob es unpaar oder paariger Natur war.

Damit glaube ich gezeigt zu haben, daß man hier wohl kaum von einer Neuanpassung der Heterochromosomenverteilung an die durch die Zwitternatur bedingten veränderten Verhältnisse reden darf. Obwohl trotz der neuen Bedingungen der Effekt derselbe geblieben ist, so ist es dennoch sehr wahrscheinlich, daß ohne jede bestimmt gerichtete Anpassung der heute bestehende Modus sich ohne weiteres aus dem früher existierenden entwickelt hat, dadurch, daß das akzessorische Chromosom doppelt auftrat. Wenn wir aber den Schluß ziehen wollten, daß trotz des bei veränderten Bedingungen gleichgebliebenen Endeffekts diesem ungleichen Gehalt der Spermatozoen an Chromosomen heute keine Bedeutung mehr zukommt, so wäre das doch etwas voreilig. Wir werden später sehen, daß das Heterochromosom auch hier noch als Geschlechtschromosom in Betracht kommen kann.

Es schien mir nicht unnütz, zu verfolgen, ob es sich hier um eine sekundäre Anpassung handeln konnte oder nicht, da die Be-

jahung dieser Frage weitgehendere Schlußfolgerungen zuließe. Das Resultat, zu dem ich gelangt bin, gestattet mir die Ausführung dieser Konsequenzen zu übergehen.

Aber auf etwas anderes lohnt es wohl hinzuweisen. Obwohl in den Ursamenzellen und in den Ureiern notwendig die gleiche Zahl Chromosomen vorhanden sein muß, obwohl also in beiden Keimzellen jetzt auch hinsichtlich der Heterochromosomen kein Unterschied mehr vorliegt, so bleibt dennoch eine Modifikation der spezifisch männlichen Teilungseigenart erhalten. Wenn aber die männlichen wie die weiblichen Keimzellen vor der ersten Reifeteilung denselben Bestand an Chromatin haben, und wenn erst die Teilung Ursache einer Differenz ist, so kann das Heterochromosom nicht zugleich Ursache der differenzierten Teilung sein. Das Spezifische der Spermatozytenteilung kann also nicht durch den Chromatinbestand des zu teilenden Kernes hervorgerufen werden. Es trifft sich dies mit dem Satz BOVERI's: der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt. Es lohnt wohl gerade für diesen besonderen Fall daran zu erinnern.

Zwar kann uns dies nicht weiter führen in der Frage nach der ersten Ursache der Geschlechtsbestimmung. Wohl aber zeigt es uns, daß die die Teilungsweise bedingenden Faktoren bei dem Sperma und dem Ei verschieden sind. Nachdem festgestellt ist, daß das Centrosom im Nebenkern zu suchen ist, können wir auch sagen: der Nebenkern ist für Sperma und Ei spezifisch. Es ging dies nicht schon ohne weiteres aus der späteren verschiedenen Differenzierung der beiden Elemente hervor, da man ja daran denken konnte, für diese Prozesse die Heterochromosomen in irgendeiner Weise verantwortlich zu machen. Wodurch aber bei *Helix* für die verschiedenen Keimzellen festgelegt wird, welche einen Spermatozoon- und welche einen Ei-Nebenkern erhalten soll, das entzieht sich vorderhand noch unseren Kenntnissen. ANCEL vermutet, daß die Nährzellen bei *Helix* ausschlaggebend sind. Doch ist diese Annahme nicht vollkommen einwandfrei.

Wir lassen daher diese Frage ruhen und wenden uns zu einer anderen, die ebenfalls hier anknüpft. Wenn nämlich der Nebenkern die Spezifität des Spermatozoons und des Eies bestimmt, kann ihm auch eine Wirkung bei der Bestimmung des Geschlechts des nächstfolgenden Individuums zukommen?

Ausgehend von meiner in einer früheren Arbeit (10) ausgeführten Annahme einer „inaktiven Stammanlage“ kann ich dem Hetero-



chromosom in der Ontogenese keine eigene oder direkte Wirkung vor der Urkeimzellenbildung, resp. vor der Neubildung des Nebenkernes im Bukettstadium zuschreiben. — Der erste Zeitpunkt gilt für die Aktivierung in den somatischen, der letzte für die in den propagatorischen Zellen —. Dies gibt uns ev. die Möglichkeit zu entscheiden, ob die Geschlechtsbestimmung direkte Äußerung des Heterochromosoms ist. Sind die Keimbahnzellen schon vor den genannten Stadien der Ontogenese als weiblich oder männlich zu erkennen, so ist der Nebenkern als wirkender Faktor anzusprechen. Fällt die Entscheidung erst nach der Urkeimzellenbildung, so spricht dies für das Heterochromosom. Beobachtungen, die in dieser Richtung hin verwendet werden könnten, beziehen sich hauptsächlich auf Pflanzen. Für die verschiedensten Gruppen konnte hier wahrscheinlich gemacht werden, daß das Geschlecht des zukünftigen Organismus schon in den Keimzellen zum Ausdruck kommt. Dasselbe gilt auch für einige Tiere (*Dinophilus*, *Hydatina*, *Phylloxera*).

Wenn demnach die Keimbahnzellen bereits geschlechtlich differenziert sind, so besagt dies noch keineswegs, daß das Heterochromosom in dieser Richtung bedeutungslos ist. Denn einmal nimmt es ja ebenfalls teil an der Bildung des Nebenkernes. Die Wirkung desselben schließt somit die Wirkung des Geschlechtschromosoms der vorausgehenden Generation in sich ein. Aber noch ein zweites Moment ist sehr wohl zu beachten. Wenn im Nebenkern die Entscheidung über Ei- oder Samenbildung des Embryos liegt, so braucht darin nicht auch die Bestimmung über die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere enthalten zu sein. Diese kann immer noch den Heterochromosomen zukommen, die vom Beginn der Abspaltung der Urgeschlechtszellen an aktivierungsfähig sind.

Auf das ev. Nichtbestehen einer kausalen Verknüpfung der primären und sekundären Geschlechtscharaktere in der Ontogenese hat in einer eben erschienenen Schrift BOVERI hingewiesen. Er wurde durch das von ihm selbst und SCHLEIP (11) beobachtete Vorkommen von Heterochromosomen bei der abwechselnd zwitterigen und getrennt geschlechtlichen *Rhabditis nigrovenosa* zu dieser Vermutung geführt, die den Vorzug hat, zu erklären, wie hier trotz eines Bestandes an Geschlechtschromosomen, wie er für diese Weibchen typisch ist, doch Zwitter entstehen können, wenn man nur die von anderer Seite gestützte Auffassung, daß die Zwitter ein weibliches Soma haben, zu Hilfe nimmt. BOVERI kommt dann zu dem Schluß, daß die sekundären Geschlechtscharaktere allein vom Heterochromosom



bedingt werden, die primären von anderen äußeren oder inneren Ursachen.

Wenn ich diese Anschauungen auf *Helix* übertrage und sie mit den meinigen über die Funktion des Nebenkernes und der Inaktivitätszeit der Chromosomen kombiniere, so ergibt sich folgendes: Jeder *Helix*-Embryo enthält zwei Heterochromosomen. Diese Zahl bedingt ein weibliches Soma. — HESCHELER (1900) spricht die zwitterigen Gastropoden als Weibchen mit gemischten Keimdrüsen an. — Dies erklärt uns, weshalb die Heterochromosomen bei *Helix* noch nicht ihre Bedeutung eingebüßt haben und daher nicht rudimentär werden durften. Die Zwitterdrüse verdankt ihre Entstehung einem gemischten Nebenkern. Wodurch diese Mischung entsteht, ob sie darauf zurückzuführen ist, daß bei seiner Entstehung während des Bukettstadiums nicht nur beim Ei, sondern auch beim Samen beide Heterochromosomen beteiligt sind, während bei nichtzwitterigen Formen im Samen nur ein Heterochromosom zur Nebenkernbildung beitragen kann, ob dies die Ursache ist, oder wo sie gefunden werden kann, ist nicht zu sagen.

Es ist hier noch nachzuholen, daß angenommen werden muß, daß alle Spermatozoen, die das Doppelheterochromosom nicht enthalten, unfähig sind, zu einer normalen Entwicklung zu führen. Zu dem gleichen Ergebnis kam auch MORGAN, VON BAEHR und STEVENS bei Homopteren und SCHLEIP und BOVERI bei *Rhabditis nigroviridis*.<sup>1)</sup>

Die neuesten Befunde sind zwar noch nicht geeignet, die Bedeutung der Heterochromosomen klar werden zu lassen. Dennoch geben sie uns wichtige Daten, die zur Lösung der Frage beitragen können. Wir sehen, daß aus unbefruchteten Eiern desselben Tieres, die mit demselben Chromosomenbestand ausgestattet sind, sowohl Männchen wie Weibchen hervorgehen können. Sobald aber Amphimixis auftritt, dann muß eine Änderung in der Art eintreten, daß auf irgendeine Weise das Heterochromosom aus einem Teil der Spermatozoen verbannt wird. Dies zeigt uns, daß die ungleiche Verteilung in der Spermatogenese nicht den Sinn haben kann, einen geschlechtsbestimmenden Faktor in das System hineinzubringen. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier lehren uns, daß sie seiner nicht mehr bedürfen. Aber wenn die Eier schon das Geschlecht entscheiden können, so können dies auch die Spermatozoen allein, und nun kommt es darauf an, dem einen von beiden die

1) ZARNIK bei Pteropoden.

Fähigkeit zu nehmen, oder doch so weit zu beschränken, daß die beiderseitigen Bestimmungen nicht miteinander in Konflikt geraten können. Und dies mag erreicht werden durch Verbannung eines Teiles der Erbmasse aus dem Spermatozoen. Aus einem befruchteten Ei geht also nicht deshalb z. B. ein Männchen hervor, weil das Spermatozoon kein akzessorisches Chromosom enthielt, sondern weil ein Männchen hervorgeht, deshalb konnte nur ein solches Spermatozoon zur Befruchtung gelangen. Diese Auffassung, die schon vielfach mehr oder weniger scharf präzisiert ausgesprochen wurde, darf durch die neueren Untersuchungen, wohl als gesichert angenommen werden.

Ich wende mich zu der letzten Frage, die ich hier berühren möchte, zur Bedeutung des Bukettstadiums. Es verdient besonderes Interesse nicht allein, weil mehrere Autoren hier ein Ausströmen von Chromatin in das Plasma konstatiert haben, sondern auch weil es im Mittelpunkt der Konjugationserscheinung zu stehen scheint. Daß aber in einem gegenseitigen Austausch von Teilehen zwischen Konjuganten nicht die Bedeutung dieser „Konjugation“ liegen kann, darauf habe ich schon oben hingewiesen. Einer so ausgeprägten Symmixis gegenüber, wie sie während der Reifeteilungen zustande kommt, würde eine frühere Konjugation jeden Wert verlieren. Was soll aber dann diese Vereinigung, wenn sie, wie wir bei *Helix* sahen, im Ruhestadium doch wieder zurückgebildet wird, was soll sie, wenn ihr infolge davon jede Bedeutung als Vorbereitung für die spätere Konjugation abzusprechen ist, da vor Beginn der Teilungen die gegenseitigen Umwindungen nochmal von neuem hergestellt werden müssen, was soll überhaupt in diesem Stadium die Konstituierung von Chromosomen? Die Auffassung von WOLTERECK (1898) und R. HERTWIG (1908), daß es sich hier um eine unterdrückte Teilung handelt, versagt hier ebenfalls angesichts der Tatsache, daß es sich nicht um eine Spaltung, sondern um eine Parallellagerung und Verschlingung zweier Chromosomen handelt.

Die Probleme, die hier liegen, mögen wohl noch ihrer Lösung ferne sein. Doch das eine können wir schon als sehr wahrscheinlich annehmen, daß Nebenkern, Konjugation — ob parallel oder „end to end“ bleibt sich gleich — und Bukettanordnung in direkter Beziehung zueinander stehen. Das Fehlen der beiden erstgenannten bei vorhandenem Bukettstadium, wie es BUCHNER bei

*Sagitta* beschreibt, kann nicht dagegen angeführt werden. Es mag hier eine Rückbildung vorliegen, dadurch verursacht, daß der Nebenkern durch den Kern einer Nährzelle ersetzt wurde, wie BUCHNER gezeigt hat.

Nun scheint ja so viel immer weitere Bestätigung zu erfahren, daß im Bukettstadium ein Abströmen von Chromatin ins Plasma stattfindet. Warum aber diese Emission, die zur Nebenkernbildung führt, erst die Konstituierung der Chromosomen erfordert, während wir von den somatischen Zellen gewohnt sind, daß die Emission gerade nur dann stattfindet, wenn das Chromatin im Kern zerstreut ist, für dies eigentümliche Verhalten haben wir keine Erklärung. Es scheint wohl, daß bei dieser außergewöhnlichen Form der Emission auch ein außergewöhnliches Produkt entstehen muß. Wenn ich diese Vorgänge in Verbindung bringe mit meiner anderen Orts aufgestellten Hypothese über die Keimbahnbiophoren, die durch die neueren Untersuchungen von BUCHNER, JÜRGENSEN und SCHAXEL wertvolle Stützen gewonnen hat, so halte ich es für nicht unwahrscheinlich, daß das Außergewöhnliche dieser Emission darin liegt, daß sie nicht auf die „Stammerbmasse“ übergreifen darf, sondern sich auf das für diese Emission eigens gebildete Keimbahnchromatin beschränken muß. Die beste Garantie für ein streng geregeltes Abströmen verbunden mit der Wahrung bestimmter Chromatinpartien wird aber wohl durch eine geregelte Formation der gesamten Masse, durch eine Konstituierung von Chromosomen gegeben. Dabei scheint mir die Konjugation bedeutungslos und lediglich darauf zu beruhen, daß für die Chromosomen nach der letzten Spermatogonienteilung die Tendenz gilt, zu konjugieren, sobald sie sich formieren, obwohl dies erst später vor den Reifeteilungen Bedeutung gewinnt. Damit lassen sich auch die Beobachtungen von SCHLEIP (1909) an Ostracoden vereinigen, nach denen bei den parthenogenetischen Formen statt der Konjugation zweier Chromosomen nur eine solche zwischen den durch Längsteilung entstandenen Tochterchromosomen stattfindet.

Gießen, den 1. Juli 1911.

---

### Literaturverzeichnis.

- ANCEL, P., 1902, Sur les mouvements de la chromatine et les nucléoles pendant la période d'augmentation de volume de l'ovocyte d'*Helix*, in: Arch. Zool. Exp. (3), Vol. 10, 1902.
- , 1902, Sur le Nebenkern des Spermatozyten d'*Helix pomatia*, in: Bibliogr. Anat. Nicolas, Vol. 11.
- , 1902, Sur les premières différenciations cellulaires dans la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*, *ibid.*
- , 1902, La réduction numérique des chromosomes dans la spermatogénèse d'*Helix pomatia*, *ibid.*
- v. BAEHR, W. B., 1909, Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti* mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse, in: Arch. Zellf., Vol. 3, 1909.
- BONNEVIE, K., 1911, Chromosomenstudien. III. Chromatinreifung in *Allium cepa* (♂), in: Arch. Zellf., Vol. 6, 1911.
- BOVERI, TH., 1909, Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalocephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität, in: Arch. Zellf., Vol. 3, 1909.
- , 1911, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus, in: Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg, Vol. 41, 1911.
- BUCHNER, P., 1909, Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Oogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion, in: Arch. Zellf., Vol. 3, 1909.
- , 1910, Von den Beziehungen zwischen Zentriol und Bukettstadium, *ibid.*, Vol. 5, 1910.
- , 1910, Zur Bedeutung der Heterochromosomen, *ibid.*
- , 1910, Die Schicksale des Keimplasmas der Sagittin in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Oogenese und Spermatogenese, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, 1910.

- DEMOLL, R., 1910, Zur Lokalisation der Erbanlagen, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Allg. Zool., 1910.
- , 1911, Die Spermatogenese von *Helix pomatia*, in: Zool. Anz., Vol. 37, 1911.
- GODLEWSKI, E., jun., 1897, Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von *Helix pomatia* L., in: Anz. Akad. Wiss. Krakau, No. 2, 1897.
- HAECKER, V., 1904, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung, *ibid.*, Suppl. 7, Festschr. WEISMANN.
- HERTWIG, R., 1903, Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Ctrbl., Vol. 23.
- , 1903, Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München, 1903.
- , 1908, Über neue Probleme der Zellenlehre, in: Arch. Zellf., Vol. 1, 1908.
- HESCHELER, K., 1900, Mollusca, in: A. LANG, Lehrb. vergl. Anat. wirbellosen Tiere.
- JÖRGENSEN, M., 1910, Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von *Proteus anguineus* (Grottenolm), in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 1, 1910.
- KLEINERT, M., 1909, Die Spermatogenese von *Helix* (*Tachea*) *nemoralis* und *hortensis*, in: Jen. Zeitschr. Nat., Vol. 45 (N. F. 38), 1909.
- LEE, A., BOLLES, 1895, Sur le Nebenkern et sur la formation du fuseau dans les spermatocytes des *Helix*, in: La Cellule, Vol. 11, 1895.
- , 1895, La régression du fuseau caryocinétique, *ibid.*
- , 1897, Les cinèses spermatogénétiques chez l'*Helix pomatia*, *ibid.*, Vol. 13, 1897.
- , 1902, Nouvelles recherches sur le Nebenkern et la régression du fuseau caryocinétique, *ibid.*, Vol. 20, 1902.
- , 1904, L'évolution du spermatozoïde de l'*Helix pomatia*, *ibid.*, Vol. 21, 1904.
- MEVES, F., 1902, Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an *Paludina Pygaera*, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 61, 1902.
- MORGAN, P. H., 1908, The production of two kinds of spermatozoa in Phylloxerans etc., in: Proc. Soc. Exp. Biol. Med., Vol. 5.
- , 1909, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids, in: Journ. Exp. Zool., Vol. 7.
- MURRAY, J., 1898, Nebenkern in spermatogenesis of Pulmonaten *Helix* and *Arion*, in: Zool. Jahrb., Vol. 11, Anat.
- OBST, T., 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoïden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 66, 1899.



- PLATNER, G., 1885, Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 25, 1885.
- , 1886, Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung, *ibid.*, Vol. 26, 1886.
- , 1886, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten, *ibid.*
- POPOFF, M., 1907, Eibildung bei *Paludina vivipara* und Chromidien bei *Paludina* und *Helix*, *ibid.*, Vol. 70, 1907.
- v. PROWAZEK, S., 1900, Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke, in: Arb. zool. Inst. Univ. Wien, Vol. 13, 1900.
- VOM RATH, O., 1898, Fehlen den Sexualzellen der Zwitterdrüsen von *Helix pomatia* die Centralkörper, in: Zool. Anz., Vol. 21.
- SCHAXEL, J., 1911, Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat.
- SCHLEIP, W., 1909, Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden, in: Arch. Zellf., Vol. 2.
- , 1911, Über die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum* (*Rhabdonema nigrovenosum*), in: Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br., Vol. 19.
- SOÓS, L., 1910, Spermatogenesis of *Helix arbustorum*, in: Ann. Mus. Nat. Hungarici, Vol. 8.
- STEVENS, N., 1909, An unpaired heterochromosome in the aphids, in: Journ. Exp. Zool., Vol. 6.
- SUTTON, W. S., 1902, On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*, in: Biol. Bull., Vol. 4.
- , 1903, The chromosomes in heredity, *ibid.*
- TSCHASSOWNIKOW, S., 1905, Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*, in: Anat. Hefte, Vol. 29.
- v. WINIWARDER, H. et G. SAINTMONT, 1909, Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères (chat), in: Arch. Biol., Vol. 24.
- WOLTERECK, R., 1898, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies, in: Z. wiss. Zool., Vol. 64.
- ZIEGLER, E., 1908, Die Erklärung der Mendelschen Regel, in: Zool. Anz., Vol. 33.
- ZIMMERMANN, K. W., 1891, Über den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von *Helix pomatia*, in: Verh. Anat. Ges., 1891.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren der Tafeln sind mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates mit WINKEL'S Fluorit-Hom. Imm. 1,8 und Komp. Ok. 5 bei einem Okular-Bildabstand von 44 cm gezeichnet. Nur bei Fig. 12 wurde Komp. Ok. 18 von LEITZ verwendet. Die photographischen Aufnahmen der Tafeln sind teils ebenfalls mit dem WINKEL'schen System, teils auch mit dem LEITZ'schen Apochr. 2 (Ap. 1,4) hergestellt.

#### Tafel 5.

- Fig. 1 u. 2. Letzte Spermatogonienteilung. In 1 Äquatorialplatte.
- Fig. 3. Vereinigung je zweier Chromosomen.
- Fig. 4—7. Übergang zum leptotenen Kernstadium.
- Fig. 8 u. 9. Leptotenes Stadium.
- Fig. 10 u. 11. Bukettstadium. 10b Anschnitt von 10a.
- Fig. 12. Anschnitt von 11.
- Fig. 13. Synapsisbilder = Artefakt.
- Fig. 14—18. Aufheben der Konjugation und Auflösung der Chromosomen.
- Fig. 19—24. Vorbereitungen zu den Reifeteilungen.
- Fig. 25. Erste Reifeteilung. Anschnitt.
- Fig. 26. Erste Reifeteilung mit Heterochromosom.
- Fig. 27. Etwas weiter vorgeschrittenes Stadium.
- Fig. 28. Anschnitt hiervon.
- Fig. 29. Telophase der ersten Reifeteilung.
- Fig. 30. Anschnitt dieses Stadiums.
- Fig. 31 u. 32. Zweite Reifeteilung.

## Tafel 6.

Fig. 34 u. 35. Die Konjugation geht zurück; nach dem Bukettstadium.

Fig. 36—38. Vorbereitungen zu der ersten Reifeteilung.

Fig. 39. Anschnitt der ersten Reifeteilungsspindel.

Fig. 40, 41 u. 44. Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung.

Fig. 42, 43, 45 u. 46. Die erste Reifeteilung mit dem Heterochromosom.

Fig. 47. Telophase der ersten Reifeteilung.

---

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walk.

Von

**R. Heymons** in Berlin.

Mit Tafel 7—11 und 3 Abbildungen im Text.

Bei der Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Frankfurt am Main (1909) habe ich Gelegenheit gehabt, einen kurzen Bericht über einige meiner Beobachtungen an *Hemimerus* zu geben. Dieses sonderbare *Epi-zoon*, das auf dem Körper der im äquatorialen Afrika vorkommenden Hamsterratte (*Cricetomys*) lebt und in den Verwandtschaftskreis der Dermapteren gehört, ist, wie wir seit den Untersuchungen von HANSEN wissen, vivipar. Die Embryonen werden mit Hilfe eigenartiger, an eine Placenta erinnernder Bildungen ernährt, die bei anderen Arthropoden bisher nicht bekannt geworden sind. Ich habe seinerzeit auch auf bestimmte Umstände hingewiesen, die meiner Ansicht nach die Entstehung solcher Placentarbildungen bedingt haben mögen. Bei *Hemimerus* findet sich nämlich nicht die bei den viviparen Insecten am häufigsten vorkommende Form der Schwangerschaft, die Gonochetal-schwangerschaft, wie ich sie genannt habe, bei der der Fötus seine Ausbildung erst in den ausführenden Gängen des Genitalsystems erlangt, sondern es kommt zur Ovarialschwangerschaft, bei welcher das Ei seine gesamte Embryonalentwicklung bis zur Geburt als fertiges junges Tier an Ort und Stelle in der Geschlechtsdrüse durchläuft. Im Vergleich zu anderen Insecten sind bei *Hemimerus* die Vorbedingungen für das

Zustandekommen einer solchen Ovarialschwangerschaft nicht besonders günstige zu nennen, denn als Dermaptere hat *Hemimerus* für die Versorgung der im Eierstocke heranreifenden Eizelle mit Nährmaterialien nur je eine einzige Nährzelle zur Verfügung, während andere vivipare Insecten mit Ovarialschwangerschaft (Aphiden, Cecidomyiden) je eine ganze Gruppe von Nährzellen besitzen, welche die Eizelle und damit auch den aus ihr hervorgehenden Embryo in ausgiebiger Weise mit Nährmaterialien versorgen. Die biologischen Verhältnisse sind bei *Hemimerus* als Hautbewohner derartige, daß eine vivipare Vermehrungsweise mittels Ovarialschwangerschaft unbedingt die zweckmäßigste Form der Fortpflanzung bildet, denn nur auf diesem Wege ist die Erzeugung einer reichlichen Nachkommenschaft auf dem Wirtstiere möglich, nicht aber mittels Gonochetalschwangerschaft, bei der wegen der Größe der Eier immer nur je ein einziger Nachkomme im Uterus heranreifen könnte. Eben-  
sowenig kann aber auch eine ovipare Vermehrungsweise in Betracht kommen, weil letztere bei den Dermapteren mit Brutpflege verknüpft ist, *Hemimerus* aber seine Eier wohl schwerlich auf dem Körper des Wirts unterbringen und dort bewachen könnte. Ist somit die vivipare Vermehrung mittels Ovarialschwangerschaft eine sehr zweckmäßige Einrichtung, so scheint in diesem Falle die Armut an Nährzellen in einem gewissen ursächlichen Zusammenhange mit der Entwicklung von Placentarorganen zu stehen. Letztere haben die Aufgabe, einen Ersatz für die Nährzellen zu bilden und dem Embryo die zu seiner Entwicklung notwendigen Materialien zuzuführen. In dieser Weise kann es vielleicht am ehesten verständlich erscheinen, daß bei *Hemimerus* die eigentümlichen Nährorgane zur Ausbildung gekommen sind, von denen unten eine genauere Schilderung gegeben werden soll.

Ursprünglich war es mein Plan gewesen, in der vorliegenden Arbeit nicht nur die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge zu behandeln, sondern auch meine Beobachtungen über den anatomischen Bau des *Hemimerus* möglichst in monographischer Form zu veröffentlichen. Hiervon habe ich jedoch Abstand genommen, einmal weil das mir zur Verfügung stehende Material nicht genügt hat, um alle Einzelheiten gründlich durchzuarbeiten und zweitens, weil inzwischen eine kleine Arbeit von JORDAN erschienen ist, in der bereits der anatomische Bau des *Hemimerus* in allen Hauptpunkten vollkommen richtig geschildert wurde. Somit beschränke ich mich darauf, an dieser Stelle nur meine Beobachtungen über die Geschlechtsorgane und über die Entwicklung von *Hemimerus* mitzuteilen.



Herrn Prof. VOSSELER, durch dessen Bemühungen ich in den Besitz des wertvollen Untersuchungsmaterials gekommen bin, spreche ich auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus.

### Männliche Geschlechtsorgane.

Von den männlichen Geschlechtsorganen des *Hemimerus* hat JORDAN bereits eine auch durch eine Abbildung erläuterte Beschreibung gegeben, die indessen leider nur sehr kurz ist und daher einige Punkte unangeklärt läßt. Aus diesem Grunde dürfte es vielleicht nicht unangebracht sein, wenn ich den Bauplan des männlichen Genitalsystems wenigstens in seinen Grundzügen schildere. Auf den histologischen Bau der verschiedenen zum Teil recht komplizierten Abschnitte des männlichen Systems gehe ich hierbei nicht ein. Die Hoden sind paarig entwickelt und im Abdomen rechts und links vom Darm gelegen, sie bestehen in jeder Körperhälfte aus zwei langen Schläuchen, so daß die Gesamtzahl der Hodenschläuche vier beträgt. Die zusammengehörigen beiden Hodenschläuche einer Körperseite liegen dicht nebeneinander, sind aber nicht gestreckt, sondern ähnlich wie eine Uhrfederspirale eng zusammengerollt (Fig. 16). An das hintere Ende eines jeden Hodenschlauches setzt sich ein sehr kurzes Vas efferens an. Die beiden Vasa efferentia vereinigen sich zum Vas deferens, das als feines enges Rohr nach hinten verläuft, dann aber umbiegt und neben dem Präputialsack entlang ziehend sich nach vorn fortsetzt.

An ihrem vorderen Ende erweitern sich die Vasa deferentia zur paarigen Samenblase. Es gibt demnach eine rechte und eine linke Vesicula seminalis (*ves*), die eine etwa eiförmige Gestalt besitzen. In histologischer Hinsicht sind die Samenblasen durch hohes Drüsenepithel und eine äußere Muskelschicht ausgezeichnet. Die Kerne der Epithelzellen liegen basal, im Zellplasma lassen sich Vacuolen erkennen. Es ist wahrscheinlich, daß dem in diesem Abschnitte verweilenden Sperma Drüsensecrete beigemischt werden, so daß die paarige Samenblase gleichzeitig die Rolle einer Prostata spielt. Während alle bis hierhin geschilderten Teile des Geschlechtssystems paarig sind, so schließt sich jetzt ein unpaarer Canalis seminalis (*can*) an, der durch Vereinigung der beiden Samenblasen zustande kommt. Seine Struktur gleicht derjenigen der paarigen Samenblasen. Nach einigen Windungen mündet der unpaare Samengang in einen großen unpaaren Samenbehälter (*res*) ein, der innen mit einer dünnen Chitinschicht ausgekleidet und außen

von einer Muskelschicht umgeben ist. Auf diesen Samenbehälter, der augenscheinlich als Reservoir zur Aufspeicherung des fertigen Samens dient, folgt ein unpaarer Ductus ejaculatorius (*duct*).

Letzterer beschreibt mehrere Windungen und besitzt infolge seiner derben mit Spiralverdickungen versehenen Chitinintima eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Tracheenstamme. Außen wird der Ductus ejaculatorius von einer sehr starken Muskelhülle eingeschlossen, die die eigenartigen knotigen Anschwellungen an seiner Oberfläche bedingt. In Fig. 16 sieht man den Ductus ejaculatorius in einem umfangreichen schlauchförmigen Organ, dem Präputialsack (*präp*) verschwinden, der an der ventralen Seite in der Leibeshöhle gelegen ist und sich durch mehrere Abdominalsegmente erstreckt. Bei seinem Eintritt in den Präputialsack teilt sich der unpaare Ductus ejaculatorius sofort wieder in zwei Kanäle, die beiden Penis-schläuche oder paarigen Ductus ejaculatorii, die anfänglich erweitert sind, bald aber zu engen geraden Röhren werden, die parallel nebeneinander verlaufen und sich fast durch die ganze Länge des Präputialsackes erstrecken. In Fig. 16 sind die beiden Penisschläuche nicht sichtbar, sie werden durch die Muskelwand des Präputialsackes verdeckt. In der Wand des Präputialsackes bemerkt man aber 2 laterale Chitinstäbe (*chit*), die dem ganzen Organ den notwendigen

Halt verleihen. Die beiden Penisschläuche münden nicht direkt nach außen, sondern vereinigen sich im hinteren Teile des Präputialsackes noch zu einem kurzen unpaaren und vorstülpbaren Endstück (*Penis*).

Ein Schnitt durch das letzterwähnte unpaare, noch im Präputialsack gelegene Endstück (*pen*) ist in Fig. A abgebildet. Die Epithelzellen (*ep*) dieses Endabschnitts tragen einen Besatz von kleinen kegelförmigen Chitinhöckern, die beim völligen Ausstülpen des Penis an die Außenfläche des



Fig. A. Querschnitt durch das Hinterende des Präputialsackes mit dem Penisrohr.

Copulationsorgans gelangen. An der ventralen Seite ist die Epithelschicht flach und niedrig. An der Dorsalseite ist eine Gruppe von Drüsenzellen (*dr*) sichtbar. Der Hohlraum, der das Penisrohr umgibt, ist mit Blutflüssigkeit erfüllt, in der Blutzellen (*bz*) enthalten sind, und in welcher 2 Nervenstränge (*n*) verlaufen, die den Penis innervieren.

Fig. B zeigt einen weiter vorn gelegenen Querschnitt, der die beiden getrennten Penisschläuche oder paarigen Ductus ejaculatorii getroffen hat. Auch hier fällt wieder die im Verhältnis zum Epithel sehr dicke Chitinschicht (*ch*) auf, die oberhalb einer jeden Epithelzelle einen Vorsprung bildet. Zwischen den beiden Penisschläuchen ist der Querschnitt eines von

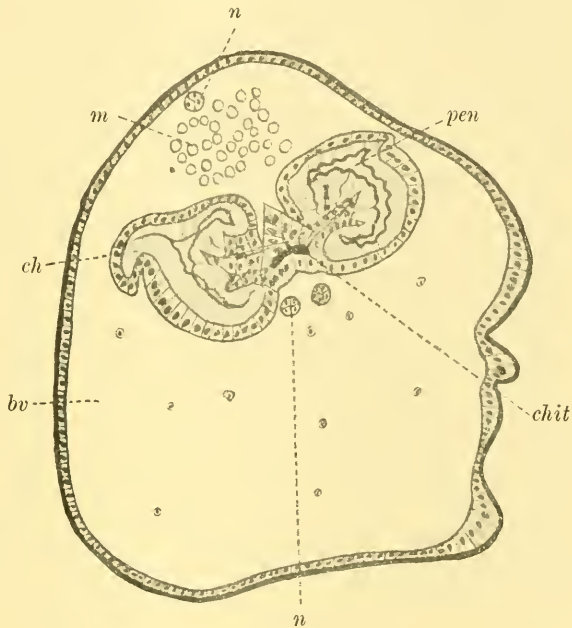


Fig. B.

Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Präputialsackes mit den beiden getrennten Penisschläuchen.

hohen Matrixzellen umgebenen Chitinrohres zu

sehen (*chit*), dessen Bedeutung, wie ich vermute, darin liegt, den Penisschläuchen, mit denen es verbunden ist, als Stütze zu dienen. Ferner erkennt man in dem umgebenden Blutraum (*bv*) verschiedene Muskelbündel (*m*), sowie zwei paarige und einen unpaaren Nerven (*n*).

Über die äußeren Geschlechtsorgane, den Penis und die asymmetrisch gestalteten Parameren haben schon HANSEN (1894) und VERHOEFF (1902) Mitteilungen gemacht. VERHOEFF erwähnt auch bereits die Geschlechtswege zum Teil, macht hierbei aber die Angabe, daß bei *Hemimerus* die Samenwege „nicht am vorderen, sondern

am hinteren Ende der Präputialsäcke in diese“ eintreten. Letzteres ist irrtümlich. VERHOEFF hat es offenbar übersehen, daß die Vasa deferentia wieder nach vorn umbiegen. Die übrigen oben von mir geschilderten Teile, der unpaare Ductus ejaculatorius, der unpaare Samengang, die unpaare und die beiden paarigen Samenblasen, welche die Samengänge aufnehmen, sind von VERHOEFF nicht genannt worden. Dagegen hat dieser Autor schon mit vollem Rechte hervorgehoben, daß gerade die männlichen Copulationsorgane von *Hemimerus* mit den gleichen Teilen der Dermapteren in ihrer ganzen Bauart eine große Übereinstimmung zeigen. Besonders wichtig als Beweis für die Dermapterennatur von *Hemimerus* ist die teilweise Paarigkeit der äußeren mit einer Chitinschicht ausgekleideten Geschlechtswege (Ektadänien). Bei den Dermapteren sind ursprünglich 2 Penes und dementsprechend auch noch 2 getrennte Penisschläuche (Ductus ejaculatorii) vorhanden, die in einem Präputialsack gelegen sind. Bei den Dermapteren kann aber durch einseitige Atrophie der äußere Geschlechtsapparat sekundär unpaar werden. Eine solche einseitige Atrophie ist bei *Hemimerus* nur durch Verkümmern der rechtsseitig gelegenen Paramere angebahnt. Das distale Ende des Copulationsorgans, der Penis, ist auch hier unpaar, und zwar infolge einer Verschmelzung der Enden des Ductus ejaculatorii, die im übrigen gerade wie bei den primitiven Dermapterenformen ihre Paarigkeit noch fast in der ganzen Länge des Präputialsackes beibehalten haben.

### Weibliche Geschlechtsorgane.

Die weiblichen Geschlechtsorgane (Fig. 1) bestehen aus zwei kammförmig gebauten Ovarien, die rechts und links neben dem Darm gelegen sind. Die Ovariolen sind streng uniserial angeordnet, sie münden in Abständen voneinander in die ventral befindlichen Oviducte ein. Die beiden Oviducte verlaufen in der Längsrichtung des Körpers im Fettkörpergewebe zwischen Darm und Körperwand und vereinigen sich hinten zu einem kurzen unpaaren Endabschnitt, der unter der verlängerten Sternalplatte des 7. Abdominalsegments ausmündet.

Die Gesamtzahl der Ovariolen in jedem Ovarium beträgt 10—12, von vorn nach hinten nehmen sie an Größe zu, so daß die vorderste Ovariolen die kleinste ist und jede der folgenden die vorhergehende an Umfang etwas übertrifft. Die vorderste Ovariolen befindet sich an



der Grenze von Meso- und Metathorax, die hinterste ist im 4. oder 5. Abdominalsegment gelegen. Die vorderste Ovariole ist mit ihrer Längsachse nahezu parallel zur Längsachse des Körpers gestellt, indem sie die direkte vordere Verlängerung des Oviducts bildet. Die dahinter folgenden Ovariolen richten sich mit zunehmender Größe immer steiler auf und münden schließlich unter Winkeln von  $60^\circ$  und darüber in den längsverlaufenden Oviduct (Fig. 1 *ovd*) ein.

Der Umfang des Ovariums hängt von dem Reifungszustande und namentlich von dem Eintritt der Schwangerschaft ab. Im letzteren Falle vergrößert sich das Ovarium in sehr erheblicher Weise, indem es nach der Körpermitte und nach hinten sich ausdehnt. Der hierbei beanspruchte Raum wird durch Resorption des Fettkörpergewebes gewonnen.

An jeder Ovariole sind in der Richtung von dem apicalen vorderen bis zu dem basalen mit dem Oviduct verbundenen Ende vier verschiedene Teile zu unterscheiden: 1. der Endfaden, 2. die Endkammer, 3. ein Eifollikel (Embryonalfollikel), 4. der Pedunculus oder stielförmige Ausführungsgang, der in den Oviduct mündet.

Ehe ich unter Berücksichtigung von Schnitten die histologischen Eigentümlichkeiten dieser Abschnitte bespreche, mag darauf hingewiesen werden, daß besondere Einrichtungen vorhanden sind, die Ovariolen in ihrer gegenseitigen Lage möglichst zu fixieren und etwaige Verschiebungen, die mit Rücksicht auf die Schwangerschaftsperiode natürlich sehr verhängnisvoll werden könnten, zu verhüten. Derartige Sicherungen sind bei *Hemimerus* um so notwendiger, als die Ovariolen nicht wie bei den meisten anderen Insekten ein kompaktes, klumpenförmiges Ovarium bilden, sondern in ansehnlichen Abständen aufeinander folgen und also innerhalb des Ovariums voneinander isoliert sind.

Die eigenartige Trennung der Ovariolen durch dazwischen befindliche Abstände ist insofern wichtig, als zur Zeit der Entwicklungsperiode jeder einzelnen Ovariole ein erhebliches Anschwellen und eine bedeutende Größenzunahme ermöglicht ist, ohne daß hierbei gegenseitige Pressungen zwischen den Ovariolen zu befürchten sind. Andererseits macht aber auch die isolierte Lage der Ovariolen ihre besondere Befestigung um so notwendiger, damit nicht störende Verschiebungen im Ovarium eintreten können. Diese für die Entwicklung wichtige Fixierung wird durch verschiedene Einrichtungen bewerkstelligt. Am apicalen Ende der Ovariolen kommt hierfür zunächst der Endfadenapparat in Betracht, welcher der Geschlechtsdrüse vorn



im Thorax den erforderlichen Halt gewähren soll. Der Endfadenapparat setzt sich zusammen aus den Endfäden der einzelnen Ovariolen (*ef*) und aus dem gemeinsamen Terminalfaden (*trm*), der durch die Vereinigung der einzelnen kurzen Ovarialfäden einer jeden Ovariole zustande kommt. Der Terminalfaden wendet sich in jeder Körperhälfte im Bereiche des Mesothorax nach der dorsomedialen Seite und läßt sich dort bis an das Pericardialseptum verfolgen, an welches er sich im Prothorax anzuheften scheint. Die Insertionsstelle selbst freizulegen, ist mir nicht gelungen, es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß an oder ganz in der Nähe der Pericardialmembran eine solche Anheftung vorhanden ist, weil die in diese Gegend führenden beiden Terminalfäden einer ziemlich kräftigen Zugwirkung widerstehen können. Eine freie Endigung der Terminalfäden zwischen den Fettkörperlappen, wie sie bei vielen anderen Insekten vorkommt, halte ich hiernach bei *Hemimerus* für ausgeschlossen.

Während der Endfadenapparat dazu dient, die terminalen Enden der Ovariolen in ihrer Lage zu erhalten, so fällt den Eiröhrenstielen, die die Verbindungen zwischen den Ovariolen und dem längslaufenden kräftig entwickelten Oviduct vermitteln, die Aufgabe zu, den basalen Abschnitten der Ovariolen einen Stützpunkt zu gewähren. Wichtiger als letztere Einrichtung ist aber eine besondere bindegewebige Schicht, welche jede einzelne Ovariole wie einen Mantel umgibt und dazu dient, die Zwischenräume zwischen den benachbarten Ovariolen auszufüllen. Dieses peritoneale Bindegewebe kommt auch bei anderen Insecten vor, doch ist es mir nicht bekannt, daß es bei anderen Formen eine ähnlich starke Entwicklung zeigt wie bei *Hemimerus*.

Das peritoneale Bindegewebe zeigt sich bei *Hemimerus* besonders kräftig im vorderen Teile des Ovariums ausgebildet. Jede Ovariole wird dort von einem kompakten Bindegewebsmantel umhüllt, der an Dicke dem Durchmesser der Ovariole gleichkommt oder diesen noch übertrifft. Weiter hinten, wo sich die ausgereiften und stark vergrößerten Ovariolen befinden, sind dagegen die bindegewebigen Hüllen sehr viel dünner und feiner geworden. Man gewinnt daher zunächst den Eindruck, daß die bindegewebigen Hüllen mit dem Wachstum der Ovarialfollikel nicht Schritt gehalten haben, sondern an den hinteren Ovariolen durch Größenzunahme der letzteren allmählich gedehnt und schließlich in eine dünne membranartige Hülle verwandelt würden. Hiernach würde also die Ver-

dämmung der peritonealen Bindegewebslage in der Umgebung der reifen hinteren Ovariolen als ein ontogenetisch späteres Differenzierungsstadium anzusehen sein, das erst infolge der Reifung eingetreten ist. Soweit meine Beobachtungen an jugendlichen Individuen gehen, habe ich dies aber nicht bestätigt gefunden, sondern immer nur beobachten können, daß die Bindegewebschicht im hinteren Teile des Ovariums stets sehr viel dünner als im vorderen ist. Die Ausbildung der Bindegewebschicht steht offenbar in Korrelation mit der Funktion der Ovariolen. Bei sämtlichen *Hemimerus*-Weibchen, die ich untersucht habe, selbst bei vollkommen reifen Tieren, waren nämlich alle in der vorderen Hälfte des Ovariums befindlichen Ovariolen klein und unentwickelt, und nur die hinteren 5 oder 6 Ovariolen waren mehr oder minder vergrößert oder enthielten bereits Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ich kann hiernach nicht daran zweifeln, daß bei *Hemimerus* in der Regel nur in den hinteren Ovariolen die Eier zur vollen Ausreifung gelangen, während die vorn gelegenen Ovariolen funktionslos bleiben. Beide Abschnitte des Ovariums, der vordere sterile und der hintere entwicklungsfähige oder bereits in Entwicklung begriffene sind aber nicht scharf getrennt, sondern gehen ganz allmählich ineinander über, indem die mittleren Ovariolen alle möglichen Übergangsstufen im Reifezustande ihrer Eier bilden.

Je weiter man nach vorn geht, desto dicker und stärker zeigen sich die bindegewebigen Hüllen der Ovariolen ausgebildet, denen offenbar die Bedeutung zukommt, die dünnen Ovariolen in dem sterilen Teil in ihrer Lage zu fixieren und damit dem ganzen Ovarium Stabilität zu verleihen.

Die Stützfunktion der Bindegewebshülle wird in erheblicher Weise durch das Tracheensystem verstärkt, das auch in hervorragendem Maße an der Umhüllung des Ovariums Anteil nimmt.

Fig. 1 zeigt, wie von dem zum 2.—6. Abdominalstigma führenden Haupttracheenstamm je ein starkes Büschel von Tracheenästen an die laterale Fläche des Ovariums herantritt. Die zahlreiche Seitenäste abgebenden Tracheenbündel umspinnen die Ovariolen, indem sie auf der bindegewebigen Hülle der letzteren sich ausbreiten und auch mit vielen kleinen capillären Ästchen in die Hülle selbst eindringen. Man kann die eingedrungenen Endästchen im Innern der bindegewebigen Schicht bis an die Außenfläche der Tunica propria die Ovariolen verfolgen. Die Tunica propria wird aber von den Tracheen nicht durchsetzt, so daß das Innere der Ovariolen keine Tracheen enthält.

Wenn auch bei anderen Insecten ebenfalls Tracheen an die weibliche Geschlechtsdrüse von den benachbarten Abdominalstigmen herantreten, so pflegt dies doch immer nur in geringem Maße der Fall zu sein und läßt kaum einen Vergleich mit dem geschilderten Verhalten bei *Hemimerus* zu. Die große Zahl und relative Stärke der Tracheenäste ist hier eine ganz ungewöhnliche. Die reiche Tracheenversorgung steht bei *Hemimerus* in engstem Zusammenhange mit der Viviparität, denn die Hauptaufgabe der zahlreichen Tracheenäste besteht natürlich darin, die Ovariolen, die während der Schwangerschaft zum Schauplatz intensiver Entwicklungsvorgänge werden, mit sauerstoffhaltiger Luft zu versorgen. Abgesehen hiervon ist es aber auch klar, daß das gesamte Tracheenflechtwerk, welches wie ein Netz das Ovarium von der lateralen Seite her umspinnt, die Stabilität und Festigkeit dieses letzteren Organs in nicht unwesentlicher Weise erhöhen muß.

Der feinere Bau der Ovariolen bietet vor Einleitung der embryonalen Entwicklungsprozesse nicht viel Bemerkenswertes. Betrachtet man zunächst die äußere bindegewebige Tunica peritonealis (Fig. 6), so läßt diese an den unentwickelten Ovariolen sehr deutlich drei verschiedene Lagen erkennen: eine äußere (Fig. 6 *per*), eine mittlere (*perm*) und eine innere Schicht (*peri*). Die erstere und letztere bestehen je aus einer einfachen Lage flacher Zellen, die an ihrer äußeren bzw. inneren Oberfläche je eine feine strukturlose Lamelle bilden. Die äußere Bindegewebslamelle dient zur Stütze der Tracheenästchen (*tr*), die sich auf ihrer Außenfläche verzweigen und sie an vielen Punkten durchbrechen. Die innere Bindegewebslamelle grenzt an die Tunica propria der Ovariolen. Zwischen diesen beiden Lamellen befindet sich eine mittlere Schicht aus lockerem Bindegewebe, in dem man Tracheenästchen verlaufen sieht. Bei den reifen, im hinteren Teile des Ovariums gelegenen Ovariolen ist der Aufbau der bindegewebigen Tunica peritonealis natürlich der gleiche, nur ist hier die mittlere lockere Schicht auf ein Minimum reduziert. Die in der Mitte gelegenen Ovariolen zeigen alle Übergänge zwischen beiden Extremen mit stark entwickelter und reduzierter mittlerer lockerer Gewebsschicht.

Endfaden, Endkammer und Eikammer (Embryonalkammer) sind außen von einer strukturlosen derben Tunica propria (Fig. 22 *tp*) umgeben. An der Grenze von Endfaden und Endkammer zeigt diese eine tiefe ringförmige Einschnürung (*ryf*), so daß sich die genannten beiden Teile immer sehr deutlich voneinander absetzen.

Diese Abgrenzung tritt um so deutlicher hervor, als der Endfaden nicht in der direkten Verlängerung der Endkammer liegt, sondern sich unter einem mehr oder minder starken Winkel abzweigt, der bei den reifen Ovariolen fast 90° beträgt. Auch zwischen Endkammer und Eikammer ist eine ringförmige Einschnürung (*rg*) der Tunica propria vorhanden.

Der Inhalt des Endfadens (*ef*) besteht aus länglichen ovoiden Kernen, die parallel zur Längsachse des Endfadens in eine gemeinsame Plasmamasse eingebettet sind. Zellgrenzen konnte ich nicht wahrnehmen. An dem apicalen Ende der Endkammer (*ap*) ist zunächst eine geringe Anzahl von 3—4 Kernen gelegen, die den Anschluß an die Endfadenkerne vermitteln. Über die Natur dieser Kerne vermag ich nichts Bestimmtes zu sagen, so daß ich es unentschieden lassen muß, ob die in Rede stehenden im apicalen Teile der Endkammer befindlichen Kerne unentwickelten Genitalzellen (Nährzellen) angehören, oder ob sie zur Kategorie der epithelialen Elemente der Geschlechtsdrüse zu rechnen sind. Man könnte vielleicht versucht sein, einen Mittelweg einzuschlagen und die fraglichen Zellkerne als „indifferente“ anzusehen, die sich noch beliebig sei es nach der einen oder der anderen Richtung hin entwickeln können, wenn es nicht im Hinblick auf andere zu derartigen Untersuchungen besser geeignete Insectenarten zweifellos wäre, daß auch bei *Hemimerus* eine Trennung in somatische Zellen oder Zellkerne und in solche Elemente, die der Keimbahn angehören, in Wirklichkeit schon längst erfolgt sein muß.

Abgesehen von der geringen Zahl der am apicalen Abschnitt der Endkammer gelegenen Kerne, über deren Natur ich nichts Bestimmtes aussagen kann, gelang es mir aber für alle übrigen Elemente derselben Klarheit über ihre Bedeutung zu gewinnen. Betrachtet man nämlich den Inhalt der Endkammer, so findet man in dieser fast ganz regelmäßig 4 größere Zellkerne, die hintereinander gelegen sind und von einer ganzen Anzahl kleinerer Kerne umgeben werden. Die kleineren Kerne (*ez*) sind Epithelzellenkerne, die größeren gehören 2 verschiedenen Gruppen an, indem der 1. und 3. Kern vom apicalen Ende der Endkammer an gerechnet dunkler und chromatinreich sind und Nährzellen (*nz*) angehören, während der 2. und 4. Kern, die wesentlich blasser (*ov*) erscheinen, Kerne von Eizellen sind. Bei einigen Ovariolen beobachtete ich in der Endkammer statt der erwähnten 4 großen Kerne 6 Kerne, nämlich



3 Nährzellenkerne und 3 Eizellenkerne, die in entsprechender Weise in alternierender Reihenfolge angeordnet waren.

Der 3. Hauptabschnitt der Ovariolen wird von dem Eifollikel (Eikammer), der mit dem späteren Embryonalfollikel identisch ist, gebildet. Das Eifollikel übertrifft an Breite und Länge schon bei den vordersten und kleinsten Ovariolen die Endkammer und gestaltet sich später im Verlaufe der Embryonalentwicklung zu dem dominierenden und allein ins Auge fallenden Hauptteil der ganzen Ovariolen um. Im Innern des Eifollikels sind die gleichen Zellenarten anzutreffen wie in der Endkammer. In dem Eifollikel (Fig. 5) finden sich vor eine apicale Nährzelle (*nz*), eine basale (dem Pedunculus näher gelegene) Eizelle (*ov*) und ferner eine periphere Schicht von Epithelzellen der sogenannten Follikelzellen (*ez*). Die auffällige Größe des Eifollikels ist in erster Linie zurückzuführen auf die starke Vergrößerung der Nährzelle, die in wenigen Ovariolen mehr als die Hälfte des gesamten Binnenraumes der Eikammer ausfüllt und an Umfang die in der Endkammer gelegenen Nährzellen wesentlich übertrifft.

An der Größenzunahme der Nährzelle ist namentlich deren Kern beteiligt, wie man besonders dann deutlich erkennen kann, wenn man die in dem Eifollikel befindlichen Nährzellen verschiedener Ovariolen miteinander vergleicht. In ein und demselben Ovarium hat man in der Reihe der aufeinanderfolgenden Ovariolen ein Bild von den verschiedenen Entwicklungsstadien der Nährzellenkerne vor Augen. In den vorderen Eifollikeln sind die Nährzellenkerne denen der Endkammer ähnlich, d. h. sie sind noch verhältnismäßig klein, rundlich und mit deutlicher Kernmembran versehen. Je weiter man nach hinten geht, desto unregelmäßiger werden die Konturen der Nährzellenkerne. Die Kernmembran wird immer undeutlicher und schwindet schließlich ganz, der Kern vergrößert sich und bekommt zackige Fortsätze (Fig. 5 *nz<sub>k</sub>*). Bemerkenswert ist auch das Verhalten der Epithelschicht bei zunehmender Reifung der Eifollikel. An der letzterwähnten Figur erkennt man, daß das Epithel im basalen Teile der Eikammer bereits stark verdickt ist, während es im apicalen Teile aus kleineren Elementen besteht. Die Verdickung im basalen Teile wird nicht nur durch Größenzunahme der Epithelzellen bedingt, sondern zahlreiche Mitosen (*mit*) lassen erkennen, daß auch die Zahl der Epithelzellen in diesem Teile in lebhafter Zunahme begriffen ist. Genau genommen ist in dem in Rede stehenden Stadium aber nicht allein eine einfache periphere



Epithelschicht vorhanden, sondern von dieser hat sich bereits eine innere aus kleineren Zellen bestehende Lage abgetrennt, die die Nährzelle umhüllt und fast völlig einschließt. Diese innere Epithellage bildet gleichzeitig eine Art diaphragmaartiger Grenzschrift (*diaph*) zwischen Eizelle und Nährzelle, welche die letzteren beiden Zellen voneinander scheidet. Da die Grenzschrift aber nicht kontinuierlich ist, sondern in ihrer Mitte zunächst noch eine Öffnung besitzt, so erklärt es sich, daß in der Mittelachse des Eifollikels doch noch eine direkte Berührung zwischen Nährzelle und Eizelle stattfinden kann. Der Eizellkern liegt in diesem Stadium noch beinahe zentral. Das Plasma der Eizelle, das bisher fast homogen war, beginnt sich jetzt zu verändern, indem an der Peripherie die ersten Fettröpfchen auftreten, die an den Schnitten als kleine Vacuolen sichtbar werden.

Einen Schnitt durch einen Eifollikel im ausgereiften Zustande zeigt Fig. 8. Der Kern der Nährzelle (*nzk*) ist mit lappigen, häufig noch sekundär verzweigten Ausläufern versehen, die sämtlich nach hinten zur Eizelle (*ov*) ausgestreckt werden. Im Plasma der Nährzelle erscheinen kleine Vacuolen. Die Eizelle hat infolge der reichlichen Ernährung an Dimension erheblich zugenommen. Sie übertrifft jetzt an Umfang die Nährzelle etwa um das Doppelte und hat diesen Größenzuwachs der Aufspeicherung von Fetttropfen in ihrem Plasma zu verdanken. Letzteres hat infolgedessen eine schaumige Struktur angenommen. Das Plasma selbst stellt jetzt nur noch ein feines Gerüstwerk dar, in dessen Maschen die Fettsubstanz eingeschlossen ist. Der Kern der Eizelle (*ovk*) hat seine zentrale Lage aufgegeben und ist wandständig geworden.

Die Epithelschicht ist in den reifen Eifollikeln ungefähr überall von gleicher Dicke, sowohl im Bereiche der Nährzelle als auch in dem der Eizelle. Die Epithelzellen sind von zylindrischer Gestalt und liegen noch größtenteils in einfacher Schicht nebeneinander. Mitosen habe ich von diesem Stadium an innerhalb des Follikel-epithels nicht mehr wahrgenommen. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß die Nährzelle von einer deutlichen selbständigen inneren Schicht, die aus kleinen Epithelzellen besteht, umhüllt wird. An der Abbildung (Fig. 8) ist zu bemerken, daß an der Herstellung der zwischen Eizelle und Nährzelle befindlichen Grenzwand sowohl die innere als auch die äußere Epithellage beteiligt sind, indem auch letztere an der erwähnten Stelle sich nach innen zur Verstärkung der diaphragmaartigen Grenzschrift fortsetzt. Auch in

diesem Stadium findet übrigens in der Mittelachse des Eifollikels eine direkte Berührung zwischen Nährzelle und Eizelle statt, die die Ernährung der letzteren von seiten der ersteren möglich macht.

Welche Art von Nährstoffen der Eizelle durch die Tätigkeit der Nährzelle übermittelt werden mögen, darüber ist man bei den Insecten über Vermutungen noch kaum hinausgekommen. Es ist namentlich an 2 Kategorien von Nährsubstanzen zu denken, einmal an fettartige Substanzen und zweitens an Eiweißkörper oder Dottersubstanzen. Bei *Hemimerus* scheint es mir ziemlich festzustehen, daß das Material für die zahlreichen Fetttropfen, die in dem Eiplasma zur Aufspeicherung gelangen, nur unter Mitwirkung der Nährzelle in die Eizelle hineingelangt sein kann, denn mit den umgebenden Follikelzellen steht die Eizelle in diesen Stadien noch nicht in engerem Zusammenhang. Die Absonderung von Dotter seitens der Nährzelle muß dagegen als ausgeschlossen gelten, weil das *Hemimerus*-Ei dotterfrei bleibt.

In den reifen Ovariolen hat sich inzwischen das Eifollikel als Ganzes sowohl gegen die Endkammer als auch gegen den Eiröhrenstiel im Innern deutlich abgegrenzt. Die Abgrenzung gegen die Endkammer wird dadurch bewirkt, daß eine Anzahl von Epithelkernen am apicalen Ende des Eifollikels sich quer zur Längsachse (Fig. 22 u. 8 *q*) stellen und damit eine Art Verschußplatte bilden, die den Inhalt der Endkammer von dem des Eifollikels trennt. Komplizierter ist die Verschußeinrichtung am basalen Ende des Eifollikels, dort wo letzteres an den Pedunculus (*ped*) angrenzt. Die dicke Tunica propria (Fig. 6 *tpr*), welche die Außenwand des Ovariolfollikels bildet, ist an der Basis des letzteren so stark eingeschnürt, daß nur eine kreisförmige Öffnung erhalten bleibt, die den direkten Kontakt zwischen dem Epithel des Pedunculus und dem Epithel des Eifollikels ermöglicht. Hinter der Einschnürung mithin weiter basal setzt sich die Tunica propria unmittelbar in die Tunica propria des Pedunculus fort und grenzt die Epithelschicht des letzteren gegen die umhüllende Muscularis (*m*) ab. Zum Verschuß der erwähnten kreisförmigen Öffnung dienen nun quer gestellte langgestreckte Epithelzellen des Eifollikels, die kontraktiler Natur zu sein scheinen und in ihrer Gesamtheit eine bikonvexe Scheibe (*sch*) bilden. Diese Scheibe dient also zum Verschuß des Eifollikels und trennt die Eizelle von dem Epithel des Ausführungsganges ab. Man kann sich leicht davon überzeugen, daß die Verschußscheibe aus zwei verschiedenartigen Teilen besteht. In dem

Teil der Scheibe, der an das Eifollikel angrenzt, finden sich langgestreckte bandförmige Zellen, deren Kerne teils wandständig in der Nähe der Tunica propria gelegen sind, zum Teil aber auch ihren Platz in dem zentralen Teile des Zellkörpers haben. Der an den Pedunculus grenzende Teil der Verschlussscheibe setzt sich dagegen aus wesentlich kürzeren Zellen mit kleineren sehr stark sich tingierenden Kernen zusammen.

Das Epithel des Pedunculus (Fig. 6) schließt sich an das Epithel der eben geschilderten Verschlussscheibe an. Während aber die Epithelzellen des Pedunculus (*pedep*) im allgemeinen gleichförmige Zellen von kubischer Gestalt sind, so zeigen sie sich an der Übergangsstelle zum Eifollikel in eigentümlicher Weise modifiziert. Das Epithel stülpt sich nämlich an der bezeichneten Stelle nach hinten in das Lumen des Pedunculus ein und bildet einen vorspringenden Rüssel, der von sukkulenten langcylindrischen Zellen zusammengesetzt wird (*pedepr*).

### Entwicklungsgeschichte.

Da mir für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nur einige wenige bereits trüchtige *Hemimerus*-Weibchen zu Gebote gestanden haben, so fehlte mir leider das Material, um die Reifungs- und Befruchtungserscheinungen des Eies verfolgen zu können und die Einzelheiten bei der Furchung festzustellen. Etwas reicher war mein Material an späteren Stadien, so daß ich trotz mancher Lücken, die durch künftige Untersuchungen noch ausgefüllt werden müssen, doch im großen und ganzen ein Bild von den embryonalen Vorgängen und namentlich von dem eigenartigen Zusammenhang zwischen mütterlichen und embryonalen Gewebsteilen bei *Hemimerus* geben kann.

### Die Anfangsstadien der Entwicklung und Bildung der Placentarorgane.

Das erste Anzeichen der beginnenden Entwicklung ließ sich an gewissen Veränderungen beobachten, die im Follikel-epithel festzustellen waren. In den unentwickelten Eifollikeln (Fig. 8 *ez*) bildet das Epithel eine einfache Schicht, deren Kerne alle ungefähr in der gleichen Ebene gelegen sind, ähnlich wie dies bei den Eifollikeln anderer Insecten der Fall zu sein pflegt. Nach erfolgter Ausreifung des Eies ordnen sich aber die Kerne in der Umgebung der letzteren in 2—3 etwas unregelmäßig übereinander befindlichen Lagen an

(Fig. 3 *pl*). Hiermit ist auch eine Vermehrung der Kernzahl verbunden, doch gelang es mir nicht, irgendwelche Kernteilungen beobachten zu können.

Jedenfalls wandelt sich das dünne einschichtige Follikelepithel in ein mehrschichtiges Follikel von ansehnlicher Dicke um, das die zentrale Eizelle in Gestalt eines dicken Mantels umgibt. Ich bezeichne diesen aus dem Follikelepithel hervorgegangenen Mantel als Follicularplacenta, denn die Bedeutung dieses verdickten Follikels besteht darin, die Ernährung des Embryos zu vermitteln, der aus der Eizelle hervorgeht.

Eine besonders lebhaftere Wucherung macht sich an den Zellen der Follicularplacenta in der Nachbarschaft der Nährzelle bemerkbar, die an dem vorderen apicalen Ende des Eifollikels gelegen ist. In Fig. 2 erkennt man, wie bereits einzelne Placentarzellen (*plv*) sich an der dünnen epithelialen Scheidewand entlang schieben, die bisher wie ein Diaphragma die Nährzelle von der benachbarten Eizelle sonderte. Die Nährzelle (Fig. 4 *cl*) wird bald von den wuchernden Placentarzellen (*plv*) umhüllt und vollkommen eingeschlossen. Hiermit ist das Schicksal der Nährzelle besiegelt. Sobald diese nämlich den Konnex mit der Eizelle eingebüßt hat, fängt sie an zu atrophieren, ihre Kernsubstanz löst sich im Zellplasma auf und bildet dann mit diesem zusammen eine einzige rundliche granulöse Masse, die anfangs noch schwach sich tingieren läßt, später aber dieses Vermögen mehr und mehr einbüßt. In dieser atrophischen Gestalt als Corpus luteum läßt sich die Nährzelle während der ganzen Entwicklungsperiode bis hinauf zu den ältesten Embryonalstadien erkennen, wobei sie unverändert ihren Platz in der Nähe des apicalen Endes des Embryonalfollikels beibehält.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß die Nährzelle bei *Hemimerus* nur und allein die Aufgabe haben kann, die heranreifende Eizelle mit Nährmaterialien zu versorgen. Nach erfolgter Ausreifung des Eies ist aber ihre Tätigkeit erschöpft und sie beginnt sofort zu degenerieren. Soweit ich mich überzeugen konnte, handelt es sich hierbei tatsächlich nur um eine Degeneration durch Auflösung des Kerns und Zusammenschrumpfen des Zelleibes, dagegen habe ich niemals beobachtet, daß irgendwelche Bestandteile von Kern oder Plasmakörper der Nährzelle direkt und in toto der Eizelle einverleibt werden ähnlich wie dies bei anderen Insecten z. B. von KAHLE (1908) für Cecidomyiden beschrieben wurde. Bei *Hemimerus* halte ich eine solche Aufnahme von Teilen der Nährzelle durch



die Eizelle auch deswegen für ausgeschlossen, weil bereits bei Beginn der Degenerationserscheinungen die genannten Zellen, Nährzelle und Eizelle, durch Placentarzellen voneinander abgesondert werden. Dagegen ist es immerhin möglich, daß gewisse Zerfallprodukte der Nährzelle von den benachbarten wuchernden Placentarzellen resorbiert werden.

Nach Ausschaltung der Nährzelle wird die Ernährung des jungen Keims nicht allein übernommen durch das erwähnte mantelförmige Placentarfollikel, welches die sich entwickelnde Eizelle einschließt, sondern hauptsächlich durch die im apicalen Teile in der Umgebung des Corpus luteum entstandene Wucherung von Placentarzellen, die dort eine kuglige Zellenmasse bilden, welche den Namen vordere Placentarmasse führen mag. Einen Schnitt durch letztere zeigt Fig. 4. Man erkennt das Corpus luteum, das innerhalb der vorderen Placentarmasse gelegen ist. Letztere besteht aus locker aneinandergefügten rundlichen Zellen, die sich deutlich unterscheiden von den langgestreckten nach der Longitudinalachse des Embryonalfollikels konvergierenden Zellen des Placentarfollikels. Die von diesem umschlossene Eizelle ist von dem Schnitt nicht getroffen worden, so daß die Figur nur die dicke Wand des Follikels (*pl*) im sagittalen Durchschnitt zeigen kann.

Ähnlich wie am Vorderende oder apicalen Pole durch lebhaftere Wucherung in der Umgebung des Corpus luteum eine vordere aus rundlichen Zellen bestehende Placentarmasse sich gebildet hat, so entwickelt sich auch basal am Hinterende des Embryonalfollikels eine ganz entsprechende Wucherung, die zur Entstehung einer hinteren Placentarmasse führt. Deutlich erkennbar ist diese hintere Placentarmasse in Fig. 3, welche einen durch die Längsachse des Embryonalfollikels geführten Schnitt darstellt. Bei diesem Schnitt wurde das ein wenig exzentrisch gelegene Corpus luteum nicht getroffen, dagegen bemerkt man sowohl die vordere (*plv*) als auch die hintere Placentarmasse (*plh*), die von den beiden Polen des Embryonalfollikels ausgehen und zapfenförmig in das Innere des letzteren hineinragen, wo sie beinahe bis zu der in Furchung begriffenen Eizelle (*ov*) reichen. Von dem mehr locker zusammengeführten Gewebe der beiden Placentarmassen unterscheidet sich auch histologisch die Region der mantelförmigen mehrschichtigen Follicularplacenta (*pl*), die einfach durch Verdickung aus dem einschichtigen Epithel des jungfräulichen Eifollikels hervorgegangen ist.

Die Entstehung der verschiedenen Abschnitte des placentaren



Gewebes ist natürlich mit lebhaften Vermehrungsvorgängen der beteiligten Zellen verbunden. Ich habe jedoch bei Untersuchung aller dieser Stadien nicht eine einzige Mitose gesehen, wohl aber sehr häufig langgestreckte, stabförmige oder auch semmelförmig in der Mitte eingeschnürte Kerne beobachtet, die ich als ein sicheres Zeichen dafür ansehe, daß die Vermehrung der Placentarzellen durch direkte Kernteilung vonstatten geht.

Bei *Hemimerus* ist nicht allein das Follikelepithel in sehr außergewöhnlicher Weise in Placentargewebe umgewandelt und hat im Zusammenhang damit histologische Veränderungen erlitten, sondern es ist gleichzeitig auch noch in einer anderen Hinsicht eine wichtige Änderung seiner Funktion eingetreten. Bei den Insecten pflegt nämlich das Follikelepithel ganz allgemein die Aufgabe zu haben, die von ihm umschlossene Eizelle mit einer cuticularen Eischale zu umgeben. Von einer Eischale ist aber bei *Hemimerus* keine Spur vorhanden, denn weder bei den unentwickelten Eifollikeln noch bei den älteren Embryonalfollikeln scheidet das Follikelepithel oder das aus ihm hervorgehende Placentargewebe irgendeine Schalenbildung in der Umgebung der Eizelle aus. Letztere bleibt also bei *Hemimerus* völlig nackt, ein Umstand, der für den ungehinderten Säfteaustausch zwischen dem Placentargewebe und dem von ihm umschlossenen Ei sowie dem späteren Embryo natürlich von größter Wichtigkeit ist.

Andrerseits kann man aber bei *Hemimerus* mit einem gewissen Recht von einer äußeren Embryonalschale oder richtiger von einer Follikularschale sprechen, denn die Tunica propria zeigt sich bei den in Entwicklung begriffenen Follikeln nicht unerheblich verdickt und stellt eine deutlich doppelt konturierte schalenartige Außenschicht an der Peripherie des Follikels dar. Ich habe den Eindruck gewonnen, daß es sich hierbei um eine sekundäre Verstärkung der Tunica propria handelt, und zwar scheint mir hierfür eine Eigentümlichkeit des placentaren Mantels zu sprechen. Man kann sich nämlich davon überzeugen, daß nicht alle Zellkerne des Placentarfollikels nach der Achse konvergieren und sich mehr oder minder senkrecht zur Oberfläche des Eies eingestellt haben, sondern daß einzelne Kerne wandständig geblieben sind und dabei zum Teil an der Peripherie des Embryonalfollikels eine abgeplattete Gestalt annehmen. Diese Kerne gehören zu Zellen, die sich offenbar an der Hauptfunktion des Placentargewebes, an der Nährfunktion, nicht oder doch wenigstens zunächst nicht beteiligen. Dagegen scheint diesen wand-

ständigen Zellen die Aufgabe obzuliegen, die an der Außenwand befindliche Tunica propria zu verstärken.

Die stark entwickelte Tunica propria (Fig. 3 *tp*) läßt sich jedenfalls als eine Schutzeinrichtung auffassen, die funktionell bis zu einem gewissen Grade die fehlende Eischale ersetzt und das Ei samt dem umgebenden zarten placentaren Nährgewebe vor Druckbeschädigungen im Mutterkörper möglichst bewahren soll.

Die Struktur des reifen Eies ist bereits oben beschrieben worden. Das schalenlose Ei enthält keinen Nahrungsdotter, dagegen ist sein Plasmakörper von zahlreichen größeren und kleineren Tropfen einer fettartigen Substanz derartig durchsetzt, daß das Plasma auf feines Maschenmark reduziert ist und nach Auflösung der Fetttropfen eine schaumige Beschaffenheit besitzt.

Die Furchung des *Hemimerus*-Eies scheint trotz des Fehlens des Nahrungsdotters keine totale zu sein, sondern sich in ähnlicher Weise wie bei den meisten anderen Insecten, z. B. wie bei den Forficuliden zu vollziehen, nur mit dem Unterschiede, daß die Furchungskerne nicht in einer gemeinsamen Dottermasse, sondern in der gemeinsamen schaumigen Plasmamasse eingebettet sind. Ich habe jedenfalls bei dem sich furchenden *Hemimerus*-Ei keinerlei Zellgrenzen oder irgendwelche Spuren von abgesonderten Zellterritorien beobachten können und glaube, daß ihr Fehlen nicht etwa durch den Erhaltungszustand meiner Präparate verursacht ist, sondern daß es bei *Hemimerus* ebensowenig wie bei *Forficula* zu einer totalen Furchung komme.

In Fig. 3 ist ein Schnitt durch ein Embryonalfollikel mit dem zentral gelegenen in Furchung begriffenen Ei abgebildet. Das fast kuglig gestaltete Ei (*ov*) ist durch die wuchernden Placentarzellen von allen Seiten 'eingengt' und erscheint dadurch relativ kleiner als die reife Eizelle in einem früheren Stadium. Die meisten Furchungskerne (*fz*) nehmen eine periphere Lage ein, einige wenige sind dem Eizentrum etwas genähert. In Größe und Form konnte ich keine nennenswerten Unterschiede zwischen den verschiedenen Furchungskernen bemerken. Die Zahl der an die Peripherie gelangten Kerne ist besonders groß an der einen Seite des Eies, die dem hinteren (basalen) Pole des Follikels zwar nicht genau entspricht, letzterem aber doch genähert ist. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die dort gelegenen Furchungskerne bei weiterer Vermehrung den eigentlichen Embryonalkörper oder Keim bilden. Die mehr in der Nähe des Eizentrums gelegenen Kerne gehören da-

gegen den embryonalen Trophocyten an. Von einer Beschreibung der weiteren Vorgänge bei der Furchung muß ich Abstand nehmen, weil meine Beobachtungen in dieser Hinsicht lückenhaft sind und die Gefahr falscher Kombinationen entstehen kann.

In Fig. 9 gebe ich ein Bild von dem Keim, der nach Ablauf der Furchung entstanden ist, sich aber noch in einem sehr jugendlichen Stadium befindet. Der Keim ist hakenförmig gekrümmt und besteht aus einem Streifen von hohen prismatischen oder keilförmig gestalteten Zellen, die in einer Schicht angeordnet sind. An den beiden Enden geht der Keimstreifen über in eine dünnere aus runden Zellen bestehende Lamelle, die als Amnion (*am*) bezeichnet werden kann. Der zwischen dem Keimstreifen und der Amnionlamelle gelegene Raum ist die Amnionhöhle (*amh*). Der dorsalen Fläche des Keimstreifens liegen wenige große Zellen (*ent*) an, deren Plasma noch ganz getreu die ursprüngliche schaumige Beschaffenheit des Eiplasmas zeigt. Diese Zellen sind Trophocyten, sie sind entstanden durch Abfurchung des Eiplasmas und Auftreten von Zellterritorien im Umkreis der schon oben erwähnten großen Trophocytenkerne. Letztere sind mit einer deutlichen Membran versehen und enthalten außer zahlreichen Chromatinpartikeln einen großen meist hohlkugelförmig gestalteten Nucleolus.

Die Trophocyten des *Hemimerus*-Keims entsprechen in jeder Hinsicht den Dotterzellen anderer Insekten, obwohl sie keinen Nahrungsdotter enthalten und ihre Natur als selbständige Zellelemente deutlich hervortritt, während die embryonalen Dotterzellen anderer Insekten in streng histologischem Sinne in der Regel nur aus Kernen zu bestehen pflegen, die in eine gemeinsame nur von dünnen Plasmasträngen durchsetzte Dottermasse eingebettet sind.

Trotz des Fehlens von Nahrungsdotter lassen sich doch bei *Hemimerus* in dem Plasma der Trophocyten gelegentlich eigenartige Einschlüsse nachweisen, die wenigstens in physiologischer Hinsicht als Reservestoffe eine ähnliche Bedeutung wie der Dotter zu haben scheinen. Es handelt sich um Einschlüsse in Gestalt kleiner ovaler lichtbrechender und krystallähnlicher Körperchen, die aus einer eiweißartigen Substanz zu bestehen scheinen. Offenbar handelt es sich um aufgespeicherte Stoffwechselprodukte, die Reservestoffe darstellen, aber nicht immer vorhanden sind, während sie sich gelegentlich schon in größerer Zahl während der Vermehrung der Furchungskerne im Eiplasma nachweisen ließen. Die Zahl der Tro-

phocyten ist eine geringe, ich habe im Durchschnitt nur 8—10 solcher Zellen gezählt.

An dem in Fig. 9 abgebildeten Schnitt sind nur 2 Trophocyten sichtbar, die die mütterliche Placenta nicht berühren, sondern von ihr durch einen Hohlraum (*v*) getrennt sind. Dieser Hohlraum, der den Namen Placentarhöhle führen mag, ist auch anderwärts zwischen dem Amnion und der Placenta sichtbar und ist nicht etwa, wie man vielleicht vermuten könnte, nur künstlich durch Schrumpfung hervorgerufen worden. Ich habe wenigstens die Placentarhöhle in diesem und den folgenden Stadien immer mit großer Regelmäßigkeit beobachtet und kann daher an ihrem normalen Vorhandensein nicht mehr zweifeln. Sie entsteht, wie ich annehme, dadurch, daß der Keim nebst dem zugehörigen Amnion in seinem Wachstum mit dem mütterlichen Placentarfollikel zunächst noch nicht Schritt hält. Hierdurch kommt im Innern des Follikels die Placentarhöhle zustande, in der ich an einigen Stellen ein feines Gerinnsel erkennen konnte, das darauf hindeutet, daß die Placentarhöhle im frischen Zustande von einer Flüssigkeit erfüllt war.

Eine nähere Betrachtung verdient auch das Amnion. Es wird bei *Hemimerus* nicht wie bei den meisten anderen Insecten von einer dünnen aus abgeflachten Zellen bestehenden Haut gebildet, sondern fügt sich aus rundlichen sukkulenten Zellen zusammen. Letztere haben bei *Hemimerus* auch nicht nur die Aufgabe, die Amnionhöhle nach außen, in diesem Falle also gegen die Placentarhöhle hin zu begrenzen, denn sehr bald entfalten diese Zellen eine aktive Tätigkeit von ganz besonderer Natur. In Fig. 9 erkennt man, wie von den ventral befindlichen Amnionzellen lange Plasmafortsätze zu den benachbarten Placentarzellen hinausgestreckt werden. Fast jede Amnionzelle entsendet dort eine Art Pseudopodium zu dem mütterlichen Follikel. Dieser Kontakt zwischen embryonalem und mütterlichem Gewebe legt jedenfalls die Vermutung sehr nahe, daß bereits in diesen frühen Stadien ein Säfteaustausch mit Hilfe der Amnionzellen vonstatten geht. Andererseits ist es natürlich auch möglich, daß die von den Amnionzellen in so großer Zahl und in so auffallender Weise entsendeten Plasmaausläufer und Zellfortsätze als Stützfasern dienen und daß ihnen hauptsächlich die Bedeutung zukommt, den im Innern des Placentarfollikels gelegenen Keim in seiner Lage zu fixieren.

In Fig. 10 ist ein Schnitt durch einen anderen in der Ent-



wicklung etwas weiter fortgeschrittenen Follikel dargestellt. In der vorderen Placentarmasse fällt zunächst das Corpus luteum (*cl*) auf, das in diesem Falle von einem kleinen vermutlich durch Schrumpfung entstandenen Hohlraum umgeben ist. Die Zellen des mütterlichen Gewebes lassen jetzt eine merkwürdige Veränderung im Vergleich zu den früheren Stadien erkennen. Sowohl in der vorderen als auch in der hinteren Placentarmasse geht eine Auflockerung und allmähliche Auflösung vor sich, so daß bald hier, bald dort spaltförmige Lücken zwischen den früher eng zusammenschließenden Zellen sichtbar werden. Abgesehen hiervon machen sich auch Unterschiede im Aussehen der Zellen bemerkbar. Diejenigen Placentarzellen, die die Placentarhöhle begrenzen, zeichnen sich im allgemeinen durch dunklere Kerne von körniger Beschaffenheit und oft recht unregelmäßigen Konturen aus. Die weiter von der Placentarhöhle entfernten Zellen haben vorläufig größtenteils noch das frühere Aussehen beibehalten. Die erstgenannten Zellen mit dunklen körnigen Kernen sind schon zum Teil in Auflösung begriffen. An verschiedenen Stellen sieht man Zellreste und Kernfragmente (*deg*), die aus der Placenta ausgestoßen werden und sich als Nährsubstanzen der Placentarflüssigkeit beimischen.

Im Vergleich zu dem großen Placentarfollikel macht der im Innern desselben gelegene Keim einen recht unansehnlichen Eindruck. Er ist sehr stark gekrümmt, fast hufeisenförmig gestaltet, seine konvexe Seite ist dem basalen Ende des Follikels zugewendet und in einigem Abstände vom Amnion umhüllt. Der entgegengesetzten konkaven Seite des Keimes fügen sich die großen entodermalen Trophocyten (*ent*) an, die bis zur vorderen Placentarmasse reichen. Letztere dürften sie in Wirklichkeit berühren, denn der schmale in Fig. 10 sichtbare Spaltraum zwischen Trophocyten und vorderer Placentarmasse ist sehr wahrscheinlich künstlich entstanden. Der Keim ist noch einschichtig. Von dem Mesoderm habe ich jedenfalls noch nichts bemerken können. Am Hinterende des Keimes ist eine Anzahl von Zellen sichtbar (*gz*), die durch das helle Aussehen ihrer Kerne gekennzeichnet sind. Ich halte diese Zellen für die Genitalanlage, weil sie genau die gleiche Lage und ein sehr ähnliches Aussehen wie die Genitalzellen anderer Insecten haben. Bei *Hemimerus* habe ich aber das weitere Schicksal der Zellen nicht festgestellt.

Über die Art und Weise, wie die Ernährung des Keimes in dem in Rede stehenden Entwicklungsstadium vonstatten geht, gibt



das Aussehen des Amnions und der Trophocyten einigen Aufschluß. Man bemerkt, wie Fig. 10 uns zeigt, daß die Amnionzellen an verschiedenen Stellen pseudopodienartige Fortsätze in die Placentarhöhle (*v*) entsenden, und daß in ihrem Plasma Vacuolen erscheinen, die wohl für das Auftreten von Fetttropfchen sprechen. Der Schluß liegt demnach sehr nahe, daß die Amnionzellen aus der Placentarflüssigkeit Substanzen entnehmen, die dann in ihrem Plasma als Reservestoffe zur Aufspeicherung gelangen. Es scheint aber nicht allein das Amnion eine derartige nutritive Funktion zu haben, denn entsprechende Vacuolen sogar noch von bedeutenderer Größe werden auch in dem Plasma der Trophocyten (*ent*) sichtbar und sind charakteristischerweise gerade dort zu bemerken, wo die Trophocyten die in Degeneration begriffene Wand der vorderen Placentarmasse ganz oder nahezu berühren. An dieser Stelle scheint demnach auch eine Aufnahme von Zerfallprodukten vor sich zu gehen, die dann später dem Embryonalkeim zugute kommen.

Das nächstfolgende Entwicklungsstadium, das von mir leider nur an etwas weniger gut erhaltenen Präparaten untersucht werden konnte, führt Fig. 11 vor Augen. Der hufeisenförmige Embryonalkörper ist größer geworden und füllt nahezu die Hälfte der Placentarhöhle aus. Der Fortschritt in der Entwicklung gibt sich auch darin zu erkennen, daß der Keim bereits zweischichtig geworden ist. Unter der oberflächlichen Ectodermis ist jetzt eine tiefere mesodermale Lage entstanden, die aber einstweilen noch unsegmentiert ist. Die Orientierung ist die gleiche wie in der vorhergehenden Figur. Das Kopfende des Embryo (*ant*), das durch verbreiterte, in dem abgebildeten Sagittalschnitt aber nicht sichtbar werdende Kopflappen ausgezeichnet ist, befindet sich ebenso wie das hintere Körperende (*k*) in der Nähe der vorderen Placentarmasse. Der von dem gekrümmten Embryonalkörper umschlossene Raum wird von den Trophocyten ausgefüllt, die an Größe etwas zugenommen haben. Ihr Plasma erscheint im Vergleich zu den früheren Stadien homogener und dichter, obwohl es immer noch Fettvacuolen enthält. Die Berührung zwischen Trophocyten und vorderer Placentarmasse ist auch jetzt noch vorhanden. Eine kleine Veränderung ist an der ventralen Seite des Follikels zu bemerken, dort kommt das mütterliche Gewebe den embryonalen Trophocyten gewissermaßen entgegen, indem es einen buckelförmigen Vorsprung (*za*) bildet. Die Grenze zwischen diesem Vorsprung und den an diesen herantretenden Trophocyten ist an manchen Stellen meiner Präparate nur sehr undeutlich, so daß die

Vermutung, daß auch an dem erwähnten Vorsprung eine Abgabe von Stoffen an die Trophocyten stattfindet, recht nahe liegt.

Wenn man sich die bis zu diesen Stadien aufzuweisende Größenzunahme der Trophocyten und ihre innige Beziehung zur vorderen Placentarmasse, sowie zu dem zapfenartigen Vorsprung der mütterlichen Follikelwand vor Augen hält, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Trophocyten ihren Namen mit Recht führen. Sie wirken gewissermaßen wie ein Schwamm, indem sie die durch Zersetzung der mütterlichen Gewerbszellen freiwerdenden Nährmaterialien aufsaugen und aufspeichern, um sie dann dem Embryo zuzuführen. In morphologischer Hinsicht sind die Trophocyten im *Hemimerus* der Dotterzellen anderer Insecten homolog, in physiologischer Hinsicht stimmen sie in ihren nutritiven Funktionen mit diesen gleichfalls im wesentlichen überein, nur mit dem Unterschied, daß die Dotterzellen das nötige Nährmaterial schon vom Beginn der Entwicklung an in Gestalt von Dotter in sich enthalten, während die dotterlosen Trophocyten des *Hemimerus* erst im Laufe der Entwicklung durch aktive Tätigkeit das Nährmaterial in sich aufnehmen müssen.

Wendet man die Aufmerksamkeit der Embryonalhülle, dem Amnion zu, so läßt auch dieses eine Veränderung im Vergleich zu den früheren Stadien erkennen. Die rundlichen Zellen der Embryonalhaut haben sich an verschiedenen Stellen vermehrt. Bald hier, bald dort sind einzelne Zellen aus dem bisherigen engen Verbande ausgetreten, die sich dem einschichtigen Amnion an seiner der Placentarhöhle zugewendeten Seite anlagern.

Wir sehen damit, daß eine zweite äußere Embryonalhaut (*ser*) in Bildung begriffen ist, die den Namen Serosa führen kann, und die durch Abspaltung von dem Amnion hergestellt wird. Die Bildung der Serosa beginnt an den beiden Körperenden, dort wo das Amnion in das Körperectoderm übergeht. Stellenweise ist hier der Bildungsprozeß ein sehr intensiver. In Fig. 11 sehen wir eine Schicht von Serosazellen, die vorn an der ventralen Seite sich dem Amnion angefügt haben, und wir beobachten ferner eine Gruppe von Serosazellen am Hinterende des Keimes (*h*). Im Aussehen unterscheiden sich die Serosazellen zunächst noch nicht von den Amnionzellen, es sind wie diese rundliche Zellen, von im wesentlichen noch embryonalem Charakter und ohne besondere Spezialisierung. Letzteres ist erwähnenswert, weil sich damit ein Unterschied im Vergleich zur Serosa anderer Insecten kundgibt. Die äußere Keimhaut, die

im allgemeinen ein Derivat des ursprünglichen Blastoderms zu sein pflegt, setzt sich bei den Insecten gewöhnlich aus sehr stark abgeflachten, zu mitotischen Teilungen unfähig gewordenen und schon stark differenzierten Zellen zusammen.

Das nächste Entwicklungsstadium ist in Fig. 12 dargestellt. Auch hier wurde der Embryo wieder im Sagittalschnitt abgebildet. Der jetzt sehr deutlich zweischichtige aus Ectoderm und Mesoderm zusammengesetzte Körper ist durch weiteres Wachstum zu einem fast kranzförmigen Gebilde geworden. Sein Hinterende hat den vorderen Teil der Placentarhöhle umwachsen und sich zur ventralen Seite umgekrümmt. Im Innern des vom Embryo umgebenen Raumes bemerkt man die entodermalen Trophocyten (*ent*). Die Kerne der letzteren sind aber verändert, denn sie haben jetzt unregelmäßige zackige Formen angenommen.

Die Veränderung in der Gestalt der Trophocytenkerne ist ein Zeichen, daß die Tätigkeit der Trophocyten als embryonale Nährzellen, auf welche oben aufmerksam gemacht wurde, sich dem Ende nähert oder bereits zum Abschluß gekommen ist.

Während die Trophocyten allmählich funktionslos werden, gewinnen die Serosazellen eine um so größere Bedeutung. Ihre Zahl hat sich inzwischen ansehnlich vermehrt, sie bilden ein lockeres Hüllgewebe, das den engen Raum, der als Rest der früheren Placentarhöhle zwischen Amnion und placentarer Follikelwand noch übrig geblieben ist, nahezu ausfüllt. Man erkennt an Fig. 32 auch deutlich, daß die Serosazellen an einzelnen Stellen Anhäufungen gebildet haben. Eine durch Vermehrung von Serosazellen entstandene Anhäufung befindet sich an der Ventralseite (*serc*), an der Stelle, wo Vorder- und Hinterende des Embryonalkörpers durch eine Lücke voneinander getrennt sind. An dieser Lücke hat die Zahl der Serosazellen derartig zugenommen, daß sie die Trophocyten von der placentaren Follikelwand gänzlich abgedrängt haben. Der zapfenförmige Vorsprung, den das mütterliche Gewebe an dieser Stelle in früheren Stadien bildete, ist bis auf eine kleine unansehnliche Verdickung verschwunden und steht infolge des Dazwischentretens der Serosazellen an keinem Punkte mehr mit den Trophocyten in Berührung. Es ist klar, daß unter diesen Umständen ein direkter Stoffaustausch zwischen dem mütterlichen Gewebe und den Trophocyten auch nicht mehr stattfinden kann. Der Konnex zwischen Follikelwand und Embryo wird statt dessen durch die Zellen der Embryonalhüllen vermittelt, denen nunmehr die wichtige Aufgabe

zufällt, die Trophocyten in funktioneller Hinsicht zu ersetzen und dem von ihnen umschlossenen Embryonalkörper die notwendigen Nährstoffe zuzuführen.

Amnion und Serosa sind demnach bei *Hemimerus* nicht Schutzhüllen, sondern stellen in erster Linie wichtige embryonale Ernährungsorgane dar, die von dem Zeitpunkt an in Tätigkeit treten, in dem die Trophocyten in das Innere des Embryonalkörpers eingeschlossen und damit funktionslos werden. Die Keimhüllen können daher bei *Hemimerus* mit dem gleichen Rechte als Trophamnion und Trophoserosa bezeichnet werden wie bei gewissen parasitischen Hymenopteren, bei denen ihnen die Aufgabe zufällt, die für den Embryo nötigen Nährsubstanzen aus der Gewebsflüssigkeit des Wirts aufzusaugen. In ganz analoger Weise kann auch der *Hemimerus*-Embryo als ein Parasit betrachtet werden, der sich auf Kosten des mütterlichen zu einer Placenta umgestalteten Follikelgewebes ernährt und als Ernährungsorgane hierbei seine Keimhüllen benutzt.

Man wird es unter diesen Umständen recht verständlich finden, daß die äußere Keimhülle sich überall möglichst eng an das mütterliche Gewebe anzuschließen sucht. Dies ist namentlich an der Stelle (Fig. 12 *za*) ersichtlich, an der in früheren Stadien das Placentargewebe buckelförmig verdickt war und wo sich auch jetzt noch der Schauplatz von einer intensiven Auflösung von Placentarzellen befindet. Ferner dringen die Serosazellen in den Winkel ein, der zwischen der zapfenartig vorspringenden vorderen Placentarmasse und der Follikelwand sich ausgebildet hat. Es ist gewiß nicht ohne Interesse, daß gerade in dieser Periode die Zelldegeneration im mütterlichen Placentargewebe rasche Fortschritte macht. Die Degeneration gibt sich auch jetzt vorzugsweise wieder an dem veränderten Aussehen der Kerne zu erkennen, die ein eigenartiges körniges Aussehen bekommen, weil das Chromatin gleichmäßig in Gestalt von zahlreichen intensiv sich färbenden Klümpchen und kleinen Brocken im Innern des Kernes sich verteilt. Später schwindet dann die Kernmembran, und schließlich treten auch Vacuolen in den zerfallenden und miteinander zusammenfließenden Zellen auf. Hiermit hat man also die typischen Vorgänge der Histolyse vor Augen.

Von der Degeneration werden in erster Linie diejenigen Zellen betroffen, die in der mantelförmigen den Embryo unmittelbar umgebenden Follikelschicht gelegen sind. Wir sehen daher in Fig. 12 die Serosa ringsum von Follikelkernen umgeben, die durch dunklen



körnigen Inhalt ausgezeichnet sind. An einigen Stellen sind diese körnigen Zellen bereits in Zerfall begriffen, und in den Spaltraum, der in der Figur oberhalb der hinteren Placentarmasse gelegen ist, sind bereits einzelne Zerfallprodukte von derartigen zugrunde gegangenen Zellen (*deg*) hineingelangt.

Aber auch in der vorderen und hinteren Placentarmasse fehlt es nicht an ähnlichen Erscheinungen. Die Zellen in diesen Placentarmassen sind, wie Fig. 7 zeigt, rundliche Elemente, die durch zahlreiche unregelmäßige Saftlücken voneinander getrennt sind und daher in ihrer Gesamtheit ein lockeres Gewebe bilden. Ihre Kerne sind im allgemeinen blasser, als die in der Wand des Follikels gelegenen Zellkerne und enthalten einen deutlichen zentral gelegenen Nucleolus. Infolge dieser Struktur sehen die Zellen in den Placentarmassen den rundlichen Zellen von Amnion und Serosa einigermassen ähnlich. Namentlich in der vorderen Placentarmasse zeigen sich aber bereits einzelne degenerierende Zellen (Fig. 7 *deg*), bei denen sich das gesamte Chromatin zu einem kompakten Klumpen zusammengeballt hat. Die Berührung zwischen den körnigen Placentarfollikelzellen und den Zellen der Keimhüllen ist stellenweise eine so innige, daß es bisweilen nicht ganz leicht gelingt, festzustellen, wo die Grenze zwischen den embryonalen Zellen des Amnions und der Serosa und den mütterlichen Placentarzellen eigentlich gelegen ist. Der Zusammenhang zwischen embryonalen und mütterlichen Gewebsschichten dürfte die Aufnahme der zerfallenden Placentarzellen durch die Zellen der Keimhüllen wesentlich begünstigen. Eine aktive Betätigung der letzteren etwa durch Aussenden von Pseudopodien oder Plasmaausläufern nach Art von Phagozyten habe ich hierbei aber nicht beobachtet.

Inzwischen hat auch die Entwicklung des von den Keimhüllen umschlossenen *Hemimerus*-Embryos Fortschritte gemacht. Ich sehe aber davon ab, die Vorgänge der Embryonalentwicklung zu schildern, denn sie bieten kaum etwas besonders Bemerkenswertes dar. Soweit wenigstens die äußerlichen morphologischen Verhältnisse in Betracht kommen, besitzt die *Hemimerus*-Entwicklung jedenfalls eine auffallende Ähnlichkeit mit den bereits für *Forficula* bekannten Entwicklungserscheinungen. Gerade wie bei *Forficula* entstehen auch bei *Hemimerus* in der oben erwähnten dorsal eingekrümmten Lage die Gliedmaßen von Kopf und Thorax. An den ersten 10 Abdominalsegmenten kommen gleichfalls paarige Gliedmaßenhöcker (Coxalhöcker) zum Vorschein. Eine Umbildung der Coxalhöcker des 1. Ab-



dominalsegments zu drüsigen Organen (Pleuropoda), die bei zahlreichen Insectenembryonen stattfindet, habe ich bei *Hemimerus* nicht beobachtet und ebensowenig konnte dies auch seinerzeit bei *Forficula* von mir festgestellt werden. Dagegen entwickelt sich ein Paar von Gliedmaßenanlagen am 11. Abdominalsegment, das bei *Hemimerus* wie bei anderen Insecten die Cerci liefert, die also auch aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen den Zangen der Forficuliden vollkommen gleichwertig sind.

Umrollung. Die innere Organisation der *Hemimerus*-Embryonen habe ich zwar nicht genauer untersucht, kann aber doch auf Grund meiner Beobachtungen sagen, daß der Bau des embryonalen Nervensystems, die Anordnung der Cölomsäckchen, die Bildung der Önoocyten und Ähnliches wiederum große Ähnlichkeit haben mit den entsprechenden Organen gleichaltriger *Forficula*-Embryonen, die ich in einer früheren Arbeit ausführlich beschrieben habe. Auch der folgende Entwicklungsverlauf stimmt hiermit überein, denn gerade wie der *Forficula*-Embryo nach der Anlage der verschiedenen Körperteile und nach der Entstehung der wichtigsten inneren Organe sich dreht und aus der dorsal gekrümmten Körperlage mittels des sogenannten Umrollungsprozesses (Blastokinese) in die entgegengesetzte Lage mit konkaver Ventralseite und konvexer Dorsalseite übergeht, so findet auch bei *Hemimerus* eine ganz entsprechende Drehung um die Körperachse statt. Das Resultat dieser Umdrehung ist, daß die ventrale Körperseite des Embryos von nun an der ventralen Follikelwand zugewendet ist, während das Kopfende des Embryos nach vollendeter Umrollung am apicalen (vorderen) Pol, und das Hinterende des Embryos am basalen (dem Pedunculus genäherten) Ende des mütterlichen Follikels gelegen ist. Diese Umdrehung ist nichts Außergewöhnliches, sondern sie ist ein bei den meisten Insectenembryonen vorkommender ganz charakteristischer Vorgang, der notwendig ist, damit die dorsalen Körperpartien des ursprünglich nur als ventraler Keimstreif angelegten Embryos auch ihrerseits zur Ausbildung gelangen können.

Bei *Hemimerus* ist die Umrollung nur in einer Hinsicht wesentlich verschieden von den Umrollungsprozessen bei *Forficula* und anderen Insecten. Fast bei allen Insecten werden nämlich bei der Umrollung die Keimhüllen zersprengt, um als nutzlos gewordene Gebilde im Innern des Nahrungsdotters aufgelöst oder anderweitig entfernt zu werden. Nach der Umrollung sind daher die Keimhüllen nur noch als Überreste, nicht mehr aber als geschlossene Membranen

erkennbar. Anders bei *Hemimerus*. Die Keimhüllen werden hier bei der Umrollung kaum in Mitleidenschaft gezogen, sondern bleiben einstweilen erhalten, weil sie bei diesem Insect als Ernährungsorgane eine wichtige Funktion besitzen.

Fötalplacenta. In Fig. 13 ist ein medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo abgebildet, bei dem die Umrollung schon nahezu beendet ist. Die geschilderte Umdrehung des Körpers ist bereits eingetreten, nur hat das Caudalende die Dorsalseite noch nicht völlig verlassen, und die, in der Fig. 13 freilich nicht sichtbaren, Cerci sind daher noch dorsalwärts umgebogen, während sie später ventralwärts eingebogen und mit ihren distalen Enden nach vorn gerichtet sind.

Bemerkenswert ist die weitere erhebliche Verdünnung der Follikelwand (Follicularplacenta), die sich nach der Umrollung geltend macht. Die Verdünnung der Follikelwand ( $\rho$ ) ist zum Teil das Resultat des bereits oben erwähnten Zellenzerfalls, zum Teil wird sie auch auf mechanischem Wege durch die Größenzunahme des Embryos bedingt, die eine Dehnung und damit auch eine Verdünnung der Follikelwand zur Folge hat. Am dünnsten ist die Follikelwand in der Mitte geworden, offenbar weil dort der von innen wirkende Druck des sich vergrößernden Embryos am stärksten sich geltend macht. In der Mitte sind daher die Follikelzellen zu flachen Elementen geworden, während vorn und hinten noch größere und höhere Zellen erhalten geblieben sind. Soviel ist jedenfalls klar, daß das mantelförmig den Embryo nebst seinen Hüllen umschließende Follikel als placentares Nährorgan kaum noch eine Rolle spielen kann, denn für diese Aufgabe ist es bereits zu stark verbraucht und zu zellenarm geworden. Als Nährorgane kommen jedoch auch nach der Umrollung sowohl die vorderen als auch die hintere Placentarmasse noch in sehr wesentlicher Weise in Betracht. Allerdings läßt es sich nicht verkennen, daß auch diese beiden mütterlichen Gewebspartien schon bedeutend kleiner geworden sind. Die zahlreichen Zerfallerscheinungen der Zellkerne, die in einem Plasmabrei sich auflösen, lassen keinen Zweifel an der rapide vor sich gehenden histolytischen Zersetzung der Placentarmassen übrig.

Wie schon oben erwähnt wurde, stehen nun die mütterlichen Placentarmassen sowohl vorn wie hinten mit den angrenzenden Teilen der Embryonalhüllen im Zusammenhange. Die letzteren haben sich dort zu einem lockeren schwammigen Gewebe umgewandelt, das

man mit einem gewissen Rechte als kindliche oder fötale Placenta bezeichnen kann. Eine solche Fötalplacenta (Fig. 13 *pla*, *pls*) ist besonders vorn am Kopfende des Embryos entwickelt und steht dort mit der vorderen mütterlichen Placentarmasse in Verbindung. Eine ähnliche wenn auch wesentlich kleinere Fötalplacenta zeigt aber auch am Hinterende, wo sie an die hintere, bereits stärker aufgebrauchte mütterliche Placentarmasse angrenzt. Fötales und mütterliches Placentargewebe hängen sehr innig zusammen. Gerade wie in den früheren Stadien die Berührung zwischen den Embryonalzellen der Keimhüllen und den mütterlichen Placentarzellen auf einen Säfteaustausch schließen ließ, so wird man auch nicht daran zweifeln dürfen, daß nach der Umrollung die durch den Zerfall der mütterlichen Placentarzellen frei werdenden Stoffe von den fötalen Placentarzellen aufgenommen und aufgesogen werden.

An der Bildung der in Rede stehenden fötalen Placentarbildungen sind beide Keimhüllen, sowohl die Serosa als auch das Amnion beteiligt. Im ganzen betrachtet besteht die Serosa aus einer einfachen Schicht, die von großen sukkulenten Zellen gebildet wird. An den Stellen wo die Serosa sich zur Fötalplacenta (*pls*) umgestaltet, ordnen sich ihre Zellen in mehreren unregelmäßig gelagerten Schichten an. Ähnlich verhält es sich mit dem Amnion, dessen Zellen sich durch kleine Kerne von den Serosazellen unterscheiden und in der Umgebung des Embryonalkörpers auch in einer Schicht angeordnet sind. Im Bereiche der Fötalplacenten ist das Amnion (*pla*) gleichfalls mehrschichtig, und der von der Serosa und dem Amnion gebildete Anteil der Fötalplacenta stehen miteinander in unmittelbarem Zusammenhang und bilden eine gemeinsame schwammige Masse.

Die erste Andeutung der Fötalplacenta ist in der S. 165 erwähnten Anhäufung von Serosazellen zu erblicken (Fig. 12 *serc*), die an mehreren meiner Schnitte dort auch noch mit dem Amnion in Verbindung geblieben sind. Abgesehen davon, daß hier eine scharfe Grenze zwischen Serosa und Amnion fehlt, so ist auch die Beteiligung des letzteren an der Bildung der Fötalplacenta meines Erachtens deswegen anzunehmen, weil die inneren Zellen der Placenta im Aussehen Amnionzellen gleichen.

Umgeben wird der Embryo (Fig. 13) von der Amnionhöhle, die auch nach der Umrollung als ein mit Flüssigkeit erfüllter und zwischen dem Embryo und dem Amnion gelegener Raum (*amh*) noch erkennbar ist. Das Amnion steht an einer nachher noch näher zu

beschreibenden Stelle mit dem Ectoderm des Embryonalkörpers noch immer im Zusammenhang.

Wendet man sich zu einer Betrachtung des Embryos selbst, so ist hervorzuheben, daß bei der Umrollung die lateralen Körperwände nach der Dorsalseite emporwachsen und dort die Bildung der Rückenpartie veranlassen. Es kommt somit in diesem Zeitpunkt zu einem dorsalen Verschuß des Körpers. Nur in der Gegend des Hinterkopfes schließt sich bei *Hemimerus* das Ectoderm vorläufig noch nicht, sondern geht zunächst noch in das Amnion über. Ich kann darauf verzichten, eine genaue Beschreibung von dem *Hemimerus*-Embryo in diesem Stadium zu geben, weil er eigentlich in allen wesentlichen Punkten seiner Organisation mit einem gleichaltrigen *Forficula*-Embryo fast vollständig übereinstimmt. Die wenigen Eigentümlichkeiten, die sogleich noch näher erklärt werden sollen, sind wieder als spezielle Anpassungen an die Entwicklung im Mutterkörper anzusehen. Zum leichteren Verständnis des in Fig. 13 abgebildeten medianen Sagittalschnitts sei nur bemerkt, daß der Schnitt fast das gesamte Nervensystem des *Hemimerus*-Embryos getroffen hat, das sich wie bei *Forficula* aus Gehirn, Subösophagealganglion und den 3 Thoraxganglien sowie 10 Abdominalganglien zusammensetzt. Von den Abdominalganglien ist das vorderste dem letzten Thoraxganglion schon sehr genähert, während die 3 hintersten Abdominalganglien schon zum Teil miteinander verschmolzen sind. Der weite Hohlraum (*es*), der sich im Embryonalkörper oberhalb (dorsal) vom Bauchmark befindet, ist ein Bestandteil der primären Leibeshöhle, der mit Blutflüssigkeit gefüllt ist und Blutzellen im Innern erkennen läßt. Ein derartiger Blutraum von größerer oder geringerer Ausdehnung kommt bei den Insecten ganz allgemein vor und wurde von mir als Epineuralsinus beschrieben. Man bemerkt weiter in Fig. 13 zwei große schlauchförmige Darmabschnitte, Stomatodäum und Proctodäum, die von den beiden Körperenden ausgehen und den Epineuralsinus sowohl vorn als auch hinten begrenzen. An die proximalen geschlossenen Enden des Stomatodäums und Proctodäums fügt sich der Mitteldarm (*md*) an, der seinerseits die dorsale Begrenzung für den Epineuralsinus abgibt. Die Wand des Mitteldarms wird von einer dünnen kontinuierlichen Epithelschicht gebildet, die mit der Epithelschicht des Vorderdarmes und Enddarmes im Zusammenhang steht. Im Lumen des Mitteldarmes erkennt man die großen Trophocyten (*ent*) mit ihren schon in Auflösung begriffenen unregelmäßig gestalteten Kernen, die Kernmembran ist bereits ver-



schwunden. das Chromatingerüst ist in zahllose kleine Klümpchen und Körnchen zerfallen, die in dem Zellplasma sich verteilen. Den Epithelzellen des Mitteldarmes fällt die Aufgabe zu, die Trophocyten, die in folge der Entwicklung anderweitiger Nährorgane überflüssig geworden sind, zu resorbieren, damit ihre Bestandteile dem übrigen Organismus zugute kommen können. Dieses Schicksal, das die Trophocyten bei *Hemimerus* finden, ist in keiner Weise überraschend, denn bei *Forficula* und den Orthopteren werden die den Trophocyten homologen Dotterzellen gleichfalls in das Innere des Mitteldarmes eingeschlossen, um dort schließlich verdaut zu werden.

Kopfblase. Wenn die bisher geschilderte Organisation des *Hemimerus*-Embryos keine besonderen Eigentümlichkeiten zeigt, so verdient doch noch ein kleines blasenförmiges Divertikel (*vs*) erwähnt zu werden, das sich dorsal am Kopf des Embryos vorfindet und in die embryonale Placenta hineinragt. Die Wand dieser Vesicula cephalica oder Kopfblase besteht anfänglich nur aus Amnionzellen, die epithelial angeordnet sind und am Hinterkopf in das Körperectoderm übergehen. An dieser Stelle ist also zunächst noch ein direkter Zusammenhang zwischen dem Körpergewebe des Embryos und der Fötalplacenta (Trophamnion) vorhanden, ein Zusammenhang, der sich dadurch erklärt, daß an einer kreisförmigen Stelle des Hinterkopfes sich das Körperectoderm noch nicht geschlossen hat, worauf bereits oben aufmerksam gemacht wurde.

Einen etwas genaueren Aufschluß über die Kopfblase gibt der in Fig. 15 dargestellte Transversalschnitt, der ziemlich weit vorn noch im Bereiche der vorderen Placentamasse durch einen anderen in der Entwicklung etwas weiter fortgeschrittenen Follikel geführt wurde. Der Innenraum der hohlen Kopfblase zeigt sich von einer zarten Membran ausgekleidet, die gleichsam wie eine dünne Tapete das als Wand dienende Amnion inwendig bedeckt. Verfolgt man diese Membran weiter, so kann man sich leicht davon überzeugen, daß sie sich von der Kopfblase aus in den Kopf fortsetzt und dort in eine äußerst zarte mesodermale Schicht übergeht, die einen im Hinterkopf gelegenen Blutraum begrenzt. Dieser Blutraum ist deswegen von Wichtigkeit, weil er an seinem Hinterende mit dem Vas dorsale bzw. mit dem Herzen im Zusammenhang steht. Die in Rede stehende von einer zarten Membran umhüllte Kopfblase ist demnach weiter nichts als ein nach vorn gerichtetes Divertikel des cephalen Blutraumes. Hiermit erklärt es sich, daß die Vesicula cephalica stets



mit Blutflüssigkeit gefüllt ist, und daß in ihr gelegentlich auch Blutzellen zu finden sind.

Da das Rückengefäß in diesem Stadium schon mit einer sehr kräftigen Muscularis ausgestattet ist, so ist sehr wahrscheinlich, daß bereits eine Blutzirkulation im Körper des Embryos vorhanden ist. Den Verlauf des Blutstromes wird man sich etwa folgendermaßen vorstellen dürfen. Durch eine Kontraktionswelle, die am Hinterende des Herzens beginnt, wird das Blut nach vorn bis in den cephalen Blutraum getrieben und strömt von diesem in die Kopfblase, die es bis oder nahezu bis zum Maximum ausdehnt. In der Pause zwischen zwei aufeinanderfolgenden Blutstößen wird das Blut, wie ich annehme infolge der Elastizität der die Kopfblase auskleidenden Membran in den Kopf zurückfließen und dabei, da es wegen des Vorhandenseins der Herzklappen nach rückwärts nicht ausweichen kann, in die Bluträume des Vorderkopfes einströmen, aus denen es dann durch den Druck der nachfolgenden Blutstöße getrieben in den Epineuralsinus und schließlich in die übrigen Teile der Leibeshöhle gelangt.

Bei seinem Aufenthalte im Innern der Kopfblase hat das Blut hinreichend Gelegenheit, sich mit Nährstoffen zu bereichern, denn die dünnwandige Kopfblase ragt mitten in das lockere Gewebe der Fötalplacenta hinein, der die Nährstoffe von der in Zerfall begriffenen mütterlichen Placenta unmittelbar zugeführt werden. Der in Fig. 15 dargestellte Schnitt veranschaulicht diese Verhältnisse recht deutlich. An der Peripherie des Schnittes sind die körnigen dunklen Zellen der mütterlichen Placenta (*pl*) zu sehen, deren Kerne stellenweise schon zu unregelmäßigen Komplexen zusammengefloßen sind. Weiter innen folgt die Fötalplacenta, zunächst aus den großen plasmareichen Serosazellen (*pls*) bestehend, an die sich noch weiter zentralwärts die breite Schicht der Amnionzellen anfügt, die ein lockeres schwammiges Gewebe (*pla*) bilden, dessen Lücken von einer eiweißhaltigen Flüssigkeit erfüllt sind. Dieser innerste von Nährstoffen durchtränkte Teil der Fötalplacenta umschließt die zentral gelegene Kopfblase (*vs*). Um eine möglichst genaue Vorstellung von der für die Ernährung während der späteren Embryonalperiode so wichtigen Kopfblase zu bekommen, habe ich einen Fötus aus dem Follikel herausgeschält und dabei auch die Kopfblase von der Placenta losgelöst. In Fig. 19 ist eine Abbildung von dem Präparat gegeben. Der Körper ist in dieser Periode schon mit einer dünnen Chitinschicht bedeckt. Der hintere Teil des Abdomens zeigt sich

ventralwärts nach vorn eingebogen (Caudalkrümmung), so daß jetzt die beiden Cerci nach vorn gewendet sind und zwischen den Antennen sich befinden. Es ist dies die definitive Körperlage, die bis zur Geburt beibehalten wird. Die Kopfblase entspringt an der Oberseite des Kopfes genau in der Medianlinie. In der Seitenansicht ist sie übrigens nicht in ihrer ganzen Länge zu erkennen, weil ihr basaler Teil durch die Wölbung des Körpers verdeckt wird.

Fig. 14 zeigt die Kopfblase in einem ungefähr gleichaltrigen Embryo im Sagittalschnitt. Die Kopfblase tritt aus einer am Hinterkopf gelegenen Öffnung hervor, deren Rand von der Hypodermis (*ek*) begrenzt wird. Diejenigen Hypodermiszellen, die die Öffnung umgeben, sind von hoher, zum Teil von zylindrischer Gestalt und unterscheiden sich damit wesentlich von den übrigen flachen Zellen des Hypodermisgewebes. Die mit Blut prall gefüllte Kopfblase, in deren Innern einige Blutzellen zu erkennen sind, ragt mit ihrer Wölbung vorn in die Fötalplacenta hinein. Der Zusammenhang zwischen Kopfblase und Rückengefäß ist in Fig 14 nur aus dem Grunde nicht zu erkennen, weil der abgebildete Schnitt in etwas schräger Richtung geführt war. An der Fötalplacenta sind die oben bereits näher beschriebenen Abschnitte, der von dem Amnion herrührende schwammartige innere Teil (*pla*) und der von den plasmareichen Serosazellen gebildete äußere Teil (*pls*) zu erkennen. Letzterer steht mit der mütterlichen Placenta (*plv*) im Zusammenhange, an der die Histolyse in vollem Gange ist. Soweit die zellige Struktur in der mütterlichen Placenta noch erhalten ist, haben die Zellkerne schon sämtlich die charakteristische granulöse Beschaffenheit angenommen und tragen damit deutlich das Zeichen der beginnenden Nekrose. An anderen Stellen trifft man zusammengeflossene Plasmamassen an, in denen nur noch unregelmäßige Kernbrocken und Chromatinpartikel enthalten sind.

Die folgenden Stadien bieten für die hier interessierenden Verhältnisse wenig Bemerkenswertes. Auffallend ist nur, daß die Verdünnung des mütterlichen Follikels sehr rasche Fortschritte macht. Vom Vorderende abgesehen, an dem die vordere Placentarmasse immerhin noch recht ansehnlich ist, schrumpft die mütterliche Follikelwand zu einer ganz dünnen Lamelle zusammen. Der Innenseite dieses flachen Follikelepithels liegen einige abgeplattete Zellen an, die die Überreste der embryonalen Serosa und des Amnions darstellen. Die Gestalt dieser Zellen zeigt Fig. 21. Serosa und Amnion gehen am Vorderende in die Fötalplacenta über, an der

sich ebenfalls schon histolytische Vorgänge nachweisen lassen, indem die Zellkerne mehr oder minder granulös werden oder sich in verschiedenen Stadien der Auflösung befinden. Die Fötalplacenta hat somit nach Entwicklung der Kopfblase ihre Rolle als embryonales Ernährungsorgan bald ausgespielt. Sie teilt daher das Schicksal der mütterlichen Placenta und zerfällt zusammen mit den Überresten der letzteren. Die infolge der Histolyse verflüssigten Bestandteile der mütterlichen und fötalen Placenta dringen mittels Diffusion durch die dünne Wand der Kopfblase und gelangen auf diesem Wege in das Kreislaufsystem des Embryos hinein.

Am hinteren Körperrande fehlt eine pulsierende embryonale Blutblase. Eine derartige Einrichtung dürfte hier unnötig sein, weil die am Hinterende des mütterlichen Follikels befindlichen und von Anfang an sehr viel schwächer ausgebildeten Placentarbildungen in dem in Rede stehenden Entwicklungsstadium schon fast vollständig aufgebraucht worden sind. Ihre Rückbildung ist ebenfalls auf histolytischem Wege erfolgt. Soweit meine Beobachtungen reichen, scheint es mir, daß die durch Auflösung der hinteren mütterlichen und fötalen Placenta frei werdenden Nährsubstanzen einfach durch die zunächst noch sehr dünne dorsale Körperwand des Embryos diffundieren und hiermit in die weiten Bluträume (Pericardialraum und Herz) desselben gelangen, die unmittelbar unter der Rückenhaut des Abdomens gelegen sind. Am Vorderende ist dagegen eine solche direkte Aufsaugung der Nährstoffe durch die Körperhaut nicht möglich, weil die vordere Placenta noch einen ziemlich erheblichen Umfang besitzt, wenn bereits der Körper mit einer Chitincuticula bedeckt ist. Hier muß also die Resorption mit Hilfe eines eigenen zarthäutigen Organs, der oben geschilderten *Vesicula cephalica*, ausgeführt werden.

Von dem ältesten *Hemimerus*-Embryo, den ich an Schnitten untersuchen konnte, gibt Fig. 17 ein Bild. Der Körper des jungen Tieres ist in diesem Stadium schon mit einer derben Chitinschicht bedeckt, die zahlreiche gelbgefärbte Borsten trägt. Die Kopfblase (*vs*) ist noch erkennbar, allein sie ist im Vergleich zu den vorher besprochenen Stadien erheblich kleiner geworden. Die Verkleinerung deutet darauf hin, daß die Aufgabe der Kopfblase nahezu beendet ist. In der Tat sind auch die Placentarorgane schon größtenteils aufgesogen und nur noch in ganz rudimentärer Form erkennbar. Immerhin lassen sich sowohl die Bestandteile der fötalen als auch die der mütterlichen Placenta noch erkennen. Bei der ersteren ist

es teilweise sogar noch möglich, ihre frühere Zusammensetzung wiederzuerkennen und Reste der von der Serosa und vom Amnion herrührenden Bestandteile nachzuweisen. In dem zerfallenden mütterlichen Placentargewebe ist ein kompakter kugliger Ballen (*cl*) enthalten, den Fig. 17 in schon fast peripherer Lagerung zeigt, an dem aber keinerlei Struktur erkennbar ist. Der Ballen ist der Überrest der ovariellen Nährzelle, das Corpus luteum, das sich somit während des ganzen embryonalen Entwicklungsverlaufes unverändert erhalten hat und der histolytischen Zersetzung erfolgreich widerstand, dem inzwischen die angrenzenden Gewebspartien rettungslos zum Opfer gefallen sind.

Die weitere Untersuchung des Embryos von Fig. 17 hat ergeben, daß die inneren Organe schon so gut wie vollkommen fertig ausgebildet sind. Das Lumen von Vorder- und Enddarm hängt mit dem des Mitteldarmes zusammen, so daß der Darm durchgängig geworden ist. Von den in früheren Stadien im Innern des Mitteldarmes eingeschlossenen embryonalen Trophocyten ist nichts mehr zu sehen, sie sind verdaut und das Darmepithel hat bereits schon fast vollkommen das Aussehen angenommen, das es auch später bei den freilebenden Jugendformen besitzt. Es ist demnach kaum zweifelhaft, daß nur noch eine kurze Spanne Zeit bis zur Geburt verstreichen kann. Hinsichtlich des Schicksals des letzten embryonalen Organs, der Kopfblase, wird man gewiß annehmen können, daß die Vesicula cephalica noch stärker zusammenschrumpft und nach beendeter Resorption der placentaren Gewebe in den Kopf einsinkt. Durch Zusammenziehen der Haut in der Umgebung der kreisförmigen Öffnung, die zum Durchtritt der Kopfblase diente, wird dann der Kopf das normale Aussehen bekommen.

Eizahn. In seiner mehrfach erwähnten Arbeit über *Hemimerus* hat HANSEN eine Abbildung von dem Chitinskelet eines reifen *Hemimerus*-Embryos gegeben. HANSEN entdeckte diesen Embryo im Körperinnern eines durch Kalilauge macerierten *Hemimerus*-Weibchens und konnte hiermit zum ersten Male die Viviparität dieses Insects feststellen. Der betreffende Embryo zeichnete sich aus durch das Vorhandensein eines eigenartigen schalenförmigen Cuticularanhanges, der vom Hinterkopf ausgeht. HANSEN hat bereits die Vermutung ausgesprochen, daß es sich hierbei um irgendeine Einrichtung handle, deren Aufgabe es ist, einen Zusammenhang zwischen Mutter und Frucht herzustellen.

In dem vorhergehenden Abschnitte dieser Arbeit habe ich den



Nachweis geführt, daß diese Vermutung in vollstem Umfange zutreffend gewesen ist. Nach meinem Dafürhalten dürfte der von HANSEN gesehene Anhang der Teil der schalenähnlichen Tunica propria des mütterlichen Follikels gewesen sein, von dem die vordere Placenta umschlossen wurde. Dieser Teil dürfte dann, vermutlich wohl auch nebst einigen Überresten der Vesicula cephalica, der angewendeten Maceration durch Kalilauge infolge seiner chitinösen Natur widerstanden haben und konnte daher von HANSEN beobachtet werden.

In dem mir durch VOSSELER zur Verfügung gestellten aus Ost-Afrika stammenden *Hemimerus*-Material fand ich leider keinen Embryo in einem bereits so weit fortgeschrittenen Entwicklungszustande, wie ihn HANSEN untersuchen konnte. Dagegen war es mir möglich, einen vollständig reifen und allem Anschein nach schon unmittelbar vor der Geburt stehenden Embryo aus dem Körper eines aus Kamerun stammenden *Hemimerus*-Weibchens herauszupräparieren, das freilich nur in Spiritus konserviert war und sich schon seit längerer Zeit im Besitze des Königlichen Museums in Berlin befand. Trotz des selbstverständlich recht dürftigen Erhaltungszustandes gelang es mir, an diesem Exemplar noch eine Beobachtung zu machen, die der Erwähnung wert ist.

Am Vorderkopf des 3,8 mm großen Embryos fand ich eine gelblich gefärbte kleine Chitinplatte, die eine Verdickung der übrigen blasser gefärbten Körpercuticula ist und in der Mitte einen kurzen aber kräftigen und gleichfalls gelb gefärbten Stachel trägt. Das in Rede stehende Chitingebilde habe ich in Fig. 18 (*w*) dargestellt. In Lage und Form entspricht es vollständig dem sogenannten „Eizahn“, der bei den Embryonen mancher Insecten vorkommt und bei diesen einen Apparat darstellt, der zum Zerbrechen der cuticularen Eischale dient, damit am Schlusse der Entwicklung das junge Tier sich einen Weg ins Freie bahnen kann.

Das Vorhandensein einer derartigen Einrichtung bei *Hemimerus* ist nicht ohne Interesse. Eine äußere Eischale ist bei diesem Insect nicht vorhanden, denn der Embryo ist nur von dem bereits ganz dünn gewordenen mütterlichen Follikelepithel umgeben, das nicht zerrissen werden darf, weil der Embryo sonst in die Leibeshöhle der Mutter gelangen würde. Der Ausweg in das Freie wird dem Embryo versperrt, durch die oben bei der Schilderung des weiblichen Geschlechtsapparats erwähnte Epithelscheibe, die das Hinterende (Basalende) des Embryonalfollikels von dem stiel förmigen Aus-



führungsgang trennt. Der „Eizahn“ kann aber nicht dazu dienen, diese epitheliale Verschlussscheibe zu zersprengen, denn der Embryonalkörper berührt letztere mit der Dorsalseite seines Abdomens, nicht aber mit seinem am apicalen Ende des Embryonalfolikels gelegenen Kopfe, an dem sich der fragliche Chitinapparat vorfindet. Somit kann dieser chitinöse Stachel, sofern er nicht nur ein rudimentäres und bedeutungsloses Organ sein sollte, lediglich die Funktion haben, einen Reiz auf die mütterlichen Gewebe auszuüben. Bei den schwachen Zuckbewegungen, wie sie am Schlusse der Embryonalentwicklung einzutreten pflegen, wird der chitinöse Kopfstachel gegen die Wand des mütterlichen Follikels wirken. Es ist möglich, daß hierdurch Kontraktionen ausgelöst werden, die das Aufbrechen der Verschlussscheibe herbeiführen, so daß das Junge in den Eileiter und von dort durch den unpaaren Ausführungsgang und die Geschlechtsöffnung nach außen befördert werden kann.

In morphologischer Hinsicht ist das Vorhandensein eines Kopfstachels oder „Eizahns“ bei den Embryonen von *Hemimerus* ein weiteres Glied in der Kette von Beweisen, die für die Dermapterennatur dieses Hautbewohners sprechen. Eizähne sind eine bei den Insecten im allgemeinen keine sehr häufige Erscheinung, sie kommen aber in der gleichen Form und in übereinstimmender Lage wie bei *Hemimerus* auch bei den Dermapteren vor. Ich habe derartige Eizähne bei zwei sehr verschiedenen Dermapterenarten nachweisen können, die an geographisch weit voneinander entfernten Orten erbeutet wurden, nämlich bei den Embryonen der europäischen *Forficula auricularia* L. und bei den Embryonen von *Anisotabis littorea* (WHITE), die von SCHAUMSLAND auf den Chatham Islands gesammelt und mir freundlichst zur Verfügung gestellt worden waren.

Der Geburtsakt selbst konnte bei *Hemimerus* bisher noch niemals beobachtet werden. Auf Grund der eben mitgeteilten Befunde läßt es sich aber mit Sicherheit annehmen, daß es sich um Steißgeburten handelt. Es ist ganz ausgeschlossen, daß der reife Embryo oder das Junge sich im mütterlichen Follikel oder in den engen Ausführwegen umwenden kann. Infolgedessen muß bei der Geburt der Abdominalteil des jungen Tieres zuerst zutage treten, während der Kopf erst später die Geschlechtsöffnung passiert und demgemäß zuletzt zum Vorschein kommt.

Diese Art der Geburt ist die typische bei den viviparen Insecten. Sie steht in Übereinstimmung mit dem HALLEZ'schen Gesetz der Orientierung der Eier im Insectenkörper, demzufolge das Vorder-

ende des Eies und daher auch das Vorderende des Embryos dem Kopfende des Muttertieres zugewendet ist, so daß das Hinterende bei der Ablage der Eier oder bei der Geburt zuerst hervortreten muß. Bei den Geburten der viviparen Aphiden konnte dies in der Tat auch durch direkte Beobachtung bereits bestätigt werden.

Für die Beurteilung der Fruchtbarkeit von *Hemimerus* ist es von Interesse, daß nach HANSEN und VOSSELER (1907) das Junge bei der Geburt etwa 4 mm lang ist, mithin schon fast ein Drittel der Körperlänge des erwachsenen Tieres besitzt. Auch der von mir zuletzt beschriebene und mit einem Eizahn versehene reife Embryo besaß bereits ungefähr diese Körpergröße. Man wird es begreiflich finden, daß zur Ausbildung derartig großer Embryonen Nährapparate von so komplizierter Beschaffenheit notwendig sind, wie sie oben beschrieben wurden. Andererseits wird man aber auch zu der Vermutung kommen können, daß der im Verhältnis zu seiner Körpergröße so stattliche Nachkommen in die Welt setzende *Hemimerus* nicht besonders fruchtbar sein kann.

HOLMGREN (1903) hat sogar die Ansicht geäußert, daß *Hemimerus* sich ähnlich zu verhalten scheine wie die Pupiparen und die vivipare *Muscide* *Mesembrina*, bei denen jedesmal nur ein einziges Junges geboren wird.

Diese Meinung würde zweifellos auch vollkommen zutreffend sein, wenn *Hemimerus* seine Embryonen im Uterus zur Reife brächte, wie es seitens des genannten Dipteren geschieht. Es ist klar, daß dann im Uterus jedesmal nur ein einziges Junges heranreifen könnte. Für *Hemimerus* trifft dies aber nicht zu, weil sich bei ihm die Ovarialschwangerschaft ausgebildet hat, bei der gleichzeitig in den verschiedenen Ovariolen eine ganze Anzahl von Embryonen zur Entwicklung gebracht werden kann. Die Zufuhr der nötigen Nährmaterialien dürfte hierbei keine Schwierigkeiten machen, denn an Nahrung kann es dem Muttertier während der Schwangerschaftsperiode wohl niemals fehlen, weil *Hemimerus*, wie ich an anderer Stelle (1911) gezeigt habe, ein Allesfresser ist. Er braucht sich keineswegs, wie man früher glaubte, mit den abgestoßenen Epidermoidalbildungen seines Wirtes, Hautschüppchen, Talgdrüsensecreten und Ähnlichem zu begnügen, sondern verzehrt daneben organische Stoffe der verschiedensten Art, Reste von pflanzlichen und tierischen Geweben, Pilzsporen, kleine Milben und ähnliche Gebilde, die er als „Schmutz“ entweder am Körper seines Wirtes findet oder in der Nachbarschaft an der Lagerstätte desselben leicht erlangen kann.

Die Gesamtzahl der Embryonen, die unter diesen Umständen in den beiden Eierstöcken eines schwangeren Weibchens zur gleichzeitigen Entwicklung gebracht werden kann, beträgt etwa 8—10. Selbstverständlich kann bei *Hemimerus* immer nur ein einziges Junges zu einem bestimmten Zeitpunkt die Geschlechtsöffnung passieren, wahrscheinlich werden aber, wie es auch JORDAN vermutet, in kurzem Abstände hintereinander immer jedesmal 2 Junge in die Welt gesetzt, die aus zwei gegenüberliegenden und am weitesten fortgeschrittenen Ovariolen stammen.

**Jugendstadien.** Die Zahl der Jugendstadien (Larvenstadien) ist für *Hemimerus* noch nicht bekannt. Soviel ich an dem mir zur Verfügung stehenden Material feststellen konnte, kommen bei *Hemimerus* wahrscheinlich nur drei verschiedene Jugendstadien vor, auf welche dann als viertes Stadium die Imago folgt.

Das erste Stadium ist bereits von VOSSELER abgebildet und beschrieben worden. Die Zahl der Antennenglieder beträgt erst 8, die Körperlänge etwa 4—5 mm. Im zweiten Stadium ist infolge einer doppelten Durchschnürung des dritten Antennengliedes (ersten Geißelgliedes) die Gesamtzahl der Antennenglieder auf 10 gewachsen. Die Körperlänge beträgt etwa 7 mm. Im dritten Jugendstadium sind gleichfalls zehngliedrige Antennen vorhanden bei einer Körperlänge von etwa 9 mm. Der wichtigste Unterschied zwischen dem zweiten und dritten Stadium besteht in der Gestalt der Subgenitalplatten.

Die Subgenitalplatte des Weibchens ist am Hinterende nur lateral mit größeren Borstenhaaren besetzt. Im zweiten Jugendstadium ist der borstenlose mittlere Teil der weiblichen Subgenitalplatte fast gerade und zeigt nur eine unbedeutende nach hinten vorspringende Erweiterung (Fig. C a). Im dritten Stadium hat sich dagegen

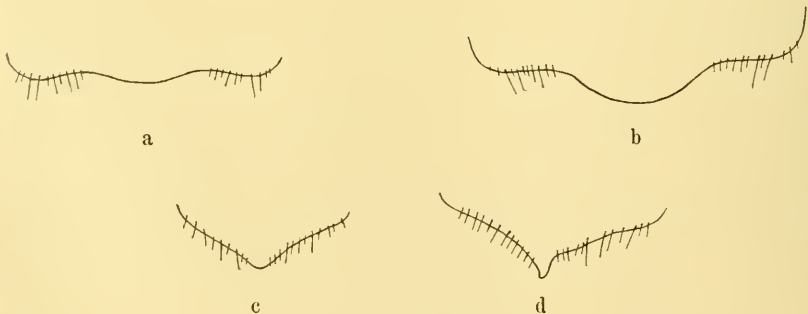


Fig. C.

der mittlere Teil der weiblichen Subgenitalplatte zu einem deutlichen hinten abgerundeten Vorsprung umgestaltet (Fig. C b).

Beim Männchen ist der Hinterrand der Subgenitalplatte fast bis zur Medianlinie hin mit starken Borstenhaaren besetzt. Im zweiten Jugendstadium ist die Subgenitalplatte noch symmetrisch gestaltet und endigt median in einer abgestumpften Spitze (Fig. C c), im dritten Jugendstadium ist die männliche Subgenitalplatte deutlich asymmetrisch geworden und läuft in einen hakenförmig gekrümmten Zahn aus (Fig. C d).

---

### Literaturverzeichnis.

---

- HANSEN, H. J., On the Structure and Habits of *Hemimerus talpoides* WALK., in: Entom. Tidskr., Årg. 15. 1894.
- HEYMONS, R., Eine Plazenta bei einem Insekt (*Hemimerus*), in: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1909.
- , Über die Lebensweise von *Hemimerus*, in: Deutsche Entomol. Ztschr. 1911.
- HOLMGREN, N., Über vivipare Insekten, in: Zool. Jahrb., Vol. 19, System., 1903.
- JORDAN, K., Notes on the Anatomy of *Hemimerus talpoides*, in: Naturae Novitates, Vol. 16, Dezember 1909.
- KAHLE, W., Die Pädogenese der Cecidomyidae, in: Zoologica, Heft 55, 1908.
- VERHOEFF, C., Über die verwandtschaftliche Stellung von *Hemimerus*, in: SB. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 1902.
- VOSELER, J., Einiges über *Hemimerus* und sein Wirtstier, in: Zool. Anz., 1907.
-

### Erklärung der Abbildungen.

---

<p><i>am</i> Amnion  <i>amh</i> Amnionhöhle  <i>amz</i> Amnionzelle  <i>an</i> Afteröffnung  <i>ant</i> Vorderende  <i>ap</i> apicaler Teil der Endkammer  <i>at</i> Antenne  <i>bl</i> Blutraum  <i>c</i> Rückengefäß  <i>can</i> Canalis seminalis  <i>ch</i> Chitin  <i>chit</i> Chitinstab  <i>cl</i> Corpus luteum  <i>da</i> Darmhöhle  <i>deg</i> zerfallende Placentazelle  <i>diaph</i> Scheidewand zwischen Eizelle      und Nährzelle  <i>duct</i> Ductus ejaculatorius  <i>ef</i> Endfaden  <i>ek</i> Ectoderm (Hypodermis)  <i>ent</i> Trophocyte (Entodermzelle)  <i>entk</i> Trophocytenkern  <i>ep</i> Epithel  <i>es</i> Epineuralsinus  <i>ex</i> Follikelepithelkette  <i>f</i> Fettkörperzelle  <i>fr</i> Ganglion frontale  <i>fx</i> Furchungszelle  <i>ggl</i> Bauchganglienkette  <i>gh</i> Gehirn  <i>gz</i> Genitalzelle</p>	<p><i>h</i> Hinterende  <i>hyp</i> Hypodermis  <i>k</i> Kopf  <i>lf</i> Epithelfalte  <i>m</i> Muskeln  <i>md</i> Mitteldarm  <i>mes</i> Mesoderm  <i>mit</i> Mitose  <i>n</i> Kern  <i>nzk</i> Nährzellenkern (Corpus luteum)  <i>os</i> Mundöffnung  <i>ov</i> Eizelle  <i>ovd</i> Oviduct  <i>ovk</i> Eikern  <i>ped</i> Eiröhrenstiel (Pedunculus)  <i>pedep</i> Epithel des Eiröhrenstiels  <i>pedepr</i> Epithelverdickung am Vorder-      ende des Pedunculus  <i>pen</i> Penis  <i>per</i> Tunica peritonealis  <i>pere</i> äußere Peritoneallamelle  <i>peri</i> innere Peritoneallamelle  <i>perm</i> mittlere Peritonealschicht  <i>pl</i> Follikelepithel = mütterliches Pla-      centargewebe  <i>pla</i> amniotischer Teil der Fötalplacenta  <i>plk</i> hintere mütterliche Placentarmasse  <i>pls</i> seröser Teil der Fötalplacenta  <i>plv</i> vordere mütterliche Placentarmasse  <i>pr</i> Enddarm  <i>präp</i> Präputialsack</p>
--	--



<i>r</i> quergestellte Follikel­epithel­zelle	<i>th</i> Bein
<i>bes</i> unpaarer Samen­behälter	<i>tp</i> Tunica propria
<i>rg</i> Einschnürung zwischen Endkammer und Eikammer	<i>tr</i> Trachea
<i>rgf</i> Einschnürung zwischen Endfaden und Endkammer	<i>trm</i> Terminalfaden
<i>sch</i> Verschluss­scheibe zwischen mütterlichem Follikel und Eiröhren­stiel	<i>v</i> Placentar­höhle
<i>ser</i> Serosa (äußere Embryonal­haut)	<i>vd</i> Vas deferens
<i>serc</i> Anhäufung von Serosazellen	<i>ve</i> Vas efferens
<i>sto</i> Vorderdarm	<i>ves</i> Vesicula seminalis
<i>stg</i> Tracheen­stigma	<i>vs</i> Vesicula cephalica
<i>test</i> Hoden	<i>ca</i> zapfenartige Wucherung des Placentar­follikels
	<i>w</i> Eizahn

## Tafel 7.

Fig. 1. Ovarium der linken Körperhälfte nach einem mit Karmin gefärbten und mit Nelkenöl aufgehellten Totoppräparat.

## Tafel 8.

Fig. 2. Schnitt durch die Nährzelle nach Beendigung ihrer Funktion. Die von der Nährzelle durch eine Scheidewand getrennte Eizelle wurde nur in ihrem apicalen Teile angeschnitten.

Fig. 3. Longitudinalschnitt durch ein Embryonal­follikel mit den beiden mütterlichen an den Polen befindlichen Placentarmassen und dem zentral gelegenen in Furchung begriffenen Ei.

Fig. 4. Schnitt durch die vordere Placentarmasse und das Corpus luteum.

Fig. 5. Schnitt durch die funktionierende Nährzelle und die angrenzende Eizelle.

Fig. 6. Basaler Teil eines reifen Eifollikels nebst Verschluss­scheibe und oberem Ende des Pedunculus.

Fig. 7. Transversalschnitt durch die vordere Placentarmasse mit teilweise schon in Degeneration begriffenen Zellkernen.

## Tafel 9.

Fig. 8. Schnitt durch ein reifes Eifollikel.

Fig. 9. Schnitt durch ein Embryonal­follikel mit einschichtigem Keim und Amnion.

Fig. 10. Schnitt durch ein Embryonal­follikel mit stark entwickelter Placentar­höhle und beginnender Degeneration der follicularen Placentar­zellen.

Fig. 11. Schnitt durch ein Embryonal­follikel. Die Serosa spaltet sich vom Amnion ab.

## Tafel 10.

Fig. 12. Schnitt durch ein Embryonalfollikel. Die wuchernden Zellen der Keimhüllen beginnen die Placentarhöhle auszufüllen (Entwicklung der Fötalplacenta).

Fig. 13. Schnitt durch ein Embryonalfollikel nach der Umrollung. Am Vorderende sind die Fötalplacenta und die Kopfblase entstanden.

Fig. 14. Longitudinalschnitt durch die Kopfblase und die vordere mütterliche und fötale Placenta.

Fig. 15. Transversalschnitt durch die Kopfblase, durch den amniotischen und serösen Teil der Fötalplacenta und die mütterliche Placenta.

## Tafel 11.

Fig. 16. Männliche Genitalorgane.

Fig. 17. Schnitt durch die Kopfblase und die angrenzenden Teile eines beinahe ausgereiften Embryos.

Fig. 18. Kopf eines reifen Embryos mit cuticularem Eizahn.

Fig. 19. Embryo mit Kopfblase.

Fig. 20. Schnitt durch die in Wucherung begriffene vordere Placentarmasse.

Fig. 21. Serosazellen und Amnionzellen eines beinahe ausgereiften Embryos.

Fig. 22. Longitudinalschnitt durch die Endkammer nebst angrenzenden Teilen.

---

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Observations on the Nephridia of the Alciopinae.

By

E. S. Goodrich.

With plate 12 and 2 figures in the text.

It is in the beautiful transparent pelagic Polychaeta belonging to the subfamily Alciopinae that we can most easily observe the relation of the true nephridia to the coelomostomes. The Alciopinae are closely allied to the Phyllodocidae, with which they are generally included in one family the Phyllodocidae. Already in 1900<sup>1)</sup> I was able to show that in all these worms the nephridium is closed internally, is provided at its inner end with well-developed solenocytes, and that the genital funnel, or coelomostome, develops comparatively late becoming then grafted on to the nephridial duct. An opening is formed at the point of junction, and the genital products at maturity pass down the coelomic funnel into the nephridial canal, and so to the exterior by the nephridial pore.

For a summary of the literature dealing with the excretory organs of the Alciopinae I must refer the reader to my previous paper,<sup>1)</sup> since which no more has been written on the subject, so far as I am aware.

Lately, I have had the opportunity of confirming and extending my observations at the Zoological Station at Naples, and am now

---

1) On the nephridia of the Polychaeta, Part 3, in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 43, 1900.

in a position to bring forward further evidence in favour of a suggestion made as to how the grafting of the two organs of such different origin and function may have taken place (p. 732<sup>1)</sup>). Nephromixium is the name given to the compound structure so formed.

First of all let us re-examine the excretory organ of *Alciopë krohnii*. In an immature specimen the nephridium, as in all Alciopids, is very long, with a slender straight tube opening behind ventrally near the base of a parapodium, and passing forwards towards the next septum. It pierces the septum, projecting into the coelom of the next segment, where it ends in a slightly expanded blind extremity on which are set groups of solenocytes. These have already been described in detail<sup>1)</sup>, and I need only state that the cell bodies are placed at the ends of slender tubes down which a long flagellum works into the lumen of the nephridial canal. Actively moving cilia, set on the outer surface of the nephridium agitate the coelomic fluid in the immediate neighbourhood of the solenocytes.

The first four or five segments are provided with such simple nephridia. But from the 9th segment backwards there can be seen a developing coelomostome on the front surface of each septum near the nephridium. At the ninth segment the coelomostome is in the form of a small almost flat patch of ciliated coelomic epithelium (fig. 1). Passing to segments further back, this patch is seen to enlarge, to become cup-shaped, and then to grow into a deep funnel-shaped pocket, with an anterior trumpet-like opening and a blunt posterior blind end. The septum itself is necessarily carried backwards with the growth of the coelomostome (Figs. 2, 3 and 4). Towards the hinder end of the body the coelomostomes again dwindle in size, the most developed being in the mid-region.

In the adult full-grown *Alciopë cantrainii* the nephridium acquires a large size, the inner extremity giving off short branches beset with numerous solenocytes (Fig. 5). Here also the coelomostome can be seen to grow from a small patch of ciliated coelomic epithelium on the front face of the septum, and to enlarge into a bell-shaped funnel. In the male this becomes crammed with spermatozoa, and acts as a sperm-vesicle. At maturity the posterior blind end fuses on to the nephridial canal, finally opening into it

---

1) GOODRICH, l. c.

(Textfig. A). The coelomostome is much shorter than the nephridium, so that it opens into the latter near its anterior extremity (Fig. 8). That portion of the nephridial canal which lies behind the point of junction becomes modified to fulfill its new function (cp. figures 6 and 7). The lumen becomes wider, the wall thinner, and the cilia, which formerly were few and very long; now become shorter and much more numerous. In front of the point of junction the nephridial canal retains its original structure. The various stages in the fusion of the two organs can be well seen for instance in *Asterope candida*. Fig. 11 shows that the dividing wall becomes thinned



Fig. A.

Diagram of 3 stages in the development of the nephromixium in *Alcioppe*.

Fig. B.

Diagram of 4 different conditions of the coelomostome and nephridium.



out to a mere film of protoplasm; this finally breaks down allowing a free passage to the genital products, as appears in fig. 12. Since such thin partitions are sometimes found in fully grown specimens, I am inclined to believe that they can be reformed after the genital cells have passed through.

The full-grown coelomostome of the female *Asterope candida* opens into the nephridial canal about half-way down its course; but in the male the calomostome becomes immensely lengthened, Fig. 9, shows the nephromixium of a male: the coelomostome forms a long tube or coelomoduct running parallel to the nephridial canal and only opening into it near the nephridiopore. A small portion of the two tubes is drawn on a large scale in Fig. 10.

Now this at once suggests a clue to the mode of origin of the nephromixium in the Alciopids, and indeed in the Polychaeta in general.<sup>1)</sup> We may suppose that originally nephridium and coelomostome opened independently to the exterior (Textfig. B 1), as is still the case in the Capitellids. Then the two openings grew close together, and finally joined. The two ducts now fused to a common tube close to the pore (Fig. B 3). Lastly the coelomostome opened farther and farther up the nephridial canal until it came to open almost directly into the anterior end of the nephridium, as in *Alciope cantrainii* and in most Phyllococds. A sort of economy of growth appears to have taken place, where by the short coelomostome has made increasing use of the nephridial canal to lead the genital products to the exterior.

*Alciope* also throws light on the origin of the type of nephromixium found in *Nephtys* and *Glycera*.<sup>2)</sup>

It will be remembered that in both these genera the closed solenocyte-bearing nephridium is closely associated with a somewhat funnel-shaped 'ciliated organ', the modified and reduced coelomostome. The genital cells appear no longer to escape to the exterior by their natural path, the coelomic duct, but by bursting through the body-wall. This is almost certainly the case in *Nephtys*, and most probably also in Glycerids. But the coelomostome has taken on another function, that of accumulating excretory products (mostly collected by floating amoebocytes) in the neighbourhood of the

1) GOODRICH, l. c.

2) GOODRICH, On the Nephridia of the Polychaeta, Parts 1 and 2, in: Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 40, 1897; Vol. 41, 1898.

nephridium. The coelomostome is therefore developed early, and retains its activity throughout life. Now if the coelomostome of *Alciope* remained arrested in development at about the stage represented in Fig. 3, a condition would be presented almost exactly like that which persists in *Glyceria*.

Merton College, Oxford, July 21, 1911.

### Explanation of the figures.

<i>coel</i> coelomostome and coelomoduct	<i>sol</i> solenocyte
<i>nd</i> nephridial duct	<i>sp</i> spermatozoon
<i>neph</i> nephridium	<i>spt</i> septum
<i>pt</i> point of junction of the coelomostome with the nephridial duct	<i>w</i> wall of nephridial duct

#### Plate 12.

Figures 1—12 are drawn from living specimens.

Figs. 1, 2, and 3. Enlarged views of the inner end of the nephridium and of the growing coelomostome in three segments of an immature ♀ *Alciopé krohnii*. Fig. 1 is drawn from the 9th segment, Figs. 2 and 3 from more posterior segments.

Fig. 4. Similar view of the nephridium and coelomostome from a segment in the mid-region of the body of the same worm.

Fig. 5. Similar view of the nephridium and coelomostome from a segment of a full-grown ♀ *Alciopé cantrainii*.

Fig. 6. Portion of the nephridial duct in the 19th segment of an immature *Alciopé cantrainii*. L.  $\frac{1}{12}$  Oil Imm., Oc. 3.

Fig. 7. Portion of the modified nephridial duct of a mature ♂ *Alciopé cantrainii*. L.  $\frac{1}{12}$  Oil Imm., Oc. 3.

Fig. 8. Enlarged view of the nephromixium of a ♂ *Alciopé cantrainii*. Drawn with a Camera.

Fig. 9. Similar view of the nephromixium of one segment and part of another in a not quite mature ♂ *Asteropé candida*. Cam.

Fig. 10. Mid-region of the coelomoduct and nephridial duct of same worm. The nuclei have been added from a stained preparation. L.  $\frac{1}{12}$  Oil Imm., Oc. 3.

Fig. 11. Enlarged view of the point of junction between the coelomoduct and the nephridial duct in a ♀ *Asteropé candida*.

Fig. 12. Similar view of this region of the nephromixium after the communication between the two organs has been established.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Foetal Membranes of the American Beaver (*Castor canadensis*).

By

**Arthur Willey**

(McGill University, Montreal).

With 10 figures in the text.

## 1. *Introduction and acknowledgments.*

Classical researches such as those of SELENKA, DUVAL, and FLEISCHMANN, have shown that the study of the placentation even of closely related Rodents is likely to reward the investigator with a number of details of considerable novelty and interest.

So far as I am aware there has been no published description of the intra-uterine stages of the beaver, and although my material consists of one stage only, and that a late one, yet it exhibits certain particularities which may not be without interest in spite of the lack of earlier material leading up to it. The risks of error in attempting to describe and above all to interpret a haphazard phase of development are very great, and only the rarity of the material and the difficulty of collecting it, may be held to justify the attempt. Undoubtedly it would have been better to have devoted years to the accumulation of the material so as to be able to arrange the successive stages in an unbroken series, but this procedure is not always practicable. Moreover, thanks to the classical monographs which have been published since the time of

BISCHOFF, it is possible to take advantage even of occasional opportunities to add a fact or two to the sum total of science.

The beaver commences to breed after attaining its third year according to the best authorities (THOMPSON SETON and LEWIS MORGAN); it breeds once a year and the period of gestation is strictly defined between February and the beginning of May, that is to say from the middle of winter to the commencement of spring.

During the winter months the beaver leads a subterranean and subglacial life. The lakes beside which it rears its lodges are completely covered with thick ice, and the rivers except at the most rapid points are likewise icebound.

A special characteristic of the beaver in which it differs from some other Rodents is that it recedes before the advance of cultivation. It would be practically impossible to keep beavers in confinement for the purpose of rearing them. This is also indicated by the fact that, notwithstanding the value of their fur, it has been found impracticable to farm them, although they are noted for their docility. These two facts account for the danger of exterminating the beaver, in consequence of which it has been found expedient to place it under Government protection. Unfortunately for the beaver its dam-building instincts run counter to the migratory instincts of the large brook trout which have a very high sporting value in Canada.

Under the system of protection which has been in force for a number of years, the beavers increased to an extent which appeared to be beyond bounds, i. e. out of proportion to their range. It therefore became desirable to reduce their numbers under official direction. This intention having been made public, I took steps to obtain ministerial permission to accompany a Government inspector (THOMAS FORTIN) on his rounds in April 1911 to the Government Reserve called the Laurentides National Park in the uplands of the province of Quebec.

For their kind assistance in facilitating the arrangements for the journey beyond Quebec (which was done partly by sleigh, partly on snowshoes), I desire to acknowledge my indebtedness to Dr. C. GORDON HEWITT, Dominion Entomologist at Ottawa; and to Mr. W. C. J. HALL, Superintendent of the Forest Protection Branch at Quebec.

In Eastern Canada the Laurentian mountain range is the watershed between Hudson's Bay and the St. Lawrence river, and



thus broadly separates the great frozen north from the north temperate region in these latitudes. It forms in fact a natural barrier to the advance of cultivation and consequently a natural refuge for the beaver. But the same locality is also the resort of the above-mentioned trout which ascend into the numerous lakes that are dotted about the country; it is also the resort of caribou and moose. The beaver has practically no sporting value; but, although its habits clash somewhat with those of the trout, it is incorrect to denounce it as vermin. Vermin are animals which follow cultivation; not those which recede before it and, in addition, are gifted with a wonderful intelligence.

The same network of rivers and lakes which is colonised by beavers, also affords suitable conditions for otters. These are to be seen occasionally swimming under the ice where it is thin, but they come to the surface at the water-holes where the current is too rapid for ice to be formed; their tracks over the snow, leading to inclines down which they slide, are not uncommon. To a certain extent therefore the fish-eating otter, in addition to its aquatic habits and webbed feet, offers a further parallelism to the bark-eating beaver in respect of its subglacial life during winter.

## 2. *Collection and preservation of material.*

The beavers were trapped under the ice of lakes and off the banks of a river, the Rivière Malbaie or Murray river, at a station called La Roche in Charlevoix county, province of Quebec. An oblong hole was cut through the ice near to a beaver-lodge and the trap, baited with poplar twigs, was fixed on the bottom by a pole; the hole was then covered over with pine-branches which excluded the light. In this way six beavers were caught within a fortnight. At the end of that time the ice began to show signs of breaking up and the snow to soften and melt, so that it became necessary to make the return journey as quickly as possible.

The six beavers were all females and of these only two were pregnant; one contained four foetus in the right uterus and none in the left; the other carried two foetus in the right uterus, and again none in the left. The foetus enclosed in their membranes were examined and sketched whilst fresh, and were then preserved in ten per cent formalin. Pieces of the membranes and uterine walls were fixed in FLEMMING'S solution, in HILL'S modification of

the picro-nitric solution, and in a sublimate-acetic-formalin mixture (concentrated sublimate 3 parts, glacial acetic 1 part, 100 cm<sup>3</sup>; 10 per cent formalin 100 cm<sup>3</sup>). The last-named mixture was used chiefly for the fixation of other portions of the beaver's anatomy.

For histological preparations to control the main observations, pieces were stained in toto with GRENACHER'S alum carmine, and in section with DELAFIELD'S alum haematoxylin and HEIDENHAIN'S iron haematoxylin. This work has been carried out during the long vacation of 1911 in the Department of Zoology of McGill University, Montreal, Canada.

Incidentally I may mention that Trematode parasites were found sparsely in the coecum and large intestine of some of the beavers. THOMPSON SETON states that beavers are remarkably free from internal parasites. Nematodes were also present.

Under hard conditions of travel there can be no doubt that formalin and sublimate are the most economical and efficient fixatives, the latter especially being the reagent most suitable for the satisfactory preservation of Trematodes.

### *3. Terms employed in the description.*

Before recording my observations on the freshly excised specimens, it is desirable to justify the use of the term *blastocyst* as applied to the entire embryo in its chorion at a late period of gestation. The term *chorion* itself will also require some explanation in order to avoid possible confusion, due to the fact that the chorion of the mammalian embryo is not always the same thing, just as the placenta, as pointed out by DUVAL, is not a uniform structure throughout the mammalian series. Blastocyst, chorion, and placenta in mammals, are structures developed in connection with the peculiar relations established between the embryo and the wall of the uterus. According to views suggested both by HUBRECHT and by ASSHETON, the form of the mammalian blastocyst is determined in the first instance by the reaction to the stimulus of an intra-uterine environment, not by the force of heredity which would compel the embryo to recapitulate structures formed originally in connection with an accumulation of yolk. I suppose it is not possible to ignore the existence of such a stimulus, but I do not propose to discuss at any length the controversial question as to whether the response to that stimulus is or is not compatible with the widely

held opinion that the umbilical vesicle is the recapitulation of a yolk-sac.

A glance at the literature is enough to prove that this is a question involving many complications and that the umbilical vesicle is by no means the obvious relic of a yolk-sac; and to designate it simply as the yolk-sac (Dottersack) as so often happens in text-books, seems to be a begging of the question. What appears obvious in this matter is clearly superficial and does not touch the root of the problem.

The mammalian blastocyst is a formation *sui generis* without the wide significance which is conveyed by the term blastula. The physiological character of the blastocyst is retained throughout the period of gestation, commencing with the primary blastodermic vesicle, then passing through an intermediate phase and culminating in the definitive blastocyst represented by the chorion enveloping the foetus. Both the wall and the cavity of the blastocyst undergo a series of transformations and substitutions which do not alter its essential nature. Just as the embryonic disc produces the mature foetus, so does the primary blastocyst produce the definitive blastocyst, and it is therefore convenient to apply the same word to the entire foetal formation from the beginning to the end of gestation.

Thus the main wall of the blastocyst is at first formed by the trophoblast (HUBRECHT); then it may be formed by a non-vascular bilaminar (ectoderm and endoderm) omphalopleure; and again to a large extent, varying according to the particular types under investigation, by a vascular omphalopleure (J. P. HILL); or, as in Carnivora, by the somatopleure of the exocoelom. Similarly the cavity is at first the cavity of the blastodermic vesicle or primary trophocoel; then it may become the cavity of the umbilical vesicle or primary gastrocoel; and lastly the main cavity of the blastocyst may be represented by the exocoelom.

The classical meaning of the term chorion is the membrane which encloses the foetus in the uterus, and it seems desirable that this general meaning should be retained for it. Different parts of it at different periods and in different types, may receive, as they have received, different names; but the old expressions „true chorion“ and „false chorion“, like „true amnion“ and „false amnion“, no longer satisfy the requirements of our knowledge. Just as a rain-coat may be made of very different materials, ranging from straw to oil-skin and rubber, without losing its waterproof

qualities or altering its general significance, so a chorion may vary in its composition without ceasing to be an effective foetal envelope in immediate contiguity with the uterine wall.

This digression seemed necessary in view of a certain amount of conflict of terms which is undeniably present in the literature of the subject. What is this huge bladder-like foetal vesicle which one extracts from the utericle (uterine chamber) that contained it? There is no available name for it unless we employ the word *blastocyst*, neither in a strictly physiological nor in a morphological sense, but in a conventional sense. In the descriptive part of this paper, by „*blastocyst*“ I mean the *blastocyst* of the beaver at the particular stage when it fell into my hands; by „*chorion*“, the outer wall of this *blastocyst* which occurs normally in close juxtaposition with the uterine wall; and by „*umbilical vesicle*“ is meant, not „*yolk-sac*“, but a structure resulting from the transformation of the primitive *blastocyst*.

The enormous extension of the *blastocyst* in the later stages seems to indicate that a deeper meaning resides in this formation than the loss of an accumulation of yolk in the egg; in other words it should denote a progressive reaction rather than a passive recapitulation. Hence arises the necessity for an objective terminology, in order to avoid the incessant introduction of the yolk-problem.

#### 4. *The fresh blastocyst.*

Judging from the condition of the membranes and of the uterine wall, the size of the foetus, the bulk of the placenta, and the ease with which the placenta came away from the *decidua serotina*, together with the published information (SERON) that the mating season of the beaver falls in February, that the period of gestation is about three months, and that the young are born in May, the foetus obtained by me must have been approaching the term of gestation. *Vibrissae* are present at the sides of the snout and sensory hairs on lips and chin. The head and nape are covered with a very thin layer of fine brownish hair through which the skin is clearly seen. The rest of the body is naked, though the beginnings of the hair-tracts can be seen with a lens, and minute white specks are scattered all over the body at intervals.

LEWIS MORGAN says that the skin of the foetal beaver, of which he had two specimens in his collection, „is covered with a thick



fur, which is soft and silky to the touch, and of a clear brown, with a slightly reddish tinge. In these skins the coarse hairs are undeveloped."

My first beaver was taken on April 21st, from a trap which had been set three days previously in the Murray river near a beaver-burrow in the river-bank, no beaver-lodge occurring at that spot. The beaver was a rather large pregnant female showing four prominent pectoral teats, one pre-axillary and one post-axillary pair. The presence of four pectoral mammae, a constant character of the beaver, is mentioned by AUDUBON and BACHMANN (1846) and by LEWIS MORGAN (1868). The same character is met with in the Canada Porcupine (*Erethizon dorsatum*) and in the Ceylon Loris (*Loris gracilis*); in the latter all four mammae are post-axillary. In each case the tetramerous arrangement has most certainly been acquired independently, a fact which adds considerably to its interest. It is also a fact that the number of teats in these forms bears no relation to the number of young. The Ceylon Loris produces one young at a birth; the Canada Porcupine brings forth 1—2 young. The young of the beaver are stated to vary in number from 2 to 5; but according to MORGAN, an Ojibwa trapper named WILLIAM BASS, who was „extremely well versed in the habits of the beaver“ had „found 8 young beavers in a foetal state in one female, and 8 young beavers born alive in a single lodge. He had also found six young ones a number of times, and all the numbers below this down to a single young beaver.“ SAMUEL HEARNE (1795; quoted by MORGAN) who had exceptional opportunities for observation, having seen hundreds of them killed by the Indians in all stages of gestation, „never could discover more than six young in one female, and that only in two instances; for the usual number is from two to five“.

The measurements of the beaver as she lay dead upon the ice were as follows: — Total length  $41\frac{1}{2}$  inches, length of tail measured from the cloacal orifice  $14\frac{1}{2}$  inches, length of scaly portion of tail  $10\frac{1}{4}$  inches. As mentioned above, there were four foetus in the right uterus only; the left uterus was empty and contracted to a uniform diameter; but the left ovary presented the same macroscopic appearance, dotted with small clear circular patches, as the right ovary.

The large uterine swellings or utricles, containing the foetus, were separated by narrow constricted intervals (inter-utricular seg-



ments), so that when one of them was removed by cutting across the cephalad and caudad constrictions, the appearance presented

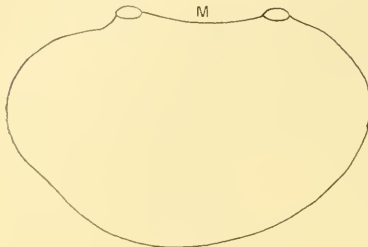


Fig. A.

Outline of a single utericle removed from the body, with the mesometric side (*M*) upwards, showing the openings of the inter-utricular segments which have been cut across.

was that shown in the outline sketch (Fig. A). There is nothing unusual in this, but it forms the basis of an arrangement which, as we shall see, does seem to be uncommon. The ends of each utericle project beyond the inter-utricular junctions, especially at the end corresponding with the head of the foetus, so that the entire uterine cornu is contorted and packed in amongst the other viscera, the general flexure being directed towards the mesometric side.

On cutting through the thin antimesometric wall of the utericle, the vascular, sub-opaque, brown-coloured blastocyst is exposed, lying free from the uterine wall except towards the side of the mesometrium. On this side, the chorion adheres by concrescence with the uterine mucosa over an area which is shown, by subsequent dissection, to be much larger than that occupied by the peduncle of the placenta. The zone of concrescence extends from the level of the head-region of the foetus, round the base of the placental region, to the level of the tail-region; and it includes within its periphery portions of the uterine cavity which communicate with the inter-utricular lumina. By this means the cavity in which the blastocyst lies, is completely shut off from the neighbouring cavities and the lumen of the uterus is therefore interrupted at each end of each inter-utricular segment.

R. ASSHETON (1895, pl. 19, fig. 3) described and figured diagrammatically a longitudinal section of the blastocyst and uterus of a rabbit, of about the ninth day after fertilisation, showing how the inter-utricular junctions are plugged up by the horns of the blastocyst. This is explained (ASSHETON *op. cit.* p. 186) as resulting from the hydrostatic pressure within the blastocyst. Owing to the existence of this pressure it is important that after the rupture of the albumen layer the communications between the cavity of the utericle and the adjoining passages of the uterus should be closed: otherwise the thin wall of the blastocyst could not withstand the

pressure from within, and would rupture. The closure of the passages is effected by approximation of the uterine walls assisted by the horns of the blastocyst which act as plugs. There is, however, no concrecence between the horns of the blastocyst and the uterine wall in the rabbit. It appears that they persist to the end of gestation, inasmuch as the mature blastocyst of the rabbit does not lie sharply circumscribed within its utericle, but the chorion is prolonged into the adjoining cavity of the uterus.

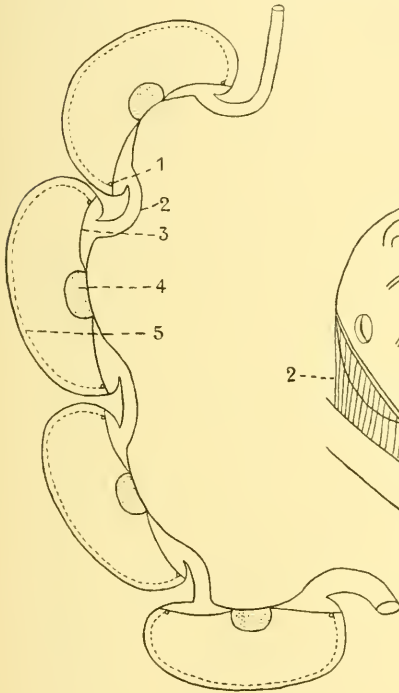


Fig. B.

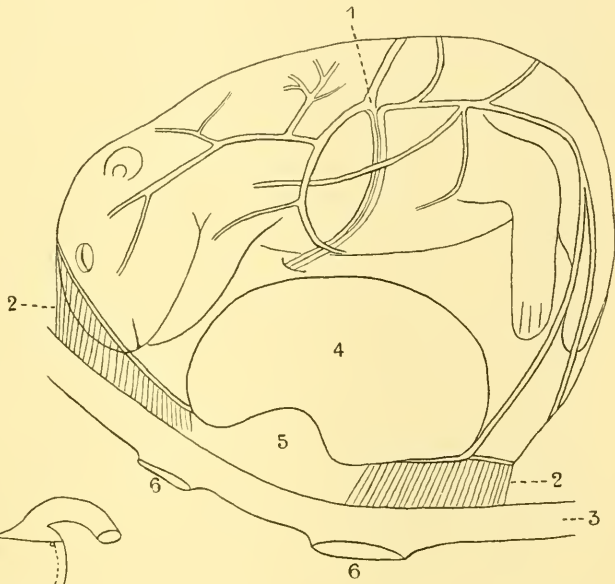


Fig. C.

Fig. B. Diagram of a uterus of the beaver showing four utricles and the placento-uterine membranes stretching across the inter-utricular passages. 1. Sinus terminalis. 2. Inter-utricular segment. 3. Placento-uterine membrane. 4. Placenta. 5. Chorion or wall of blastocyst.

Fig. C. Semidiagrammatic sketch of the fresh blastocyst as seen after removal of the antimesometric wall of the utericle. The branching blood-vessels are the main trunks of the area vasculosa which traverse the substance of the chorion. 1. Point where the omphalo-mesenteric vessels enter the chorion. Just below the index-line is seen the opening of the omphalo-mesenteric canal at the surface of the chorion. 2. Umbilico-uterine membrane. 3. Uterine wall. 4. Placenta (seen through the chorion). 5. Position of stalk of placenta. 6. Inter-utricular passages cut across.

The characteristic arrangement which distinguishes the gravid uterus of the beaver from that of other Rodents is rendered more intelligible by a diagram than by a verbal description (Fig. B). Across the apertures of the inter-utricular segments there is stretched, in each case, a membrane which I will call the placento-uterine membrane, since it extends between the stalk of the placenta and the wall of the uterus. This membrane is made up of two parts which meet each other and the vascular chorion at the sinus terminalis. The latter therefore really marks the line of union of three membranes, viz.: the vascular chorion; the umbilico-placental membrane between the sinus terminalis and the placenta; and the umbilico-uterine membrane between the chorion and the uterine wall. The two latter taken together constitute the placento-uterine membrane.

The umbilico-uterine membrane effects a condescence between the chorion and the uterine mucosa. It is a thin translucent sheet of tissue about 5 mm in width round the ends of the blastocyst, becoming reduced to zero as it reaches the stalk of the placenta. In its position relative to the blastocyst, it corresponds with the residual zone described by DUVAL in the rabbit's blastocyst after the resorption of the distal wall of the umbilical vesicle. This forms a narrow fold with a free edge encircling the rabbit's blastocyst at the level of the sinus terminalis; but it contracts no relations with the uterine wall. It remains to be decided, by the acquisition of earlier stages, exactly how the condescence is brought about in the beaver. At present we can only deal with the definitive formation.

The umbilico-placental membrane represents what there is of the somatopleure of the exocoelom; the rest of the chorion is the inverted vascular splanchnopleure of the exocoelom. The membrane in question is transparent and, in general, non-vascular; it forms a great part of the roof or placental wall of the blastocyst, the middle portion of the roof being occupied by the placenta. The distal or obplacental wall of the blastocyst comprises the whole of the vascular chorion below the sinus terminalis.

By cutting away the antimesometric wall of the utricule and leaving the mesometric wall with its foetal attachments intact, the umbilico-uterine membrane is seen stretched between chorion and mucosa in front of and behind the placenta (Fig. C). At this moment of the examination, the placenta is felt as a hard body

projecting in its entirety into the cavity of the blastocyst. The omphalo-mesenteric cord can be seen somewhat dimly through the brown-coloured chorion, ascending to a point opposite the left side of the foetus, where it abuts upon the chorion and spreads its vessels over the area vasculosa. At this same point there is a distinct aperture in the surface of the chorion leading into a long tube which accompanies the omphalo-mesenteric vessels for a certain distance and then ends blindly. This chorionic tube contains the same brown pigment as is diffused over the outer surface of the blastocyst; it is what remains at this stage of the omphalo-mesenteric canal (Fig. D).

In another specimen the chorionic vessels emerged upon the surface farther forwards, in front of the middle of the foetus, over the shoulder-region; the position of the point is very variable. The omphalo-mesenteric cord lies in the substance of the amnion, and at the point where the vessels enter the chorion, the latter adheres

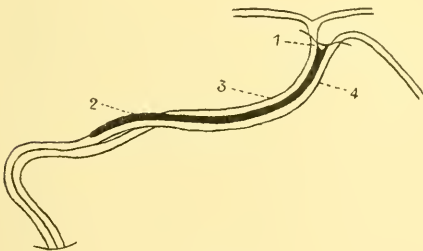


Fig. D.

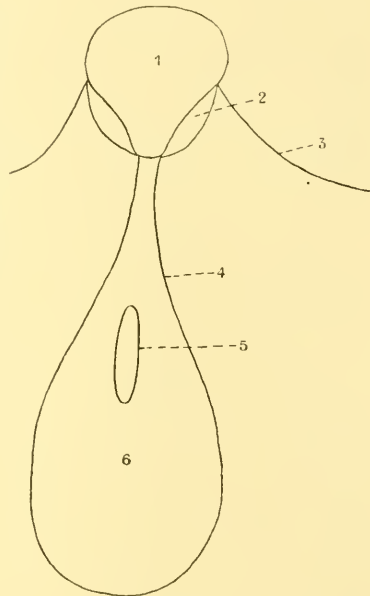


Fig. E.

Fig. D. The omphalo-mesenteric cord of Fig. C, dissected out and somewhat enlarged. 1. Aperture of omphalo-mesenteric canal. 2. The canal ending blindly. 3. Vein. 4. Artery.

Fig. E. View of the pear-shaped area on the uterine wall behind the placenta. 1. Caudal lobe of placenta. 2. The serotina. 3. Inner surface of uterus. 4. Line of insertion of umbilico-uterine ligament. 5. Opening of inter-utricular segment. 6. Inner surface of uterus within the line of concrescence (utero-placental area).

to the amnion, this being the only point where chorion and amnion meet.

As the umbilico-uterine condescence is perhaps the most original observation in connection with the foetal membranes of the beaver, the facts may be stated more clearly. On opening a foetal chamber of the uterus, the foetus is found surrounded by a brown vascular membrane which adheres to the uterine mucosa along the mesometric side by a cephalad adhesion, a placental adhesion, and a caudad adhesion. The two terminal adhesions are pear-shaped in contour, and embrace the intervening constricted parts of the uterus i. e. the inter-utricular passages. On cutting through the umbilico-uterine membrane which effects the cephalad condescence, a transparent membrane, the anterior umbilico-placental membrane, is exposed, with a yellow fluid pressing upon it from the interior of the blastocyst. Similarly on cutting through the caudad adhesion, the posterior umbilico-placental membrane is exposed, with the same yellow fluid showing through it. Both membranes, or rather both parts of the same membrane, are continuous with the rest of the chorion along the line of origin of the umbilico-uterine suspensory ligament.

An incision through the vascular chorion opens up the main cavity of the blastocyst, the exocoelom, in which the embryo is carried closely invested by a thin transparent non-vascular membrane, the amnion. The yellowish fluid first seen and mentioned above, was mostly contained in the space between chorion and amnion, i. e. in the exocoelom. But a little of the fluid was present in the amniotic cavity, where of course it constituted the liquor amnii. In another specimen most of the fluid was contained within the amnion, i. e. in the amniotic cavity, between the amnion and the body of the foetus. Thus on cutting through the hinder part of the chorion and holding the foetus up by the head, all the yellow fluid escaped from the exocoelom, but there was still some fluid left within the amnion like that in the outer sac. It is an albuminous fluid giving abundant coagulum when treated with MILLON'S reagent. The amnion therefore acts as an osmotic membrane stretched between the exocoelom and the amniotic cavity.

In the case of another foetus taken from the second pregnant female, all the yellow fluid was contained within the amnion which was greatly distended, filling up the greater part of the exocoelom.

The line of insertion of the umbilico-uterine ligament into the wall of the uterus circumscribes a pear-shaped area about  $2\frac{1}{2}$  inches (upwards of 60 mm) in length, extending beyond the placental region



in an equal manner at each end. The opening of each inter-utricular junction lies within this area (Fig. E).

Corresponding with the uterine pyriform areas, which we may distinguish as the utero-placental areas, there are two similarly shaped transparent windows or fenestrae pyriformes, in other words, the umbilico-placental areas, in the roof of the chorion. The latter areas are, in general, non-vascular, but occasionally a very fine vessel may be seen, here and there, traversing the membrane for a short distance and entering the sinus terminalis which borders it. This may indicate the existence, at an earlier stage, of a more thorough vascularisation of this part of the chorion and, if

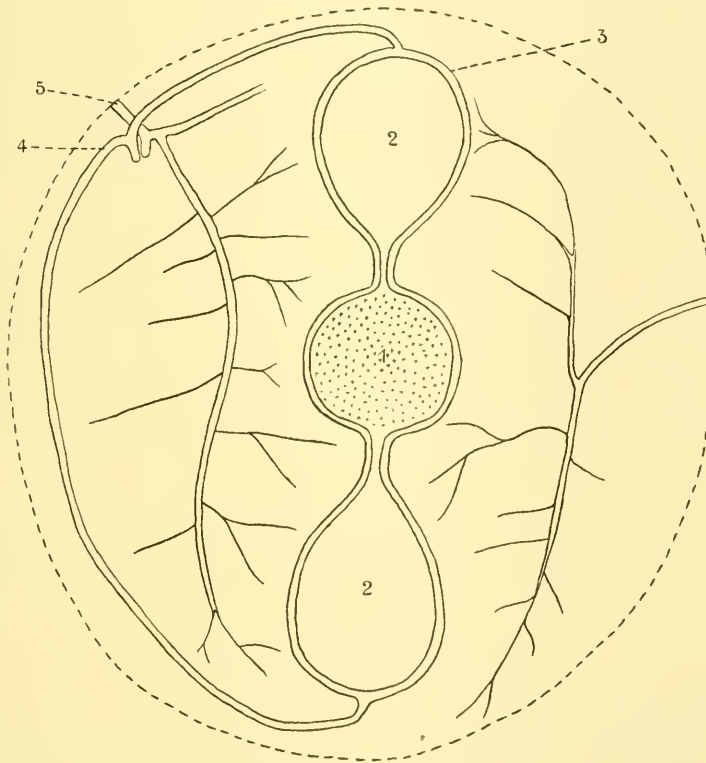


Fig. F.

Diagram of the placental aspect of the detached blastocyst. Only the main omphalo-mesenteric vessels are indicated.  
 1. Stalk of placenta. 2. Fenestrae pyriformes (umbilico-placental areas). 3. Sinus terminalis. 4. Artery. 5. Vein.

so, it would correspond with the condition described by DUVAL in the rabbit, where a temporary anastomosis between the allantoic and omphalo-mesenteric systems takes place through the somatic mesoderm of the umbilico-placental zone, about the 14<sup>th</sup> day of gestation.

The mesometric side forms the upper side or roof a foetal utricule. Therefore the inter-utricular segments open at each end of the utricule upon the roof of an otherwise closed space, the utero-placental-space, the floor of which is formed by the umbilico-placental membrane of the chorion, the boundary-walls by the umbilico-uterine ligament, the narrow end being occupied by the extremity of the placenta (Fig. E).

The general aspect of the superior or placental wall of the blastocyst, after detaching it from its adhesions to the mesometric wall of the uterus is shown in Fig. F. The placenta projects wholly within the chorion, the latter being inserted round the hilus on the upper or mesometric aspect; so that the upper hemisphere of the blastocyst presents a relatively even surface, except for its villosities and the torn disc of attachment to the decidua serotina or „maternal placenta“. I have not examined the circulation in the area vasculosa by the aid of injection, but am able to say that there is a good deal of variation in the ramifications of the main trunks. The sinus terminalis does not in every case form an uninterrupted ring round the disc of attachment of the placenta, but may receive branches at different points, looping partially round the disc from those points to form an interrupted ring. The pyriform areas are constant.

In the female which contained two foetus it was noted that the lower one presented its caudal end towards the vagina, while the upper one presented the head. The uterine chambers contained a brown fluid.

### 5. *Chorion and Placenta.*

The macroscopic relations of chorion and placenta in the beaver at the period of maturity will be better understood by comparing them with the corresponding parts in the guinea-pig, taking as the basis of the comparison DUVAL'S, Pl. XVII, Fig. 269 (1892) or TAFANI'S, Pl. IV, Fig. 1 (1886) reproduced in DUVAL'S text-figure XCVIII (1892, p. 424); and in the rabbit as shown in DUVAL'S text-figure CIV A and B (1892, p. 446) which interprets the relations

between the endoderm of the umbilical vesicle and the ectoplacenta of the rabbit, including the intervening umbilico-placental zone.

The guinea-pig and still more the agouti (see DUVAL, 1892, p. 362, footnote) have a stalked placenta, and so to a certain extent has the beaver; although here the stalk is buried in the superior hilus of the placenta. In the guinea-pig and in Rodents generally, the placenta shows an inferior or foetal hilus where the allanto-chorionic mesoderm enters the ectoplacenta; and a superior hilus marked by the entrance of the utero-placental vessels.

The mature placenta of the guinea-pig has the form of a circular disc, appearing as an ellipse in vertical section with the transverse diameter nearly three times the length of the vertical. On the upper side of this disc, the central third of it is occupied by the placental stalk, the border of which constitutes the zone of adhesion of the placenta to the serotina. Connected with this zone is the residuum of the *decidua capsularis*, forming a residual zone different from that so-named by DUVAL in the rabbit's blastocyst. The rest of the upper side of the disc consists of the free upper surface of the placenta, separated from the uterine wall by the utero-placental groove or recess. On the lower side of the placental disc, the central quarter of its area is occupied by the entrance of the allantoic stalk, at the base of which the amnion is inserted; and between this point and the free edge of the disc, is the zone of insertion of the vascular chorion (or proximal wall of the umbilical vesicle) into the inferior or foetal surface of the placenta. This in fact is the umbilico-placental insertion of the guinea-pig, the placental stalk forming the sole connection between blastocyst and uterus.

The chorion of the beaver is inserted at the upper side of the placenta round the placental stalk; and from there the insertion is continued into the uterine wall by the mediation of the umbilico-uterine ligament round the above mentioned pyriform areas. Outside the umbilico-placental insertion, but still on the upper surface, is the line of insertion of the amnion, i. e. the amnio-placental insertion, circumscribing an oval or elliptical area. The level of this line varies in different specimens; it is sometimes much lower down (i. e. towards the foetal aspect) on the peripheral surface of the placenta (Fig. G).

The outer surface of the chorion is beset with close-set endodermic villi which have the form of linear, more or less undulating

ridges, and crescentic folds. The villosities are flattened from side to side, so that they present a clean-cut appearance with thin free edges. They are much lower on the obplacental surface (corresponding with the back of the foetus) than at the ends and sides of the blastocyst: so that whereas the inferior free surface (i. e. inferior

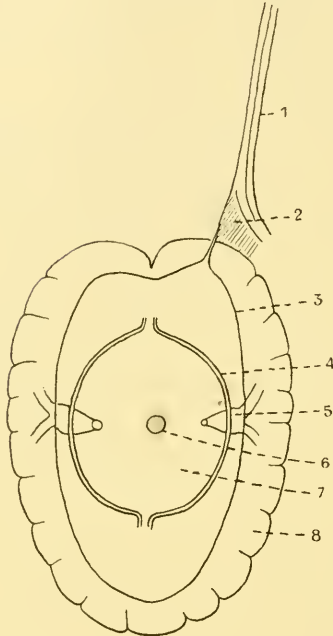


Fig. G.

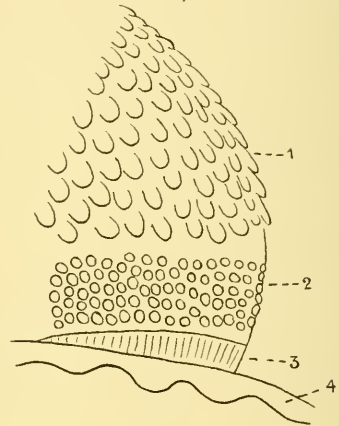


Fig. H.

Fig. G.\*) Detached placenta of beaver from above, i. e. from the maternal aspect. 1. Omphalo-mesenteric cord. 2. Omphalo-mesenteric ligament. 3. Amnio-placental insertion. 4. Umbilico-placental insertion with sinus terminalis. 5. Efferent utero-placental vessel. 6. Afferent utero-placental vessel. 7. Stalk or radix placentae. 8. Placenta.

Fig. H. Semidiagrammatic view of caudal end of blastocyst. 1. Splanchnopleuric villi. 2. Granulated zone. 3. Umbilico-uterine ligament. 4. Uterine wall.

\*) The symmetrical notch at the front end of the placenta was only conspicuous in the particular specimen here figured.

with relation to the placenta, which is superior) of the blastocyst appears relatively smooth to the unaided eye, the superior hemisphere appears shaggy. The shagginess is due to the high crescentic villi, which project as much as a millimetre above the surface. They cease abruptly some distance (about the width of 1,5 centimetre)

from the line of insertion of the vascular chorion<sup>1</sup>), i. e. below the level of the sinus terminalis (Fig. H).

Over this narrow interval the surface appears granulated when examined with a lens, being covered with low elevations flattened from above. Here and there on the general surface, a villus is found presenting a turgid, vesicular or inflated structure, suggesting that all the villi might be capable of similar dilatation *intra vitam*; or it may be merely a *post mortem* appearance.

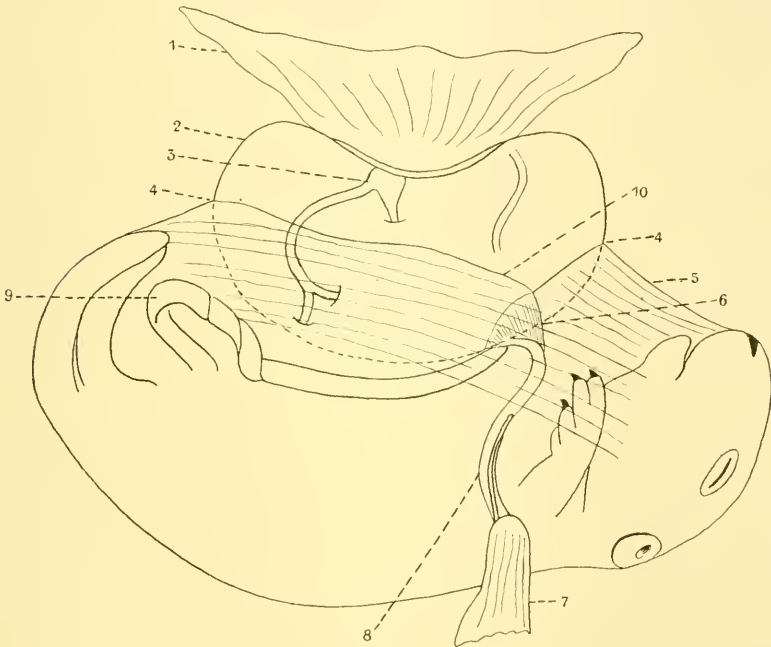


Fig. J.

Foetal beaver in its amnion suspended back downwards from the placenta; seen after ablation of the chorion, pieces of which are left at the umbilico-placental insertion and at the occlusion of the amnion, at the end of the omphalo-mesenteric cord.

1. Portion of chorion, turned aside. 2. Placenta. 3. Utero-placental vessel. 4. Point where the amnion meets the placenta. 5. Amnion. 6. Omphalo-mesenteric ligament, seen through the amnion. 7. Portion of chorion. 8. Omphalo-mesenteric cord. 9. Umbilical cord. 10. Amnio-placental insertion.

1) The vascular chorion of the mature Rodent blastocyst is the *Tunica quarta seu erythroidalis* of Needham. *Tunica erythroidalis* might well be adopted as a distinctive name for it. *Endo-chorion* (Dutrochet) and *Endochorionic villi* would also be suitable terms.



The placenta of the beaver adheres to the uterus over a discoidal area, but the placenta itself is not disc-shaped. It forms a massive kidney-shaped organ, projecting bodily into the exocoelom, the lower or foetal part of it embraced by the amnion, as already described and again represented in Fig. J.

With a foetus having a crown-rump measurement of 130 mm. the placenta is 60 mm long, 34 mm wide, and about the same (34 mm) in height. The hilus of the kidney-shaped organ is situated on its superior or uterine aspect, and is marked by the insertion of the placental stalk or root (*radix placentae*).

The surface of the placenta presents a somewhat lobulated structure, the shallow grooves between the lobules giving passage to the superficial blood-vessels, maternal veins and foetal arteries, of the placenta. Internally there is no marked differentiation into lobules, the entire mass of the spongy placenta consisting of a uniform dark vascular reticulum, the allanto-chorionic ingrowths being diffuse and not sufficing to produce a definitely septate division of its substance. Median vertical sections show a definite contact-zone where the dark spongy ectoplacenta impinges upon the whitish serotina or trophospongia at the root of the placenta. The central mass of the serotina appears, at this stage, to be in a condition of pulpy histolysis.

The vascular labyrinth of the spongy ectoplacenta consists of sanguimaternal canalicules with plasmodial walls, separated by allanto-chorionic (foetal) capillaries. I propose to postpone the histological examination of the placenta and associated structures to a future occasion when it may be possible to have procured earlier stages. The macroscopic condition of the parts, at this period of gestation, appeared to me to present a sufficient number of interesting features to justify their presentation in this form and on this memorable occasion.

The inferior or foetal aspect of the placenta is occupied by the umbilical cord and the allantoic vesicle. The latter appears as a bladder full of clear fluid, firmly adhering to the placenta. Upon pressing the bladder between the fingers, it proved to be a closed vesicle, the fluid not finding any means of exit.

The spirally twisted umbilical cord, containing both the allantoic and the omphalo-mesenteric vessels, passes forwards to the cephalad end of the placenta, where the omphalo-mesenteric cord leaves it and bends upwards (i. e. towards the back of the embryo; it should be

“downwards” with relation to the placenta) to the side of the chorion as already described, adhering to the amnion until it reaches the chorion. The allantoic vessels pass backwards to be distributed throughout the spongy placenta. At the point where the omphalo-mesenteric and allantoic vessels diverge from the common umbilical cord, they are suspended to the foetal surface of the placenta by a ligament, like a mesentery, formed by apposition of sheets of the amnion; this may be named the omphalo-mesenteric ligament (Fig. H—K). It acts as a suspensory ligament for the umbilical cord which maintains a horizontal course, parallel with the ventral surface of the foetus, until it abuts upon the placenta.

The embryo itself is not suspended by its umbilical cord, but by the insertion of the amnion upon the surface of the placenta. This suspensory function of the mammalian amnion is one which, I believe, is not commonly emphasized. When a specimen, prepared as shown in Fig. J, is held up by grasping the placenta in the hand, the weight of the embryo is entirely sustained by the amnion, the umbilical cord remaining horizontal.

In another specimen, the umbilical cord was much more convoluted, its horizontal course short, and it reached the placenta near its caudal end; the omphalo-

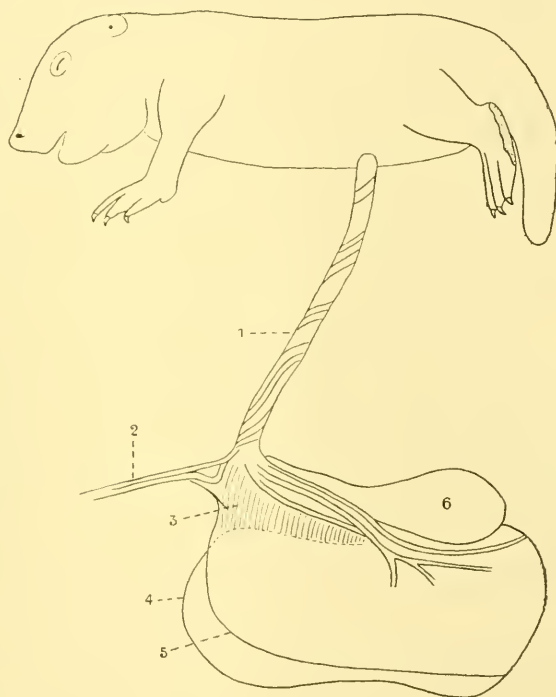


Fig. K.

Foetal beaver removed from its amnion, showing the attachment of the umbilical cord and allantoic vesicle to the placenta.

1. Umbilical cord. 2. Omphalo-mesenteric cord.
3. Omphalo-mesenteric ligament. 4. Placenta. 5. Amnio-placental insertion. 6. Allantoic vesicle.

mesenteric cord, on leaving the common umbilical cord, ascended to the chorion on the right side of the foetus instead of on the left.

### 6. *Unilateral Gestation.*

The material upon which this paper is based comprised altogether six adults and six foetus. Although the adults, caught in the traps, were of different ages, from yearling upwards, they were all females. The yearling beaver is regarded as a delicacy and the specimen had been cut up into „petits morceaux“ before I had an opportunity of dissecting it; but my companion, an intelligent man and a great connoisseur of game, assured me positively as to its sex.

According to E. T. SETON and to common report, the beaver does not begin to breed until it is three years old and it attains the age of 12—15 years (MORGAN). SETON says that the “beaver is a strict monogamist. The mating season is February, and the pair make then and there a contract for life. Gestation lasts about three months; toward the end of that time the mother separates herself from her mate, that is, I suppose, compels him to move out and keep away. . . . The young are born in the month of May; their eyes are open from the first.”

The first pregnant female obtained by me, taken from the trap on April 21<sup>st</sup>, contained, as mentioned above, four advanced foetus in the right uterus only; these were examined as to their membranes in the fresh condition and were then preserved without further dissection. The left uterus was empty, thick-walled, of uniform diameter; and subsequent sections showed it to be in a normal, healthy condition, with uterine epithelium intact. The left ovary presented the same general appearance as the right ovary dotted here and there with small round clear patches, the follicles.

The second pregnant female was taken on the following day. It contained two equally advanced foetus in the right uterus only; the left uterus was empty as in the previous example. I dissected these on the spot and, having ascertained that they were both males, cut out the testes and fixed them, one pair in concentrated sublimate solution, the other pair in FLEMING'S solution, leaving the vasa deferentia in situ in the bodies of the foetus, which were then preserved. Each foetus possesses four very distinct mammary pits in the pectoral region.

Three coincidences seemed to me to be worth noticing, namely, the exclusive capture of females, the unilateral gestation, and the male sex of the two foetus taken from the body of the second pregnant female. These facts appeared to indicate a possible segregation of sexes in the beaver, extending to the habits of the adult and the gestation of the young.

On my return to Montreal I took steps to verify the behaviour of rabbits in regard to the distribution of sexes in the horns of the uterus. I ascertained that rabbits are ambidextrous, if that expression suits the case; in other words, that male and female foetus occur indifferently in the right and left uterus. I made this out by dissection of the foetus extracted from the uteri, controlled by sections of the foetal gonads, not by extirpation of one of the ovaries of the parent.

While this experiment with rabbits was going forward I became aware, from the columns of „Nature“ (May 18th, Vol. 86, p. 392) of the existence of Dr. RUMLEY DAWSON's book on *The Causation of Sex* (1909), and of the paper on the effects of ovariectomy in the rat by L. DONCASTER and F. H. A. MARSHALL (1910). Dr. DAWSON's hypothesis supports the view that in the human species the right ovary gives rise exclusively to male-producing ova and the left ovary to female-producing ova. The theory is based largely upon evidence of alternate male and female ovulations.

DONCASTER's and MARSHALL's experiments on the rat „indicate without any doubt that in the rat it is not true that ova determining one sex are produced from one ovary, and those determining the opposite sex from the other, for each rat, with one ovary completely removed, produced young of both sexes.“ They add that „this does not of course prove that the 'right and left ovary hypothesis' is not true for man, but its definite disproof for another mammal detracts from its probability.“

In view of these statements I proceeded to determine the sex of the four foetus obtained from the first pregnant female. They all proved to be males, the testes occupying an identical position in each, far back in the inguinal region of the abdominal cavity.

The unilateral ovulation of birds has nothing in common with the unilateral gestation of mammals, except in regard to the physico-mechanical or topographical conditions which accompany it, if indeed they do not in some measure determine it. *The situs matricis*



has to be accommodated to the general situs viscerum. In order to appreciate this point of space-relations, it would be useful to compile a table to show the ratios between the size and number of the mature foetus and the size of the parents in different cases. In the case of the beaver described in this paper, the crown-rump measurement of the foetus was about 130 mm; the trunk-measurement (snout to vent) of the parent was 27 inches or about 680 mm. The proportion is therefore 13:68 or about 1 to 5.

Unilateral gestation necessarily occurs in all species of mammals which normally give birth to one offspring at a time, even when the foetus is lodged in a median uterus simplex. It is not common to find pluriparous mammals carrying their young at a given moment in one horn only of the uterus.

In SIR WILLIAM TURNER'S description of the placentation of *Macacus cynomolgus* (1878) he remarked that the right ovary was purplish coloured and contained a corpus luteum; the left ovary was cream-coloured with numerous semi-transparent specks on its surface. The foetus was a male, covered with hair.

On the other hand different results were obtained by SIR WILLIAM TURNER in the case of Lemurs. A gravid uterus of *Propithecus diadema* contained a single foetus which occupied the corpus uteri and left cornu. The right ovary was about the size of a common pea; the left was double the size, and contained a corpus luteum. The foetus was well developed, and measured 5 inches from the tip of the nose to the root of the tail. The tail was  $3\frac{1}{2}$  inches long. The surface of the body was covered with hair, and the nails were distinct. The incisor, canine, and premolar teeth were erupted, but the molars were concealed by the gum. The foetus was a male. In this instance therefore the foetus was sinistral and male. A somewhat larger sinistral foetus of *Lemur rufipes* was not sexed. Of four specimens of the gravid uterus of this species (*L. rufipes*), the corpus luteum was found in the ovary corresponding to the gravid cornu in three instances; in the fourth it was in the ovary of the opposite horn (TURNER 1876).

The Canada Porcupine is a highly specialised Rodent of semi-arboreal and solitary habits. According to C. H. MERRIAM (quoted by SETON) the young are born about the first of May and are monstrous for the size of the species. They are actually larger, and relatively more than 30 times larger, than the young of the Black-bear at birth. On May 1, 1882, at Big Moose Lake, Merriam ..shot



a female porcupine which contained a foetus that would certainly have been born within three or four days. It weighed  $1\frac{1}{4}$  lbs (567 g) and measured in total length  $11\frac{1}{4}$  inches (285 mm), the head and body measuring about  $7\frac{3}{4}$  inches (just 195 mm). It was densely covered with long, black hair, and the quills on its back measured a little over half an inch (13 mm) in length. The discoid placenta measured  $2\frac{1}{4}$  inches (57 mm) in diameter."

How easy it would have been, and how unnecessary it must have seemed, to have mentioned the horn of the uterus and the sex of the foetus. It would have constituted a unit record. Of course the sex of the foetus of Rodents and of many other mammals can only be determined by dissection.

The varied psychic manifestations which are so much in evidence in the manifold works of the beaver — the dam, the lodge, the burrow, the treecutting, and the artificial canal, — indicate a degree of segregation of the association-centres of the brain beyond what may be perceptible in a histological examination. In this matter of neural or psychic segregation, the beaver occupies a position amongst Rodentia comparable with that attained by Man amongst Primates. Chipped wood is as sure a beaver-sign as chipped flint is a human sign. The particularities of placentation, in Beaver and Man, may perhaps be correlated more or less remotely with their psychic developments. HUBRECHT (1908) has suggested that the phenomena of placentation are „intimately related to the higher development which characterises the Mammalia as against the lower Vertebrates“. There is thus created an a priori possibility that segregation may affect the sexual conditions of such highly differentiated types.

The Rabbit and Rat breed three or four times a year and commence to reproduce at the age of about six months. The Beaver breeds once a year and commences to reproduce at the age of about three years. These facts alone indicate differences in the sexual conditions of the Beaver as compared with other Rodents; and the question may be put: — In what do these differences consist? Perhaps the answer may be in part: — In unilateral sexual segregation. But before any answer could be given categorically, a much greater quantity of records than is at present available, would have to be examined.

The normal symmetry of the gonads in mammals is originally part of the primitive symmetry of bilateral animals. Modifications

of symmetry may be brought about in various ways. In the simplest cases a disturbance of symmetry is correlated with topographical conditions of space. A more subtle change may be the result of physiological division of labour, accompanying a high degree of specialisation of habits and organisation. This could take effect, either as implied by RUMLEY DAWSON, by unilateral sexual segregation, or as suggested by DONCASTER and MARSHALL, by simple alternate ovulations.

### 7. The Amniotic Fluid.

Having collected a small quantity of the amniotic fluid from one of my foetal beavers, I handed the bulk of it over to Prof. R. F. RUTTAN of the Medical Faculty, McGill University, who kindly permits me to append the results of his analysis to this paper.

It appears that there are not many available records of such analyses; and it seemed desirable to fix the biochemical significance of the amniotic fluid of such a typical Rodent as the beaver.

When the fluid was obtained in April, I added to it a couple of drops of formalin. When Prof. RUTTAN received it in September, it had lost a good deal of its original colour but not all. The details of the analysis are given in the subjoined table.

#### Analysis of Amniotic Fluid of Beaver (R. F. RUTTAN, M. D., September, 1911).

A nearly colorless fluid; pale yellow opalescent, with flocculent precipitate.

Quantity, 44 cc.

Specific Gravity, 1,0098.

Reaction, neutral to Litmus, acid to Phenolphthalein, and faintly alkaline to Methyl orange.

	grammes per litre
Total Solids	17,82
Ash	4,98
Total Nitrogen	1,13
Calculated to Proteins	7,09
Serum Albumin and )	
Serum Globulin        )	2,65

	grammes per litre
Chlorine	1,66
Urea	0,25 to 0,3
Phosphates, present.	
Sulphates, present.	

The Ash gave spectra of Calcium, Potassium and Sodium.  
No reactions for Glucose, Uric acid, or Creatinin obtained.

### Literature consulted.

1. ASSHETON, RICHARD, A Re-investigation into the Early Stages of the Development of the Rabbit, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, Vol. 37, 1895, p. 113—164, tab. 13—17.
2. —, On the Causes which lead to the Attachment of the Mammalian Embryo to the walls of the Uterus, *ibid.* p. 173—190, tab. 19.
3. —, The Morphology of the Ungulate Placenta, particularly the development of that organ in the sheep, and notes upon the Placenta of the Elephant and Hyrax, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)*, Vol. 198, 1906, p. 143—220, tab. 9—13.
4. AUDUBON, J. J., and J. BACHMANN, *The viviparous Quadrupeds of North America*, Vol. 1, New York 1846.
5. CALHOUN, LAURA A., *The Law of Sex Determination and its Practical Application*, New York 1910 (see Review in: *Nature*, July 27, 1911, Vol. 87, p. 109).
6. DAWSON, RUMLEY, *The Causation of Sex*, London 1909 (cited from DONCASTER and MARSHALL, q. v.).
7. DONCASTER, L. and F. H. A. MARSHALL, The effects of one-sided ovariectomy on the sex of the offspring, in: *Journ. Genet.*, Vol. 1, No. 1, November 1910, p. 70—72.
8. DUVAL, MATHIAS, *Le Placenta des Rongeurs*, in: *Journ. Anat. et Physiol.*, Vol. 25—28, 1889—1892.
9. —, *Le Placenta des Carnassiers*, *ibid.*, Vol. 29—30, 1893—1894.
10. FLOWER and LYDEKKER, *Mammals Living and Extinct*, London 1891.
11. HILL, J. P., Contributions to the Embryology of Marsupialia. I. The Placentation of Perameles, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, Vol. 40, (1897) 1898, p. 385—442, tab. 29—33. II. On a Further Stage in the Placentation of Perameles, *ibid.*, Vol. 43, p. 1—15, tab. 1—2. III. On the Foetal Membranes of *Macropus parma*, *ibid.*, p. 16—22, tab. 2, fig. 9. IV. The Early Development of

- the Marsupialia, with special reference to the Native Cat (*Dasyurus viverrinus*), *ibid.*, Vol. 56, December 1910, p. 1—134, tab. 1—9.
12. HILL, J. P., On the Foetal Membranes, Placentation and Parturition of the Native Cat (*Dasyurus viverrinus*), in: *Anat. Anz.*, Vol. 18, 1900, p. 364—373.
  13. HUBRECHT, A. A. W., Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes, in: *Verh. Kon. Akad. Wet. Amsterdam*, Vol. 4, 1895, p. 1—66, tab. 1—4.
  14. —, Ueber die Entwicklung der Placenta von *Tarsius* und *Tupaja* nebst Bemerkungen über deren Bedeutung als haematopoietische Organe, in: *Proc. Internat. Congr. Zool. Cambridge*, 1898, p. 345—411, tab. 4—15.
  15. —, Early Ontogenetic phenomena in Mammals and their bearing on our interpretation of the Phylogeny of the Vertebrates, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, Vol. 53, November 1908, p. 1—181. (This memoir contains references to Prof. HUBRECHT's previous papers on the placentation of various mammals.)
  16. —, The Foetal Membranes of the Vertebrates, *ibid.*, Vol. 55, 1910, p. 177—188.
  17. MARSHALL, F. H. A., The oestrous cycle and the formation of the corpus luteum in the sheep, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)*, Vol. 196, p. 47—97, tab. 7—10.
  18. MARSHALL, F. H. A. and W. A. JOLLY, Contributions to the Physiology of Mammalian Reproduction, *ibid.*, Vol. 198, p. 99 bis 141, tab. 7—8.
  19. MARTIN, HORACE T., *Castorologia or the History and Traditions of the Canadian Beaver*, London 1892.
  20. MERRIAM, CLINTON HART, *The Mammals of the Adirondack Region*, 316 pp., New York 1884 (cited from E. T. SETON q. v.).
  21. MORGAN, LEWIS H., *The American Beaver and his Works*, Philadelphia (Lippincott) 1868.
  22. SETON, E. THOMPSON, *Life-histories of Northern Animals*, Vol. 1, *Grass-Eaters*, New York (Scribner) 1909.
  23. TURNER, WILLIAM, On the Placentation of the Lemurs, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. 166, (1876) 1877, p. 569—587, tab. 49—51.
  24. —, On the Placentation of the Apes, with a Comparison of the Structure of their placenta with that of the Human Female, *ibid.*, Vol. 169 (1878), 1879, p. 523—562, tab. 48—49.
  25. WILLEY, A., Trophoblast and Serosa. A contribution to the Morphology of the Embryonic Membranes of Insects, in: *Quart. Journ. Microsc. Sc.*, Vol. 41, 1899, p. 589—609.
  26. —, The Lacteal Tract of *Loris gracilis*, in: *Spol. Zeyl.*, Vol. 3, (1905) 1906, p. 160—162.



- 218 A. WILLEY, Foetal Membranes of the American Beaver (*Castor canadensis*).
27. WILSON, J. T. and J. P. HILL, Primitive Knot and Early Gastrulation Cavity co-existing with Independent Primitive Streak in *Ornithorhynchus*, in: *Proc. Roy. Soc. London*, Vol. 71, 1903, p. 314—322.
28. —, Observations on the Development of *Ornithorhynchus*, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London (B)*, Vol. 199, 1907, p. 31—168, tab. 1—17.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Studien am Integument der Reptilien.

## II. Die Hautverknöcherungen von *Heloderma*.

Von

Privatdozent Dr. **W. J. Schmidt**, Bonn.

Mit Tafel 13 und 3 Abbildungen im Text.

Die Familie der Helodermatiden wird von 2 sehr nahestehenden, in Mexiko, Neumexiko und Arizona verbreiteten Arten einer Gattung gebildet, von *Heloderma horridum* GRAY und *H. suspectum* COPE. BOULENGER (1885, Catalogue of the Lizards in the British Museum) bringt sie in der Nähe der Anguiden und Varaniden unter. Nach SOKOLOWSKY (1899, Über die äußere Bedeckung bei Lacertilien, Zürich) zeigen diese Formen gewisse Übereinstimmung des Integuments mit den Geckoniden, so daß dieser Autor zum Schluß kommt, *Heloderma* sei der lebende Überrest einer Stammgruppe, die mit den Varaniden und Geckoniden in genealogischem Zusammenhang stehe.

Von besonderem Interesse ist das Integument dieser Formen durch das Vorkommen von Verknöcherungen in den Höckern der Rückenhaut bei Erwachsenen (BOULENGER, 1885, p. 300). Schon SOKOLOWSKY (1899, p. 35) hat auf die Bedeutung dieser Tatsache hingewiesen. Da er annimmt, im Integument der Eidechsen habe sich eine allmähliche Umformung von Rundhöckern zu platten Schuppen vollzogen, tragen nach ihm die Knochen in den Höckerschuppen von *Heloderma* einen älteren Charakter zur Schau als die Kalkschuppen der Scincoiden.

Mir standen in Alkohol konservierte Hautstücke von Rücken, Seiten und Bauch einer *Heloderma*-Art zur Verfügung. Zur sicheren Bestimmung der Species reichten sie nicht aus, ich vermute jedoch, daß es sich um *Heloderma horridum* handelt. Es ist das aber ziemlich gleichgültig, da die Unterschiede der beiden Arten sehr gering sind.

SOKOLOWSKY'S Angaben über das Hautrelief, die einiges mehr bringen wie die Mitteilungen früherer Beobachter, sind besonders in einem Punkte besserungsbedürftig. Die großen Höcker, welche den Rücken in diagonalen, durch die Unregelmäßigkeit der prächtigen Zeichnung weniger hervortretenden Reihen bedecken, sind nicht radiärsymmetrisch, wie jener Autor meint. Betrachtet man ihr Profil, so läßt sich unter dem Binokularmikroskop an den meisten feststellen, daß sie cranial langsamer ansteigen als caudal abfallen und daß ihre höchste Stelle (das Erhebungszentrum) nicht über der Mitte der Höckerbasis liegt, sondern nach hinten verschoben ist. Die Richtigkeit dieser Beobachtung bestätigen Schmitte vollauf (s. Textfig. B). Es handelt sich also nach SOKOLOWSKY'S Bezeichnungsweise nicht um Rund-, sondern um Zapfenhöckerpapillen, nicht um radiär-, sondern um bilateralsymmetrische Hautelemente. Zwischen den großen Papillen finden sich kleinere, flache, unregelmäßig geformte Schüppchen, welche die ersten an der Basis umfassen. BOULENGER heißt sie „granulate skin“, SOKOLOWSKY Körnerpapillen; es möge dahingestellt bleiben, ob diese Bildungen nicht eher den Namen von Falten als von Papillen verdienen; sie sind so klein, daß sie dem unbewaffneten Auge fast entschwinden. Nach den Seiten zu verändern die Zapfenhöckerpapillen ihre Gestalt, werden niedriger und strecken sich in der Längsrichtung des Körpers zu schlanken Ovalen. Unter weiterer Abflachung und Verbreiterung gehen sie dann in die dicken, platten, viereckigen Schuppen des Bauches über.

Alle Rückenhöcker des mir vorliegenden Tieres — nicht nur einige, wie BOULENGER angibt (1885, p. 300: „some of the larger tubercles ossifying in the adult“) — sind derart verknöchert, daß sich die Haut mit einer Schere kaum bewältigen läßt, wenn man durch die Tuberkel zu schneiden versucht. Die Verbreitung dieser Ossifikationen reicht noch etwas an den Seiten des Körpers hinab, bis in den Beginn der Übergangsschuppen zwischen Dorsal- und Ventralseite; die Bauchhaut ist völlig knochenfrei.

Zur genaueren Untersuchung wurden die Hautknochen durch schwache Kalilauge unter Anwendung einer Temperatur von 60° C

sauber herausmaceriert. Sie sind von rundlichem oder länglichem Umriß und haben etwa die Form eines Schildkrötenpanzers, sind also dorsal kuppelig gewölbt, ventral eben oder gleichfalls, aber minder stark, vorgebuchtet (Fig. 1, Taf. 13). An der Basis setzt sich mehr oder weniger deutlich ein gerundeter Rand ab (vgl. Aufsicht Fig. 1 und Schliß Fig. 3, Taf. 13). Manche Verknöcherungen wiederholen in der Gestalt die überdeckende epidermoidale Bildung insofern, als auch sie nach vorn langsamer abfallen als nach hinten; bei diesen ist gewöhnlich der Randwulst cranial besser ausgebildet.

Die gewölbte Oberseite der Verknöcherungen weist etwa 12–20, weiten Trichtern ähnelnde Vertiefungen auf, die durch gerundete Firste voneinander getrennt sind (Fig. 1, Taf. 13). Im Grund der Trichter sind kleine Öffnungen sichtbar. Die Unterseite erscheint hell und dunkel und kreuzweise gestreift; in der Mitte sind die Streifen geradlinig, nach dem Rande zu passen sie sich etwas dessen Krümmung an (Fig. 2, Taf. 13). Auf der Unterseite macht sich eine zentrale Öffnung von deutlich viereckiger Umrahmung bemerkbar (Fig. 2, Taf. 13); seltner sind zwei derartige Löcher oder noch mehr, alsdann gewöhnlich ein größeres zentrales und kleinere exzentrische vorhanden. Durch diese Öffnungen treten die Blutgefäße und Nerven ein, welche die Zapfenhöckerpapillen versorgen. Aus Schlißen ergibt sich, daß der an der Basis eintretende Kanal zunächst etwa bis zur halben Höhe der Verknöcherung emporsteigt, um dann (s. Fig. 5, Taf. 13) nach außen und oben dichotom gegabelte Äste abzugeben, die im Grund der erwähnten Trichter zutage treten.

Der Durchmesser der Verknöcherungen beträgt 2,5–3,0 mm, die Dicke weniger als die Hälfte hiervon. Die Farbe ist auf der Oberseite mit Ausnahme des abgesetzten Randes ein mattglänzendes Alabasterweiß. Der Rand selbst und die Unterseite sind weiß ohne Glanz.

In der Übergangszone von der Rücken- zur Bauchseite nimmt die Größe der Verknöcherungen ab; sie füllen einen immer kleineren Teil des Hautelements und schwinden schließlich ganz. Mit ihrer Verkleinerung treten Formänderungen ein. Da es sich hier nicht um eine degenerative Rückbildung vorhandener Verknöcherungen, sondern um ihre immer weniger weit fortschreitende Ausbildung handelt, stellen die verschieden großen Ossifikationen gleichsam dauernd festgehaltene Zustände aus der

Genese der vollkommen entwickelten dar. So lassen sich Anhaltspunkte für die Ontogenie der Hautknochen gewinnen.

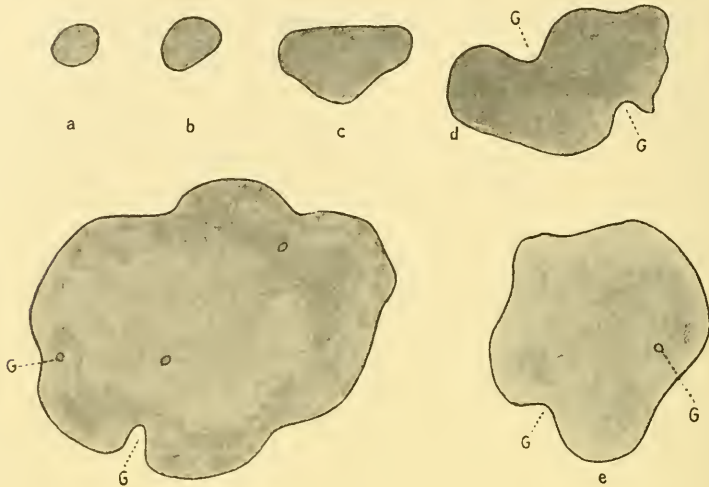


Fig. A. *Heloderma*.

a—f aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien von Hautverknöcherungen. 30:1.  
G durch Blutgefäße hervorgerufene Einbuchtungen und Durchbohrungen.

Die kleinsten Verknöcherungen, die ich in der Übergangszone beobachtete — 0,4 mm und weniger groß — haben rundliche Form. An aufgehellten Stücken kann mit Sicherheit festgestellt werden, daß sie kleine Durchbohrungen besitzen (Textfig. Aa u. b). Bald aber wird ihre Umrandung unregelmäßig (Fig. Ac, d), indem Einbuchtungen (G) auftreten, bedingt durch Nerven und Gefäße der Cutispapille, die ihrem Wachstum hemmend im Wege stehen. Bei weiterer Größenzunahme werden die Gefäße und Nerven vom Knochen überwallt und gelangen dadurch in ihn selbst hinein. So begegnet man schon ansehnlichen Ossifikationen, die eine (Fig. Ae) oder mehrere (Fig. Af) Durchbohrungen und am Rande verschieden tiefe Einschnitte nur teilweise umschlossener Gefäße aufweisen. Auf diesem Stadium ist die Zahl der Löcher auf Ober- und Unterseite gleich. Aus Schnitten (s. Textfig. B, der Pfeil weist caudalwärts) ergibt sich, daß diese kleinen Verknöcherungen im Gipfel der Cutispapille liegen. Somit wird zuerst der obere Teil der späteren Knochenschuppen angelegt. Die auf der Unterseite der Verknöcherungen (in jenem Stadium) austretenden Gefäße usw. führen zu dem Hauptstamm nach



der Mitte des Schuppenkörpers hin. Mit der zunächst basalwärts fortschreitenden Volumzunahme der Verknöcherungen kommen sie in Rinnen der Unterseite zu liegen und werden dann überwachsen, so daß nur noch eine Öffnung auf der Unterseite des Hautknochens sichtbar bleibt, die eben dem Hauptstamm entspricht. Demnach wird zuerst die



Fig. B. *Heloderma*.

Schnitt durch einen Höcker von den Seiten des Körpers. 10,5 : 1.

*Ep* Epidermis, *K* Cutis, *Kn* Verknöcherung; der Pfeil weist caudalwärts.

Spitze, dann die Basis und zuletzt der Rand eines Hautknochens gebildet; die so fertiggestellte Ossifikation wächst aber später noch allseits durch Auflagerung neuer Knochenschichten.

Von Mikrotomschnitten durch die Haut wurde bei der Härte und Größe der Knochenbildungen Abstand genommen; auch war die Konservierung nicht derart gut, daß auf diesem Wege ein Einblick in histologische Verhältnisse zu erwarten war. Über die Topographie der Hautknochen gaben einfache Durchschnitte der Haut, mit der Schere hergestellt, unter schwachen Vergrößerungen betrachtet, hinreichenden Aufschluß.



Fig. C. *Heloderma*.

Schnitt durch eine diagonale Höckerreihe des Rückens. 10,6 : 1.

*Ep* Epidermis, *K* Cutis, *Kn* Verknöcherungen; der Pfeil weist caudalwärts.

Textfig. C stellt einen Schnitt durch 3, in diagonaler Reihe aufeinander folgende Höcker aus der Rückenmitte dar. Die bilaterale Form der Papillen, ihr jählicher Abfall nach hinten (in der Richtung des Pfeiles), ist ersichtlich. Die Verknöcherungen (*Kn*) sind dem oberen Teil der Cutis (*K*), nahe der Epidermis (*Ep*) eingelagert. Ihre Unterfläche fällt nicht, wie man nach isoliert unter-

suchten annehmen könnte, in die Ebene der Haut, sondern ist so geneigt, daß sie von vorn nach hinten ansteigt.

Trotz der rohen Art der Herstellung geben die Durchschnitte wichtige Aufschlüsse über die Beziehung von Bindegewebe und Knochen. Die Cutis (K, Textfig. C) weist eine Schichtung auf, die in der Tiefe wagerecht verläuft und — denken wir uns für einen Augenblick die Verknöcherungen einmal weg — in die Höcker gleich Wellenbergen aufsteigt. In Wirklichkeit besteht aber der Gipfel des Wellenberges nicht mehr aus Bindegewebe, sondern aus Knochen; es setzt sich aber die Streifung der Cutis, der Ausdruck ihrer Schichtung, in unveränderter Weise in den Knochen fort. Das zeigt, daß die Hautknochen nichts anderes sind als verknöcherte Abschnitte der Cutispapillen, die deren ursprüngliche, in unverkalktem Zustand vorhandene, auf der Schichtung des Bindegewebes beruhende Struktur beibehalten.

Diese Auffassung bestätigt eine Untersuchung des feineren Baues der Verknöcherungen an Schliften, die in der üblichen Weise hergestellt wurden (Schleifen auf einer Stahlplatte mit Wasser und Korundstaub, dann Nachbearbeitung der Schriffe auf einer mattierten Glasscheibe mit Wasser). Sie (Fig. 3—6 Taf. 13) zeigen, daß die Hautknochen einen ausgesprochen faserigen Bau besitzen und daß der Faserverlauf dem gewöhnlich in der Cutis vorhandenen vollkommen entspricht. Im allgemeinen besteht die Cutis der Eidechsen aus einer Anzahl von Faserschichten; in jeder ist der Zug der Fibrillen im wesentlichen parallel zueinander, während die Verlaufsrichtung der Fasern benachbarter Lagen so wechselt, daß sie sich kreuzen; dazu kommen noch Fasern, welche die geschilderten Lagen senkrecht durchsetzen, die aufsteigenden Fasern. In den der Epidermis genäherten Teilen des Coriums wird der Faserverlauf weniger regelmäßig, indem aus den wagerechten Schichten immer mehr Fasern senkrecht nach oben abbiegen und gegen das Epithel hin ausstrahlen, vereint mit den Endstücken der aufsteigenden Stränge; so erhält der obere Teil des Coriums, die subepidermoidale Schicht, sein eigenes Gepräge. Ganz dieselben Verhältnisse kehren in der Architektur der Hautknochen von *Heloderma* wieder.

Der Schliff, welcher in Fig. 2 (Taf. 13) abgebildet ist, geht senkrecht zur Fläche der Haut etwas seitlich von der Mitte durch die Verknöcherung; auf einem medianen Schliff wäre der Hauptkanal

im Längsschnitt zu sehen, während hier nur ein von ihm ausgehender Ast quer getroffen erscheint. Im unteren Teil des Schliffes treten sehr schön die aufeinanderfolgenden Lagen mit wechselndem Faserverlauf hervor. Die alternierend nach zwei Richtungen verlaufenden Fasersysteme sind unter verschiedenen Winkeln getroffen: die Schlißrichtung geht mehr den im Bild dunkel erscheinenden Lagen parallel; in diesen lassen sich die Fasern daher auf weitere Strecken verfolgen als in den zwischenliegenden Schichten. Außerdem sind die Verhältnisse noch dadurch verwickelter, daß die Lagen nicht wagerecht verlaufen, sondern räumlich gedacht etwa Kugelschalen darstellen. So hat denn in den hellen Lagen, deren Fasern fast quer durchschnitten sind, auch ein Aufwärtsstreben der Fasern statt — entsprechend der bogigen Krümmung der alternierenden — so daß man bei schwächeren Vergrößerungen zunächst glauben könnte, die helleren Lagen beständen aus Fasern, welche die anderen senkrecht zur Fläche der Haut durchsetzten. In der Mitte des unteren Teiles des Schliffes sind auch aufsteigende Stränge sichtbar, welche tatsächlich in einer solchen Richtung verlaufen. Deutlicher noch kommen die beschriebenen Anordnungsverhältnisse der Fasern an einem kleinen Ausschnitt vom Unterrand eines entsprechenden Schliffes bei gesteigerter Vergrößerung zum Ausdruck (Fig. 4, Taf. 13).

Im oberen Teil des Schliffes geht die gleichmäßige Schichtung der Fasern allmählich verloren; sie erscheinen wellig. Noch höher hinauf lösen sich aus diesem Gewirre überall Fasern, die allseits senkrecht zur Oberfläche ziehen. Da diese senkrecht aufstrebenden Züge dem wulstigen Rand der Verknöcherung fehlen, dürfte hierin die Ursache des verschiedenen Aussehens von Rand und mittlerem Teil zu suchen sein (s. o.).

Diese Faseranordnung im oberen Teil der Verknöcherung läßt sich besser an Schliffen parallel zur Fläche der Haut studieren. Fig. 5 (Taf. 13) gibt einen solchen Durchschnitt in halber Höhe der Verknöcherung wieder. Fast in der Mitte ist der Hauptkanal quer getroffen; eine Anzahl dichotom gegabelter Seitenzweige liegen mehr oder minder weit verfolgbar in der Schlißebene und lassen zum Teil die Ausmündung auf der Oberfläche erkennen. Der zentrale Teil des Schliffes wird von einem System fast rechtwinklig gekreuzter Fasern eingenommen. Diese Schicht entspricht der welligen Lage auf dem Querschliff. Bei schwächeren Vergrößerungen gewinnt man den Eindruck, es handle sich um eine

Durchflechtung von Fasern; bei stärkeren dagegen kommt man zu dem Entscheid, daß überwiegend dieselben Verhältnisse bestehen wie in den tieferen Schichten, also eine wechselweise Lagerung von Lamellen mit parallelen Fasern; ferner machen sich Querschnitte aufsteigender Fasern bemerkbar. Die Kreuzung der Lagen unterbleibt am Rande; vielmehr lösen sich hier die Schichten in einzelne Fasern auf, die allseits senkrecht zur Oberfläche austreten, was nötigenfalls durch entsprechende, von der alten Verlaufsrichtung abweichende Krümmungen erzielt wird. Damit wird das Fasergefüge am Rande lockerer. Die nach der Peripherie verlaufenden Fasern bündeln sich schließlich auf (Fig. 6, Taf. 13), ganz wie es die Fasern der subepidermoidalen Schicht in unverkalkten Hautelementen zu tun pflegen.

Zwischen den Fasern befindet sich Knochenmasse mit Knochenzellen. Beide Bestandteile sind am leichtesten im oberen Teil der Verknöcherung nachzuweisen, weil zwischen den Fasern viel freier Raum bleibt (Fig. 6, Taf. 13). Im unteren Teil dagegen, in dem die Fasern dicht aufeinander gepreßt sind, läßt sich mit Sicherheit keine Zwischenmasse erkennen; aber auch hier erblickt man vereinzelt Knochenzellen und muß daraus die Anwesenheit jener erschließen. Die Knochenzellen sind reich verästelt und bilden durch Verschmelzen ihrer Ausläufer ein feinmaschiges Röhrenwerk, das die Grundsubstanz durchsetzt (Fig. 6, Taf. 13). Diese selbst erscheint granulär (was in der Abbildung nicht wiedergegeben ist, um die Übersichtlichkeit zu wahren). Während in den gekreuzten Lagen eine bestimmte Anordnung der Knochenzellen zu fehlen scheint (Fig. 5, Taf. 13), ziehen die peripheren Zellen in Reihen dem Rand parallel und sind auch in dieser Richtung in die Länge gestreckt. Im Zusammenhang hiermit steht eine Schichtung (Fig. 5, Taf. 13), die das allmähliche Wachstum der Verknöcherung dartut. Wachstumslinien können wir die Grenzen der Schichten nennen.

Die Gefäßdurchbohrungen sind von einer dünnen Schicht faserfreien Knochens umhüllt.

Noch bleibt die Frage zu erörtern, ob die dem System der Cutis angehörigen Fasern in den Verknöcherungen verkalkt oder unverkalkt sind. Nach folgenden Beobachtungen muß ich annehmen, daß die Fasern selbst verkalkt sind. Wären die Fasern unverkalkt, so müßten sie durch Behandlung mit warmer Kalilauge zerstört werden. Da sie vor allem im unteren Teil der



Verknöcherungen die Knochengrundsubstanz weit an Masse übertreffen, müßten also hier beträchtliche Hohlräume entstehen. Aber weder konnte beim Eintragen von derartig vorbehandelten lufttrocknen Schliffen in heißen, rasch erstarrenden Balsam Erfüllung dieser Spalträume mit Luft erreicht werden — was für die Knochenzellen und ihre Ausläufer leicht gelang — noch war es möglich, beim Einschließen in dünnflüssigen Balsam dessen allmähliches Vordringen in röhrenförmige, den zerstörten Fasern entsprechende Höhlungen nachzuweisen. Vielmehr vollzog sich die Aufhellung der Fasern in einer solchen Weise, daß man annehmen muß, daß sie aus feinen Fibrillen bestehen und zwischen ihnen befindliche Lücken von Balsam ausgefüllt werden. Schließlich wurde ein Schliff aus einem mit Kalilauge vorbehandelten Hautknochen auf Platinblech bis zum Weißwerden gegläht. Auch er, in dem sicherlich nur noch minimale Spuren organischer Substanz enthalten sein könnten, verhielt sich gegenüber einer Erfüllung etwaiger Hohlräume mit Luft ebenso ablehnend wie ein nicht geglähter Schliff. So muß ich denn schließen, daß die Fasern selbst in hohem Grade mit Kalk imprägniert sind.

Demnach stellen die Hautverknöcherungen von *Heloderma* die in der typischen Anordnung erhaltene, verkalkte, bindgewebige Fasermasse des oberen Teils der Höcker-schuppen dar, deren Lücken echter Knochen einnimmt.

Wenn auch eine Ähnlichkeit der Rückenhöcker von *Heloderma* mit denen gewisser Geckoniden besteht, so kann nicht stark genug betont werden, daß, sofern Verknöcherungen bei Geckoniden vorhanden sind, sie in gar keiner Beziehung zur Form der Hautelemente stehen. In diesem letzten Punkte nähert sich das Integument von *Heloderma* viel mehr dem jener Formen, bei denen das Hautelement eine seiner Gestalt angepaßte, ungeteilte Knochenschuppe umschließt (*Anguis*, *Zonurus*, *Pseudopus*).

Damit findet BOULENGER's Anschauung, das Genus *Heloderma* stehe in sehr enger Beziehung zu den Anguiden, eine weitere Stütze.



### Erklärung der Abbildungen.

---

#### Tafel 13.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Heloderma*.

- Fig. 1. Hautverknöcherung, von oben gesehen. 20 : 1.  
Fig. 2. Dsgl., von unten gesehen. 20 : 1.  
Fig. 3. Schliff durch eine Hautverknöcherung senkrecht zur Fläche der Haut. 42 : 1.  
Fig. 4. Stück von der Basis eines Schliffes wie in Fig. 3 abgebildet. 170 : 1.  
Fig. 5. Schliff durch den oberen Teil einer Hautverknöcherung parallel zur Fläche der Haut. 42 : 1.  
Fig. 6. Stück aus der Peripherie eines Schliffes wie in Fig. 5 abgebildet. 710 : 1.
-

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Embryonalentwicklung von Thymus und ultimobranchialem Körper bei *Tarsius* und *Nycticebus*.

Von

H. F. Nierstrasz in Utrecht.

Mit Tafel 14–15.

In den letzten Jahren hat HUBRECHT wiederholt versucht zu beweisen, daß *Tarsius* kein Halbaffe, sondern vielmehr den Primaten zuzurechnen ist. Er stützte diese Meinung vor allem auf embryologische Gründe und zwar mit dem Nachweis von Unterschieden und Übereinstimmung der jüngsten und jüngeren Stadien der Entwicklung und der Placentation. Ich hatte mir nun schon lange die Frage gestellt, ob es nicht möglich wäre auch in der Anlage und der Entwicklung der Organe bei *Tarsius* neue Beweise für die Verwandtschaft dieses wunderbaren Tieres zu finden und ich will hier mit der Beantwortung dieser Frage anfangen und zwar mit um so mehr Freude, als die Veröffentlichung geschehen kann in der Festschrift eines Forschers, dem die Wissenschaft für seine schönen organogenetischen Untersuchungen zum höchsten Dank verpflichtet ist.

Zuerst habe ich untersucht, welches die Lage der ausgewachsenen Thymus ist. Ich hatte Gelegenheit, zu diesem Zwecke ein junges Tier untersuchen zu können. Dieses Tier wurde kurz vor der Geburt dem Uterus entnommen; die Scheitel-Steißlänge betrug 5 cm. Die Thymus liegt ganz interthoracal auf dem Herzen; nur ein kurzer Ausläufer zieht kopfwärts, erreicht aber die Halsregion nicht. Die Thymus ist unpaarig mit 2 stumpfen sich nach hinten erstreckenden

Hörnern (Fig. 17). *Tarsius* gehört also zu der 2. Gruppe HAMMAR's (HAMMAR, 1909, p. 174).

Mir standen zur Verfügung alle Embryonen, deren KEIBEL sich bei der Zusammenstellung seiner Normentafel von *Tarsius* (KEIBEL, 1907) bedient hat und außerdem noch mehrere andere, welche er in letztgenannte nicht aufgenommen hat. Zusammen bilden diese Embryonen eine ziemlich ununterbrochene Reihe von aufeinanderfolgenden Stadien der Entwicklung.

Fangen wir an mit dem Embryo Normentafel No. 13. Die Kiementaschen sind alle angelegt; die vordersten 3 erreichen das Ectoderm, sind aber nicht durchgebrochen. Die 4. erreicht das Ectoderm nicht, ist kürzer als die anderen 3 und ventralwärts gebogen; ihr Epithel ist stark verdickt, ebenso wie das Epithel des ihr gegenüberliegenden Ectoderms (Fig. 1, *k. IV, c*).

Die Glandula thyreoidea ist schon stark entwickelt, steht aber mit ihrem Mutterboden noch in breitem Zusammenhang.

In den nächsten Stadien (Normentafel No. 14 u. 15) treten keine wesentlichen Änderungen auf. Nur erweitert sich das Ende der 4. Kiementasche, so daß das Zwischenstück mehr röhrenförmig erscheint. Die 4. Tasche erreicht aber auch hier das Ectoderm nicht; auch ist ihr Epithel und ebenso das des Ectoderms viel niedriger als beim vorigen Stadium. Von einer Anlage des ultimobranchialen Körpers (der lateralen Glandula thyreoidea) kann noch nicht die Rede sein; KEIBEL hält das Auftreten dieses Organs in diesem Stadium für fraglich. Es ist dabei zu beachten, daß KEIBEL die 5. Kiementasche laterale Thyreoidea nennt, was insofern richtig ist, als diese wahrscheinlich aus der 5. Kiementasche entsteht. Aber meines Erachtens kann hier von einem Auftreten der 5. Kiementasche nicht geredet werden.

Embryonen. Länge 5,4—6,1 mm (Normentafel 16, 17 u. 18).

3 Kiementaschen erreichen das Ectoderm, die 1. und die 2. sind durchgebrochen, die 3. nur beim 2. und 3. Embryo.

Die 4. Tasche zeigt eine Besonderheit. In ihr erweitertes distales Ende mündet jetzt ein dorsalwärts verlaufender kurzer Kanal. Es hat den Anschein, als ob die 4. Kiementasche gabelförmig gespalten ist. Man hat hier denselben Zustand vor sich, welchen uns TANDLER für den Menschen gibt (TANDLER, tab. 30, fig. 1). Der dorsalwärts verlaufende Schlauch stellt die 5. Kiementasche dar, während der

ventrale als 4. anzusehen ist. Beide sind gleichgroß, erreichen aber das Ectoderm bei weitem nicht (Fig. 2 u. 7, *k. IV*, *k. V*).

Fassen wir also diese letzte Tasche als ein Rudiment der 5. Kiementasche auf, so erhebt sich von selbst die Frage: Wie steht es mit dem 5. Aortenbogen und dem Nerven, dem Ramus branchialis II nervi vagi, speziell dessen Ramus posttrematicus, welcher beim Menschen den rudimentären 5. Aortenbogen häufig begleitet (TANDLER, p. 418, GROSSER, 1910, 1, p. 333)? Es gelingt in der Tat an beiden Seiten ein schmales Blutgefäß zu finden, welches als 5. Aortenbogen aufzufassen ist. Dieses Gefäß verläuft aber anders als beim Menschen. Der 5. Aortenbogen entspringt zusammen mit dem 4. Aortenbogen, verläuft als sehr enges Gefäß zwischen der 4. und 5. Kiementasche, um bald blind zu enden. Ganz sicher erreicht er die dorsale Aorta oder den 6. Aortenbogen nicht. Bei *Tarsius* ist der 5. Aortenbogen also viel mehr rudimentär als beim Menschen, wo er noch einen selbständigen Gefäßbogen darstellt (Fig. 4).

Es ist mir aber nicht gelungen nur die geringste Spur des genannten Kiemennervs zu entdecken. In dieser Hinsicht ist *Tarsius* also weniger primitiv als der Mensch.

Die Glandula thyroidea ist schon stark entfaltet und nicht mehr mit ihrem Mutterboden in Verbindung.

Embryo. Länge 6,7 mm (Normentafel No. 19).

4. und 5. Kiementasche sind beide vorhanden; doch ist die 5. hier schon in Reduktion begriffen. Ob ein 5. Aortenbogen vorhanden ist, läßt sich nicht entscheiden. Von einem Ramus branchialis II ist auch hier keine Spur zu entdecken.

Embryo. Länge 7,3 mm (Normentafel No. 20).

Die ersten 2 Kiementaschen zeigen nichts Besonderes.

Die 3. aber, welche mit dem Pharynx in weiter Verbindung steht, schnürt an ihrer dorsalen Seite eine kleine, aus unregelmäßig angehäuften Zellen bestehende Knospe ab (Fig. 6 *ep. III*). Sie bleibt mit ihrem Mutterboden in Verbindung und ist als Epithelkörperchen anzusehen. Die Kiementasche selbst erreicht das Ectoderm und zwar etwas vor dem Sinus praecervicalis, welcher gut entwickelt ist und weit mit der Außenwelt kommuniziert.

Die 4. und 5. Kiementaschen sind beide in Reduktion begriffen. Die 4. trägt an ihrer dorsalen und aboralen Wand eine kleine Knospe, genau von demselben Bau wie die genannte Knospe der 3.

Kiementasche. Diese ist als Epithelkörperchen der 4. Kiementasche anzusehen (Fig. 6 *ep. IV*). Beide Epithelkörperchen haben nur eine sehr kurze Existenz; in den nächstfolgenden Stadien sind sie schon verschwunden und es treten später keine anderen mehr auf.

Auch hier läßt sich keine Spur eines Kiemnervens der 5. Kiementasche entdecken.

Embryo. Länge 7,2 mm (Normentafel No. 21).

Obschon etwas älter als das vorbergehende Stadium, zeigt dieser Embryo etwas jüngere Entwicklungszustände an der 4. und 5. Kiementasche; das Epithelkörperchen ist kaum sichtbar, die 5. Kiementasche selbst besser entwickelt. Sonst sind die Verhältnisse die gleichen.

Nur die 2. Kiementasche, die einzige, welche nach außen durchbricht, verdient Beachtung. An ihrer dosalen Wand zeigt sie ebenfalls eine Wucherung des Epithels und zwar gehört diese Wucherung dem ectodermalen Teil der Schlundspalte an. Ganz in der Nähe liegt das Ganglion petrosus des Nervus glossopharyngeus und dieses steht mit der genannten epithelialen Wucherung in Verbindung (Fig. 8 *g IX*). Es stellt diese letzte die Epidermisplacode der 2. Kiementasche dar, welche FRORIEP uns kennen gelehrt hat (FRORIEP, p. 19).

An der rechten Seite der Fig. 8 (der Schnitt ist schief) sieht man die 3. Kiementasche, welche sich dem Ectoderm nähert, ohne dieses zu erreichen (*k III*). Der Sinus praecervicalis ist deutlich ausgeprägt und zeigt an seinem Boden ein stark verdicktes Epithel (*s. p*). Dorsal von dieser Verdickung liegt das mächtige Ganglion nodosum des Nervus vagus (*g X*); zwischen beiden sieht man mehrere Verbindungen. Auch der Boden des Sinus praecervicalis stellt eine Placode dar. Dieses hat auch FRORIEP schon gesehen, wenn er schreibt: „Das Ganglion nodosum findet sich in unmittelbarem Zusammenhang mit einer spaltförmigen Einsenkung der Epidermis, deren Lage an der äusseren Oberfläche ungefähr der Spitze des Halswinkels entspricht. An den Rändern der Einsenkung verdickt sich die Epidermis ziemlich plötzlich und am dorso-caudalen Rande wulstet sie sich sogar lippenförmig vor. . . . Das Ganglion nodosum liegt dieser Epidermistasche mit seiner ventral-lateralen Fläche an und nimmt durch diesen Contact den medialen Abschnitt der dorsalen Taschenwandung in Anspruch. . .“ (FRORIEP, p. 22, tab. 2, fig. 3). Ohne Zweifel meint FRORIEP mit dieser Einsenkung den Sinus praecervicalis, dessen Boden also eine Placode für den



10. Gehirnnerv bildet; nur ist bei *Tarsius* dieser Kontakt viel weniger stark ausgeprägt als beim Rind.

Embryonen. Länge 8,1—9,7 mm (Normentafel No. 22—24).

Diese Stadien schließen nicht direkt an die vorigen an, wie die Maßangaben in der Normentafel sofort erkennen lassen.

Keine der Kiementaschen ist mehr durchgebrochen. Die 2. hat sich schon weit vom Ectoderm zurückgezogen; ihre Placode ist noch groß, hat aber alle Verbindung mit dem Ganglion petrosus abgegeben.

Die Verbindung des Sinus praecervicalis mit der Außenwelt ist aufgehoben oder er hängt noch höchstens durch einen sehr engen Gang mit dem Ectoderm zusammen (Fig. 9 *d. p*). Auch hier legt sich der Sinus praecervicalis dem Ganglion nodosum eng an.

Die 3. Kiementasche ist stark reduziert; sie stellt nur ein sehr enges feines Rohr dar, welches schräg zum Ectoderm verläuft und am Ende stark erweitert und verlängert ist. Sie erreicht aber das Ectoderm bei weitem nicht (Fig. 9 *k III*).

Wie gesagt, hat sich ihr blindes, dem Ectoderm zugewandtes Ende stark verlängert; diese Verlängerung, ein sehr dickwandiger Schlauch, verläuft medianwärts und kommt so in die unmittelbare Nähe der Glandula thyreoidea zu liegen, welche sie jedoch niemals erreicht. Der Bau beider Organe ist aber jetzt noch derselbe; beim ersten Anblick könnte man meinen, es läge dasselbe Organ vor (Fig. 9 u. 10 *t, mth*).

Genau an der Stelle, wo sich die 3. Kiementasche erweitert, d. h. also genau vor der Stelle, wo die schlauchförmige, medianwärts verlaufende Wucherung auftritt, zeigt die ventrolaterale Wand eine starke Verdickung (Fig. 9 *vth*). Letztere wird von dicht aneinander gehäuften Zellen gebildet, welche sich weniger stark als die Zellen der Kiementasche färben und die sich hierdurch sofort unterscheiden lassen. Diese Wucherung wächst nun dem Gang — oder wenn dieser sich schon geschlossen hat, dem Epithelstrang des Sinus praecervicalis — dem Ductus praecervicalis — oder der Endblase des Sinus praecervicalis — der Vesicula praecervicalis — selbst zu und verwächst mit einem dieser letzteren. Dieser Zusammenhang ist nicht zu bezweifeln; in allen Präparaten ist er deutlich nachzuweisen. Es entsteht eine Gewebsmasse, welche beide Komponenten nicht mehr erkennen läßt (Fig. 9, 11); doch ist immer die Stelle

dieses Zusammenhanges eine sehr kleine; sie beschränkt sich höchstens auf 45  $\mu$  (3 Schnitte).

Diese beiden Teile, der verlängerte mediale und verdickte ventrolaterale, bilden zusammen die Anlage der Thymus.

Die 4. Kiementasche ist stark reduziert, am Ende noch etwas erweitert. Ihre dorsale und aborale Seite zeigt eine große, scharf umschriebene Wucherung, den ultimobranchialen Körper, welcher hier deutlich hervortritt. Die 5. Kiementasche ist ganz verschwunden. Es scheint sich also der ultimobranchiale Körper an derselben Stelle zu entwickeln wie beim Menschen, d. h. als Derivat der 5. Kiementasche. In diesem Stadium bildet er aber einen Anhang der 4. Kiementasche (Fig. 10 *uk, k IV*).

Embryonen. Länge 9,8—10,3 mm (Normentafel No. 25 u. 26).

Zeigt nicht viel Besonderes. Der Sinus praecervicalis ist noch vorhanden, aber nur durch einen soliden Epithelstrang mit dem Ectoderm verbunden.

Mediale Thymusanlage groß, durch eine feine Spalte, den Rest der 3. Kiementasche, den Ductus thymo-pharyngeus mit dem Pharynx in Verbindung.

Ultimobranchialer Körper groß, die 4. Kiementasche nur noch als sehr enges Rohr vorhanden.

Embryo. Länge 11,9 mm (Normentafel No. 28).

Die 2. Kiementasche hat sich stark verkürzt. Die Placoden sind noch da, aber nicht mehr als nach außen hervorragende Verdickungen der Wand, sondern als Verdickungen, welche sich in das Lumen der Tasche und zwar ziemlich weit hervorstrecken. Überdies sind sie zum Teil hohl; man findet in ihnen ein sehr feines Lumen. Sie sind daher als Einstülpungen aufzufassen. Zusammenhang mit benachbartem Nervengewebe ist nicht mehr vorhanden (Fig. 12).

Die Vesicula praecervicalis ist verschwunden. Ebenso die 3. Kiementasche; nur die beiden Anlagen der Thymus sind stark entwickelt. Diese beiden Komponenten sind noch deutlich voneinander zu trennen. Der medianwärts verlaufende Teil — die Hauptthymus — stellt jetzt einen dicken Epithelstrang dar, in welchem man bald eine, bald mehrere Öffnungen wahrnehmen kann, so daß es scheint, als ob dieser Strang von mehreren feinen Längskanälen durchsetzt ist. So erstreckt sich die Thymusanlage ventral- und medianwärts,

umgreift die Glandula thyreoidea und endet am dorsalen Rand des Pericards, wo sie sich stark erweitert und wieder einen deutlichen Hohlraum zeigt (Fig. 13).

Der ultimobranchiale Körper liegt noch immer ventral und seitwärts vom Darmkanal, ohne aber mit diesem in Verbindung zu stehen. Der Endteil der 4. Kiementasche bewahrt noch sein wenn auch schon sehr kleines Lumen. In der Anlage des ultimobranchialen Körpers sind bald eine, bald mehrere Öffnungen zu sehen, so daß sie von mehreren Kanälen durchsetzt zu sein scheint. Ihr Bau stimmt noch genau mit dem der Thymus überein. Überdies fängt die linke Anlage an Sprosse zu bilden. Beiderseits nun verbindet sich die Glandula thyreoidea mit der Anlage des ultimobranchialen Körpers und zwar nicht durch ein Ventralwärtsachsen dieses letzteren Organs, wie man aus KEIBEL'S Worten: „die lateralen Thyroidanlagen (d. h. die ultimobranchialen Körper) haben den Anschluss an die mediale erreicht“ schließen könnte, sondern hauptsächlich durch ein Dorsalwärtsachsen der Seitenlappen der Glandula thyreoidea selbst. Die „lateralen Anlagen der Glandula thyreoidea“ haben beinahe ihre ursprüngliche Lage behalten (Fig. 14 *uk, t*).

Eine Beschreibung der späteren embryonalen Stadien können wir beiseite lassen; für unseren Zweck liefern sie nicht vieles Interessantes. Die beiden Anlagen, aus welchen sich jede Thymus zusammensetzt, fließen ganz zusammen und sind schließlich nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Wie groß der Anteil beider Komponenten in der ausgewachsenen Thymus ist, läßt sich also nicht genau festlegen. Doch bildet ohne Zweifel die medianwärts verlaufende Partie der 3. Kiementasche, also der rein entodermale Teil, bei weitem die Hauptmasse; die viel kleinere ventrolaterale Partie, also die, welche sich mit ectodermalen Elementen vereinigt hat, bleibt hinter der rein entodermalen sehr weit zurück. Das lehren die Figg. 15 u. 16, in welchen man Längsschnitte durch die Thymus sieht (aus Querschnitten nach demselben Maßstab rekonstruiert); in Fig. 15 ist der gemischte Teil verhältnismäßig noch groß; in Fig. 16 aber tritt er schon ganz zurück; in noch älteren Stadien ist dieses Verhältnis noch ungünstiger, weil der entodermale Teil viel stärker wächst.

Für *Nycticebus* steht die Sache viel ungünstiger, weil die Zahl der vorhandenen Stadien eine viel geringere ist. Sehen wir doch,

daß HUBRECHT in seiner Normentafel nur 10 Stadien beschrieben hat, während für *Tarsius* diese Zahl 36 beträgt. Und von den 10 genannten Stadien sind für unseren Zweck die ersten 4 zu jung, so daß wir erst beim 5. anfangen können.

Embryonen. Länge 4,2 und 4,8 mm (Normentafel No. 5 u. 6).

4 Kiementaschen erreichen das Ectoderm. Im allgemeinen stimmen diese Stadien genau mit den Stadien der Normentafel No. 16—18 von *Tarsius* überein. Insofern weichen sie ab, daß die Glandula thyreoides noch mit ihrem Mutterboden in Kontakt steht.

Besonders interessiert uns, daß in diesen Stadien bei *Nycticebus* auch eine 5. Kiementasche vorhanden ist. Diese liegt genau an derselben Stelle wie bei *Tarsius*, nämlich in der dorsalen Wand der 4. Kiementasche, von welcher sie einen Anhang bildet (Fig. 18). Doch sind bei *Nycticebus* diese beiden Kiementaschen einander weniger gleichwertig zu stellen als bei *Tarsius*, denn bei dieser Form sind 4. und 5. Kiementasche gleich groß und es erreicht keine von beiden das Ectoderm, während bei *Nycticebus* die 4. das Ectoderm erreicht, die 5. aber nicht, so daß letztere mehr rudimentär als die 4. genannt werden muß.

Sofort wird man nun fragen: Wie steht es mit einem 5. Aortenbogen und einem 2. Ast des Nervus vagus? Ich habe speziell beim Embryo No. 6 nach diesen Bildungen gesucht; Embryo No. 5 eignet sich weniger gut hierfür; auch liegen nur Längsschnitte hiervon vor.

Ein intakter 5. Aortenbogen ist nicht vorhanden, wohl aber Reste eines solchen. Vom dorsalen Ende des 6. Bogens entspringt ein Gefäß, welches ventralwärts verläuft, den 4. Bogen oder die ventrale Aorta aber nicht erreicht, sondern blind endet (Fig. 18 aV). Überdies entspringen von der ventralen Aorta einige sehr feine und winzige Gefäßchen, welche zwischen dem 4. und 6. Aortenbogen verlaufen, sehr bald aber blind endigen. Die ventrale Partie des 5. Bogens hat sich deshalb in kleine Gefäßchen aufgelöst; die dorsale ist intakt, mündet aber nicht in die dorsale Aorta, sondern in den 6. Aortenbogen aus. Es erinnert also dieser Fall an die Zustände, welche man beim Schwein, Kaninchen und Schaf findet (Locy, p. 298).

Von einem Vagusast für die 4. Schlundtasche ist keine Spur zu entdecken.

Embryo. Länge 6 mm (Normentafel No. 7).

Die Glandula thyreoides ist auch hier noch im Zusammenhang



mit ihrem Mutterboden. Die 5. Kiementasche (wie im vorigen Stadium auch hier von HUBRECHT „laterale Thyreoidanlage“ genannt) ist stark entwickelt.

Das Sinus praecervicalis ist stark entfaltet und weit geöffnet.

HUBRECHT spricht bei diesem Stadium vom ersten Auftreten der Thymus. Was er hiermit meint, ist mir nicht ganz klar. Die 3. Kiementasche ist noch ganz normal und verläuft gerade zum Ectoderm. Nur an seiner ventralen Wand zeigt sie eine kleine solide Anschwellung, wie aus Fig. 19 deutlich hervorgeht (*th?*) Sehr wohl könnte diese kleine Knospe die Anlage der Thymus darstellen und dann wäre sie zu vergleichen mit der Thymusanlage bei *Tarsius* wie sie in Fig. 9 angegeben wurde. In diesem Fall aber würde die Anlage der Thymus bei *Nycticebus* viel früher auftreten als bei *Tarsius*, weil die 3. Kiementasche noch ganz normal ist und das Ectoderm noch erreicht und bei *Tarsius* die ventrale Thymusanlage erst auftritt nach starker Reduktion der 3. Kiementasche.

Von einem Auftreten von Epithelkörperchen konnte ich weder in diesem Stadium, noch im vorigen etwas wahrnehmen. Zwar ist die dorsale Wand der 3. Kiementasche proximal von der Stelle, an welcher sich die genannte Knospe bildet, über ihre ganze Länge hin etwas verdickt, so daß sie dicker als die ventrale Wand erscheint; aber von Anlage eines Epithelkörperchens kann dennoch nicht die Rede sein.

Embryo. Länge 10,1 mm (Normentafel No. 8).

Dieses Stadium ist viel älter als das vorige; es fehlen Zwischenstadien. Es ist dies um so mehr zu bedauern, als dieses Stadium viel Interessantes zeigt.

Zuerst die Verhältnisse der Thymus. Diese ist hier ohne Zweifel angelegt, und zwar beteiligt sich an dieser Anlage nicht nur die Wand der 3. Kiementasche wie bei *Tarsius*, sondern auch die Wand der 4. Um dieses zu verstehen, beachte man die Fig. 20. In den Pharynx münden die 2. und 3. Kiementasche. Letztere ist stark reduziert und kurz, erreicht das Ectoderm bei weitem nicht mehr. Ihr distales Ende wuchert aber, zieht sich in einen soliden, dreieckigen Strang aus, welcher in Verbindung tritt mit dem Epithelstrang, welcher den Rest des Ductus praecervicalis darstellt. Die Vesicula praecervicalis selbst ist deutlich ausgeprägt als eine Blase, welche jetzt nicht mehr mit der Außenwelt durch einen Gang zusammenhängt. Diese Blase trägt einen ventralen Anhang (*x*), eine



ziemlich geräumige Blase, deren Wand aus größeren, wenig zusammenhängenden Zellen mit mehr ovalen, stark sich färbenden Kernen besteht (nicht in der Figur angegeben), so daß sie sofort ins Auge fällt. Was nun besonders interessiert, ist die Tatsache, daß die 4. Kiementasche sich in die Vesicula praecervicalis öffnet. Diese Kiementasche ist stark reduziert, aber doch noch deutlich zu sehen. Sie verläßt den Pharynx als breites Rohr (Fig. 21 *k IV*), verschmälert sich aber bald sehr stark und zieht als sehr schmaler Gang gerade zur Vesicula praecervicalis, in welche sie sich öffnet. So entsteht eine einheitliche Blase, gebildet durch Vereinigung der Vesicula praecervicalis mit ihrem Anhang und des terminalen Teiles der 4. Kiementasche, welcher blasenförmig angeschwollen ist. Zwischen dem terminalen dreieckig vorgewucherten Teile der Wand der 3. Kiemenfurche und der Wand der genannten Blase verdickt sich der Epithelstrang, welcher als Rest des Ductus praecervicalis anzusehen ist, sehr stark. Fraglich ist nun, inwieweit kommt dieser verdickte Teil auf Rechnung der Wand der 3. Kiemenfurche und weiter: hat vielleicht in einem der vorhergehenden Stadien die 3. Kiemenfurche selbst direkt mit dem Lumen des Ductus oder des Sinus praecervicalis kommuniziert? Mit anderen Worten: trägt die Wand der 3. Kiemenfurche bei zur Bildung der Wand der genannten Blase? Es läßt sich dieses natürlich nicht entscheiden und doch ist die Beantwortung dieser Frage von sehr großer Bedeutung. Man könnte nun auch so interpretieren: die 3. Kiementasche biegt sich dorsomedianwärts um und endet dort mit einer Erweiterung, welche einen ventralen Blindsack trägt. In Fig. 20 würden also *v. p* und *x* die 3. Kiementasche markieren, ebensogut wie *k III*. Dann aber muß eine Kommunikation bestehen oder bestanden haben zwischen *k III* und *v. p*. Im dicken Gewebestrang zwischen diesen beiden läßt sich nun ein Kanal oder Hohlraum nicht entdecken, wenigstens keine durchgehende Kommunikation. Letztere kann aber verschwunden sein.

In derselben Figur wäre dann *k IV* entweder als Vesicula praecervicalis oder als terminale Erweiterung der 4. Kiementasche zu deuten, was natürlich nicht zu entscheiden ist; im letzten Falle ist die Vesicula praecervicalis verschwunden, was allerdings sehr wohl möglich wäre. Eine Beimengung von ectodermalen Elementen ist auch bei dieser Interpretierung sehr wahrscheinlich. Man möchte diese Auffassung vielleicht vorziehen, weil dann die Hauptportion der Thymus größtenteils auf Rechnung der Wand der

3. Kiementasche kommt, wie wir dies für Säugetiere allgemein geltend finden. Denn aus der Wand der gemeinschaftlichen Blase bildet sich wenigstens ein Teil der Thymus und zwar die Hauptthymus. Die dorsale Wand nämlich zieht sich in einen dickwandigen engen Schlauch aus, welcher ventromedianwärts verläuft und neben der Schilddrüse endet. Ohne Zweifel stellt er die Hauptanlage der Thymus dar. Sein Bau und Verlauf stimmen vollkommen mit denen von *Tarsius* überein; nur über den Ursprung ließe sich streiten. Bei *Tarsius* stellt dieser Teil der Thymus ein Produkt der Wand der 3. Kiementasche dar und vereinigt sich mit einer ventrolateralen Anlage, welche aus derselben Wand entsteht, aber sicher ectodermale Elemente des verschwundenen Ductus praecervicalis in sich aufnimmt. Bei *Nycticebus* steht die Sache anders. Die Hauptanlage der Thymus entsteht aus der Wand einer Blase, welche sich aus der Vesicula praecervicalis und dem terminalen Ende der 4. Kiemenfurche zusammensetzt. Inwieweit sich ento- und ectodermale Elemente am Aufbau der Hauptanlage der Thymus beteiligen, muß unentschieden bleiben, ebenso die Frage: ist die ventrolaterale Thymusanlage von *Tarsius* auch bei *Nycticebus* vorhanden, und muß in diesem Fall die dreieckige Wucherung am terminalen Ende der 3. Kiemenfurche als eine solche angesehen werden? Doch ist es höchst wahrscheinlich, daß das Ectoderm Elemente liefert für die Thymus; hierfür spricht die Genese der Thymus sehr deutlich. — Es beteiligt sich also höchstwahrscheinlich die Wand der 4. Kiementasche an der Ausbildung der Blase, aus deren Wand die Hauptthymus entsteht. Diese Öffnung der 4. Kiementasche in der Vesicula praecervicalis ist gewiß eine sekundäre und darf keineswegs als die 4. Kiemenspalte angesehen werden. Hiergegen spricht die Tatsache, daß in den vorigen — viel jüngeren — Stadien die 4. Kiementasche sich gegen das Ectoderm anlegt und die Verschlussmembran sich bildet und zwar an einer Stelle, ganz unabhängig vom Sinus praecervicalis. Jetzt aber ist die 4. Kiementasche sehr stark reduziert und hat sich weit vom Ectoderm zurückgezogen. Den Durchbruch der 4. Kiemenfurche in die Vesicula praecervicalis halte ich für einen sekundären, welcher nur Bedeutung hat für die Bildung der Hauptthymus. Wie dem auch sei, jedenfalls verhält sich die 4. Kiementasche anders als es bei Säugetieren immer der Fall ist, denn entweder bricht sie in die Vesicula praecervicalis — und zwar sekundär — durch oder sie setzt sich — ebenso sekundär — in Kommunikation mit dem Endteil der 3. Kiementasche.

In dem soeben beschriebenen Stadium ist die Wucherung der ventralen Wand der 3. Kiementasche, von welcher auf S. 9 die Rede war und welche von HUBRECHT wahrscheinlich als erste Anlage der Thymus gedeutet wurde, nicht mehr vorhanden. Hiermit ist aber nicht gesagt, daß sie für die Genese der Thymus keine Bedeutung hat. Sehr wohl möglich ist es, daß die dreieckige Wucherung am terminalen Ende der 3. Kiementasche (Fig. 20) aus der beschriebenen Knospe (Fig. 19) entstanden ist; bei Verkürzung der Kiementasche würde dann ihre Lage von einer ventralen zu einer terminalen geworden sein.

Die 5. Kiementasche ist zum Teil gewissermaßen noch stärker entwickelt als im vorigen Stadium. Denn hier mündet sie ganz gesondert von der 4. in den Pharynx mit weiter Öffnung aus (Fig. 21). Bald aber wird sie enger und zieht als schmales Rohr dorsalwärts, um in eine keulenförmige, dickwandige Anschwellung zu enden. Spezielle Wucherungen, welche auf das Auftreten des ultimobranchialen Körpers deuten könnten, sind noch nicht vorhanden. HUBRECHT schreibt für dieses Stadium: „die lateralen Thyreoidanlagen stehen einerseits noch mit dem Schlund in Verbindung; andererseits haben sie den Anschluß an die mediale Thyreoidanlage erreicht“ (HUBRECHT, p. 47). Ich glaube nicht, daß dies richtig ist. Beiderseits kommuniziert die 5. Kiementasche (HUBRECHT's laterale Thyreoidanlage) noch mit dem Pharynx; beide Taschen bleiben von der medialen Thyreoidanlage weit entfernt, weil letztere noch ziemlich schwach entwickelt ist. Und, wie gesagt, die ultimobranchialen Körper (s. str.) haben sich noch nicht angelegt. Wahrscheinlich hat HUBRECHT irrtümlich die rechte Anlage der Thymus mit der Anlage des ultimobranchialen Körpers verwechselt, was sehr leicht geschehen kann; die Thymusanlagen nähern sich nun bei *Nycticebus* der Thyreoidea und enden ganz nahe derselben, ohne sich indessen mit ihr zu vereinigen, ebenso wie es der Fall bei *Tarsius* ist.

Von einem 5. Aortenbogen, Nerven der 5. Kiementasche oder Epithelkörperchen ist keine Spur zu finden.

Leider läßt sich von *Nycticebus* weiter nichts feststellen. Das nächste Stadium (Normentafel No. 9) ist schon so viel stärker entwickelt als die vorigen, daß begreiflicherweise die Nachforschung von der Thyreoidea und der Thymus nichts Besonderes liefern kann. Die Kiementaschen sind reduziert, Thymus und Thyreoidea stark entfaltet. Die Thymus ist noch paarig und erstreckt sich bis zum Pericard. Die Glandula thyreoidea ist unpaarig. Ihre beiden seitlichen Lappen zeigen die Besonderheit, daß sie sich aus zwei Kom-

ponenten zusammensetzen, welche scharf voneinander zu trennen sind. Der größte Abschnitt besteht aus unregelmäßig und lose angehäuften Zellen mit runden Kernen (Fig. 22 *t*). Eigentümlich ist, daß in diesem Teil sich ein runder Hohlraum befindet, welcher von einer deutlichen, scharf abgegrenzten Zellenwand umgeben wird, deren Bedeutung und Herkunft mir unbekannt ist (*o*). Der kleinere Abschnitt besteht ebenso aus aneinander gehäuften Zellen mit runden Kernen, aber die Anhäufung ist eine viel kompaktere und überdies färben die Kerne sich mit Karmin viel intensiver, so daß dieser kleinere Abschnitt scharf ins Auge springt. Die Vermutung liegt nun auf der Hand, daß beide Teile ursprünglich nicht zusammen gehören, daß der eine zu der eigentlichen Glandula thyreoidea zu rechnen ist, während der andere den ultimobranchialen Körper darstellt, welche sich mit der Glandula thyreoidea vereinigt hat. Man könnte nun geneigt sein, den größeren Teil für den Rest der 5. Kiementasche anzusehen, so daß der angegebene Hohlraum dann einen Rest der 5. Kiementasche darstellen sollte. Aber dem kann nicht so sein; denn der Isthmus der Glandula thyreoidea zeigt genau denselben Bau als dieser Teil und diese gehören also zusammen. Der kleinere Abschnitt repräsentiert also wahrscheinlich den ultimobranchialen Körper; der Hohlraum ist vielleicht auf solche Cysten zurückzuführen, wie sie GROSSER angibt und deren Herkunft und Bedeutung dunkel sind (GROSSER, 2, p. 338).

Wenn wir zusammen fassen, was hier von mir behandelt wurde, so kommen wir zum Resultat, daß bei *Nycticebus* die 4. und 5. Kiementasche gut entwickelt sind, daß die Thymus höchstwahrscheinlich sowohl ento- wie ectodermalen Ursprungs ist und sich nicht nur von der 3., sondern auch von der 4. Kiementasche herleiten läßt, daß auch der Sinus praecervicalis an ihrer Bildung teilnimmt, daß die Glandula thyreoidea aus zwei Komponenten sich zusammensetzt, von welchen der eine sehr wohl auf den ultimobranchialen Körper zurückzuführen ist, und schließlich, daß wenigstens in den mir zur Verfügung stehenden Präparaten von einer Anlage von Epithelkörperchen keine Spur zu finden ist.

Versuchen wir jetzt die von mir beschriebenen Befunde mit Ansichten von anderen Forschern zu vergleichen.

Die Frage nach dem, was von der Entstehung des Thymus bekannt ist, hat vor 2 Jahren von HAMMAR eine so eingehende Beantwortung erfahren (HAMMAR, 1909), daß es überflüssig scheint, die



ältere Literatur zu referieren. Seitdem aber sind noch einige Arbeiten erschienen. Erstens die Arbeit RABL's über die Entstehung der Thymus beim Maulwurf, der später eine kurze Abhandlung über die Thymusgenese beim Meerschweinchen folgte (RABL, 1909, 1911). Letztgenanntes Tier wurde ebenso von RUBEN einer Untersuchung unterworfen (RUBEN, 1911). Außerdem beschrieb ZOTTERMAN die Genese der Schweinethymus (ZOTTERMAN, 1911) und HANSON die des Kaninchens (HANSON, 1911).

Es stehen, wie HAMMAR hervorhebt, drei Meinungen einander gegenüber. Erstens soll die Thymus rein ectodermaler Natur sein, eine Meinung, welche der Nachprüfung bedarf (HAMMAR, 1909, p. 198; RABL, 1909, p. 618). Zweitens soll es nur das Entoderm sein, welches Thymusgewebe bildet, wie BORN dies zum erstenmal geäußert hat. Und drittens soll die Thymus gemischter Natur sein, d. h. sowohl ecto- wie entodermale Elemente erhalten. Letztgenannte Auffassung zählt in den letzten Jahren die meisten Anhänger.

*Tarsius* nun gehört zu dieser letzten Kategorie; hierüber kann kein Zweifel herrschen. Doch muß bei der Beantwortung der Frage nach ecto- oder entodermaler Herkunft eine gewisse Vorsicht beachtet werden; MAURER hat hierauf mit Recht hingewiesen (MAURER, 1911, p. 161). Durch das Hineinschieben von Ectoderm in die Kiemenspalten ist später die Grenze zwischen Ecto- und Entoderm nicht mehr anzugeben. Die Möglichkeit zu solcher Einschiebung von ectodermalen Elementen besteht nun bei *Tarsius* allerdings auch; denkbar ist es, daß im Stadium, in welchem die 3. Kiemenspalte durchgebrochen ist, ectodermale Elemente sich nach innen schieben. Daß in dieser Weise aber die mediale Thymusanlage ectodermaler Natur werden sollte, ist höchst unwahrscheinlich; sind dieser Anlage nur ectodermale Elemente beigemischt, so ist die Thymus doch auch von gemischter Natur. Und in Fällen, wie uns der Mensch und das Meerschweinchen, bei welchen Formen die ganze 3. Kiementasche in der Thymusbildung aufgeht, zeigen, ist die rein entodermale Herkunft nicht zu bezweifeln, um so weniger, wenn es richtig ist, daß beim Menschen die Kiementaschen nicht durchbrechen (GROSSER, 3, p. 445). Seltsamerweise findet man über die Durchbrechung der Kiementaschen, also über das Auftreten von Kiemenspalten bei den Säugetieren sehr widersprechende Angaben (MAURER, 1906, p. 122); so gibt KASTSCHENKO (p. 3) für das Schwein offene Kiemenspalten an; in der Normen tafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines sucht man Angaben von offenen Kiemenspalten vergebens (KEIBEL, 1897).



Wie dem auch sei, bei solchen Tieren, welche keine durchgängigen 3. Kiementaschen besitzen, ist die Beteiligung des Ectoderms wenigstens an dem Aufbau der medialen Hauptthymus ausgeschlossen; und weil keine einzige Tatsache gegen die Annahme, daß die mediale Hauptthymus bei allen Säugetieren eine homologe Bildung darstellt, spricht, so können wir annehmen, daß auch bei offenen Kiemenspalten das Ectoderm der Kiemenfurchen sich nicht an dem Aufbau dieses Organs beteiligt.

Die Tiere nun, welche zu der dritten Kategorie gehören, betragen sich aber nicht in derselben Weise. Vor allem zeigen dies das Schwein, das Meerschweinchen, der Maulwurf und *Tarsius*.

Das Schwein wurde zuerst von KASTSCHENKO, später von ZOTTERMAN behandelt. Dieses Tier besitzt sowohl Hals- wie Brustthymus. KASTSCHENKO nennt 3 Thymusanlagen: 1) eine Anlage im Ductus praecervicalis, deshalb von rein ectodermaler Natur, die spätere Thymus superficialis; 2) das Caput thymi, sowohl von entodermaler (Nodulus thymicus) wie von ectodermaler (Epithel des Sinus praecervicalis) Natur. Nodulus thymicus und Sinus praecervicalis verwachsen miteinander; 3) die Cauda thymica, eine schlauchförmige Auswachsung der 3. Kiementasche selbst, also von rein entodermaler Natur. Caput und Cauda bilden zusammen die Thymus profunda (KASTSCHENKO, p. 13). Nur sei bemerkt, daß KASTSCHENKO mit seinem Nodulus thymicus höchstwahrscheinlich das Epithelkörperchen III gemeint hat, wie RABL mit Recht bemerkt (RABL, 1909, p. 609). Die späteren Untersuchungen ZOTTERMAN'S bestätigen KASTSCHENKO'S Resultat ein den meisten Punkten. Nur erwähnt ZOTTERMAN eine Verbindungsbrücke zwischen Thymus superficialis und Thymuskopf, welche vom Ductus praecervicalis gebildet wird und bestehen bleiben oder von Nervus hypoglossus durchschnitten werden kann (p. 524, 526). ZOTTERMAN spricht auch von einem Thymuskopf; was sie hiermit meint, wird nicht ganz deutlich auseinandergesetzt, wahrscheinlich aber ist nur der craniale Teil des Thymusschlauches (Cauda thymica), welcher mit dem wuchernden Ductus praecervicalis in Verbindung tritt, gemeint. So ist das Caput thymi nach KASTSCHENKO dem nach ZOTTERMAN nicht homolog. Nach ZOTTERMAN gibt es überdies auch nur einen Ductus, keine Vesicula praecervicalis (p. 517). Auch hierdurch wird der genannte Unterschied verstärkt, wenn man wenigstens annimmt, daß es einen Unterschied zwischen Ductus und Vesicula praecervicalis gibt. Ob aber dies der Fall ist, läßt sich bezweifeln. Beide, sowohl Ductus, wie Vesicula praecervicalis entstehen durch Schließung und Ver-

längerung des Infundibulum praecervicale, welches sich nach innen in einen Schlauch auszieht; bleibt nun am Ende dieses Schlauches eine Blase bestehen, so entsteht die Vesicula praecervicalis; wenn nicht, dann haben wir es nur mit einem Rohr zu tun. Daß es auch keinen Unterschied zwischen Ductus und Vesicula praecervicalis gibt, beweist uns *Tarsius*, bei welcher Form das ectodermale Element das eine Mal vom Ductus praecervicalis, das andere Mal von der Vesicula praecervicalis geliefert wird und in beiden Fällen das Schicksal dieses Elements genau dasselbe ist. ZOTTERMAN unterscheidet 2 Teile am Ductus praecervicalis, einen medialen und einen lateralen (p. 519); der mediane Teil hat sich zuerst gebildet, später erst der laterale; aber dieser ist nur eine Fortsetzung jenes, so daß meines Erachtens prinzipiell zwischen beiden Gängen kein Unterschied besteht.

Bei *Tarsius* nun besteht die Thymus nur aus zwei Komponenten. Die Cauda ist für beide Tiere dieselbe Bildung, das Caput aber nicht. Denn dieses besteht bei *Tarsius* aus einer selbständigen Wucherung der ventrolateralen Wand der 3. Kiementasche, welche sich mit dem Ductus oder der Vesicula praecervicalis in Verbindung setzt, während beim Schwein der Thymuskopf aus zwei Lappen besteht, einem inneren und einem äußeren. Der innere Lappen scheint aus einer Anschwellung des entodermalen Hauptthymusschlauches zu bestehen, zu welcher auch das Epithelkörperchen III gehört; der äußere ist der ectodermalen, superfiziellen Thymus KASTSCHENKO's gleichzustellen. *Tarsius* besitzt also im Thymuskopf ein entodermales Element, welches dem Schweine fehlt; umgekehrt hat das Schwein im Thymuskopf ein dem *Tarsius* unbekanntes Element, das Epithelkörperchen III. Dadurch wird von selbst die Frage aufgeworfen: ist bei *Tarsius* die ventrolaterale Verdickung der Wand der 3. Kiementasche, welche in den Thymuskopf aufgenommen wird, nicht das Epithelkörperchen III? Wäre dem so, dann würde ein Vergleich zwischen *Tarsius* und Schwein ohne Zweifel leichter fallen. Die Antwort muß aber ablehnend ausfallen. Die Epithelkörperchen sind Wucherungen der dorsalen Wand, nicht der ventralen, und an der dorsalen Wand der 3. und der dorsalen — zwar aboralen — Wand der 4. Kiementasche fand ich bei *Tarsius* kleine Wucherungen, welche meines Erachtens als Epithelkörperchen anzusehen sind. Daß diese Wucherungen nicht Wucherungen der dorsocranialen Wand der Kiementaschen sind, wie dies gewöhnlich der Fall ist (KOHN, p. 230), kann nicht als Argument gegen meine Auffassung vorgebracht werden; denn es hat doch RABL für den Maul-

wurf bewiesen, daß das Epithelkörperchen III sogar aus einem Teil der 3. Kiementasche selbst entsteht (RABL, 1909, p. 598). Bei *Tarsius* verschwinden nun diese Körperchen bald; in älteren Stadien ist keine Spur von Epithelkörperchen zu finden, ebensowenig wie beim erwachsenen Tier. Das Fehlen von Epithelkörperchen bei Säugetieren scheint allerdings selten zu sein; ich fand es nur bei *Echidna* von MAURER angegeben (KOHN, p. 231). Und beide Körperchen verschwinden, bevor sie den eigentlichen Bau von Epithelkörperchen zeigen. Andererseits zeigt die ventrolaterale Verdickung der 3. Kiementasche, welche mit der Hauptthymus verwächst, genau denselben Bau wie diese letzte, auch in den älteren von mir untersuchten Stadien; zwar färben die Zellen sich weniger stark als die der Hauptthymus, aber dieser Unterschied fällt in älteren Stadien weg. Überdies verschmilzt die ventrolaterale Anlage mit dem Ectoderm des Ductus praecervicalis zu einem einheitlichen Gewebe, was bei einem Epithelkörperchen niemals der Fall sein wird. Zwar läßt KASTSCHENKO seinen „Nodus thymicus“ mit dem Ectoderm verwachsen, aber hierin wird er sich wahrscheinlich geirrt haben. Denn, wie aus ZOTTERMAN'S Arbeit hervorgeht, legt sich der Ductus praecervicalis dem Epithelkörperchen III eng an (ZOTTERMAN, p. 520), ebensoeng wie der Thymus. Von einer Verschmelzung mit dem Epithelkörperchen III spricht ZOTTERMAN aber nirgends; „der Ductus praecervicalis zieht längs der lateralen Seite der Parathyreoidea (Epithelkörperchen) herunter und geht ohne Grenze in die Thymus über“ (ZOTTERMAN, p. 521), und weiter sagt ZOTTERMAN noch: „der Ductus praecervicalis grenzt an die Parathyreoidea, von der er mit Sicherheit unterschieden werden kann“ und später: „der Ductus praecervicalis ist solid, wo er der Thymus und der Parathyreoidea anliegt und hat vollkommen dieselbe Struktur wie die Thymus. Die Parathyreoidea ist dagegen wie stets leicht von den angrenzenden Organen zu unterscheiden“ (p. 525). Eine Verwachsung des Ductus praecervicalis mit dem Epithelkörperchen III findet nicht statt.

Vielleicht aber ist es doch möglich eine nähere Übereinstimmung mit den Zuständen beim Schweine zu finden, nämlich durch einen Vergleich der ventrolateralen Thymusanlage von *Tarsius* mit dem Thymuskopf, und zwar dessen innerem Lappen, beim Schwein. Dieser letztere wird von einer Verdickung gebildet, welche sich scharf von der Hauptthymus trennen läßt (ZOTTERMAN, fig. 5) und andererseits ebenso eine Verbindung mit dem Ductus praecervicalis eingeht. Wie dieser innere Lappen entsteht, ist mir aus ZOTTERMAN'S Be-

schreibung nicht deutlich geworden; ich vermute durch Verdickung der basalen Portion der Hauptthymus; in einem früheren Stadium (zwischen Stadium 4 und 5 ZOTTERMAN'S ist eine ziemlich große Lücke) wäre vielleicht zu sehen gewesen sein, ob sich diese nicht als eine selbständige Verdickung der Wand der 3. Kiementasche entwickelt. Bei *Tarsius* nun legt sich diese Verdickung nicht genau an der Basis der Hauptthymus an, sondern in einer kleinen Entfernung oder sogar ganz nahe an der Basis der Hauptthymus (Fig. 9 rechts), so daß der Unterschied mit den Zuständen beim Schwein sehr gering sein kann.

Die superfizielle Thymus fehlt bei *Tarsius* durchaus. Man könnte nun daran denken, daß das Schwein sowohl cervicale wie thoracale Thymus besitzt; die cervicale Portion entsteht durch ein Caudalwärtsschieben des Thymuskopfes, an welche sich die superfizielle Thymus dicht angelegt hat. Ob es nun einen Übergang gibt zwischen dem Vorkommen einer cervicalen Thymus und einer superfiziellen, wäre deshalb zu untersuchen. Hierfür könnte vielleicht *Cavia* dienen, welche Form eine rein cervicale Thymus besitzt. *Cavia* nun zeigt die Anlage einer rein entodermalen Hauptthymus an der 3. Kiementasche und überdies eine ectodermale an der Vesicula praecervicalis. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei dieser Form die ganze dritte Kiementasche, insoweit sie nicht in die Anlage der Epithelkörperchen III aufgeht oder als Ductus thymopharyngeus atrophiert, für die Thymusbildung in Anspruch genommen wird (RUBEN, p. 588). Die Hauptthymus hat demnach einen einheitlichen Ursprung. Hierzu kommt dann noch das ectodermale Element, welches von der Vesicula praecervicalis geliefert wird, d. h. von einer Blase, welche sich von dieser abschnürt („die innere Blase“), während der Rest der Vesicula praecervicalis („die äußere Blase“) zum Teil Thymusgewebe liefert, zum Teil verschwindet (RUBEN, p. 589). Eine Thymus superficialis fehlt beim Meerschweinchen; möglich wäre es, die genannte äußere Blase, welche, bevor sie verschwindet, ebenso Thymusstruktur zeigt, mit einer superfiziellen Thymus zu vergleichen. Hiergegen spricht aber der Umstand, daß nach RUBEN diese Blase doch auch mit der Thymusanlage verschmilzt und überdies, daß RABL von einer Zweiteilung der Vesicula praecervicalis nicht spricht; die Vesicula, ja selbst der Sinus praecervicalis hängen mit der entodermalen Thymusanlage (in diesem Fall der 3. Kiementasche selbst) zusammen; ein kleiner Rest der Vesicula praecervicalis bleibt aber bestehen (RABL, 1911, p. 159)



und dieser ist es vielleicht, welchen RUBEN als äußere Blase bezeichnet. Jedenfalls ist es hier nicht dem Einfluß einer superfiziellen Thymus zuzuschreiben, daß eine cervicale Thymus vorhanden ist.

Beim Kaninchen finden wir wieder etwas anderes (HANSON). Die Hauptthymus wird wieder als Divertikel der ventralen Wand der 3. Kiementasche gebildet. Ductus und Vesicula praecervicalis sind vorhanden; die letztere atrophiert aber bald. Sie beteiligen sich nicht an der Thymusbildung, die also in diesem Fall viel einfacher verläuft wie in den vorigen. Die Lage der Kaninchen-thymus nun ist eine rein thoracale; es scheint also das Kaninchen in bezug auf die Thymusbildung genau mit dem Menschen übereinzustimmen; wissen wir doch durch HAMMAR (1911, p. 234), daß beim Menschen die (thoracal gelegene) Thymus eine rein entodermale Bildung darstellt, während Ductus und Vesicula praecervicalis verschwinden und jede ectodermale Thymuskomponente fehlen. Beim Menschen aber ist eine cervicale Portion der Thymus im Anfang vorhanden; diese verschwindet dann später (GROSSER, 3, p. 454).

Die Ratte stimmt am besten mit dem Meerschweinchen überein; die ganze 3. Kiementasche wird zu Thymus. Aber bei der Ratte scheint es doch auch, als ob ectodermale Elemente in die Thymusbildung aufgehen. ZUCKERKANDL wagt es nicht, eine Entscheidung zu treffen (ZUCKERKANDL, p. 21); dennoch glaube ich, daß auch bei dieser Form das Epithel der Vesicula praecervicalis sich an der Thymusbildung beteiligt. Dieses illustriert ZUCKERKANDL's Beschreibung (p. 13) von einem Embryo von einer Länge von 7 mm; das Cervicalbläschen geht hier nicht verloren, doch es geht mit Verlust der regelmäßigen Anordnung seiner Zellen in ein Gewebe über, das sich der Thymusanlage eng anschließt; aus ZUCKERKANDL's fig. 11 geht hervor, daß dieser Anschluß ein vollkommener ist, so daß doch in jeder Beziehung eine Beteiligung des Ectoderms anzunehmen ist. Demnach würde sich die Ratte am besten an *Cavia* (nach RABL) anschließen; aber dennoch besitzt die Ratte eine rein thoracal gelegene Thymus.

Am merkwürdigsten zeigt sich vielleicht der Maulwurf. Die Haupt-(Brust-)thymus entsteht hier wieder durch Hervorwachsen eines Zapfens aus dem caudalen Ende der 3. Kiementasche (RABL, 1909, p. 600). Aber diese Brustthymus atrophiert bald und wird durch eine cervicale Thymus vertreten, welche aus dem Sinus praecervicalis entsteht. Es kann letztgenannte Bildung also mit der superfiziellen Thymus des Schweines verglichen werden. Der Maul-



wurf schließt sich demnach dem Schwein in bezug auf die Thymusbildung einigermaßen an, nicht aber ganz, denn die Hauptthymus des Maulwurfs entbehrt der ectodermalen Elemente, welche wohl beim Schwein gefunden werden.

Es läßt sich von den hier behandelten Formen folgende Reihe aufstellen:

Die Thymus entwickelt sich nur aus der Wand der 3. Kiementasche und zwar aus einer Verlängerung dieser Wand — *Homo*, *Lepus*.

Außer dieser genannten rein entodermalen Thymus enthält die definitive Thymus noch ectodermale Elemente aus der *Vesicula praecervicalis* — *Cavia*, Ratte — oder aus dieser oder dem *Ductus praecervicalis* — *Tarsius*.

Dieser rein entodermalen oder gemischt ecto-entodermalen Hauptthymus (*Thymus profunda*) fügt sich noch ein neues ectodermales Thymuselement an (superfizielle Thymus), welches unabhängig von der Hauptthymus bleibt, sich neben dieser entwickelt und erst später mit der Hauptthymus durch eine Bindegewebshülle vereinigt wird — *Sus* — oder bei Atrophie der Hauptthymus für sich allein funktioniert — *Talpa*.

Demnach sind, wie SCHAFFER mit Recht gesagt hat (HAMMAR, 1909, p. 206) ohne weiteres die cervicalen Thymi von *Homo*, *Cavia* und *Talpa* nicht direkt miteinander vergleichbar. Nicht die Lage, sondern die Entwicklung soll den Ausschlag für Vergleichbarkeit geben. Diese ganze Geschichte ist noch vollkommen unklar und vor allem die Frage nach Bedeutung und Herkunft der selbständigen superfiziellen Thymus, welche in gewissen Umständen die Hauptthymus ersetzen kann. Ebenso dunkel ist das Heranziehen von ectodermalen Elementen aus dem *Sinus praecervicalis*, welcher wahrscheinlich ein sehr altes Hautsinnesorgan darstellt, durch Vermittlung eines Organs, das wahrscheinlich ursprünglich entodermalen Ursprungs war.

Was nun die Thymusbildung bei *Nycticebus* betrifft, so läßt sich von dieser nur sehr wenig sagen. Das einzige, was auch hier deutlich ist, ist die Beteiligung des Ectoderms des *Ductus praecervicalis* an der Thymusbildung. Übrigens läßt sich die Bedeutung des ventralen Blindsackes der *Vesicula praecervicalis* schwer beurteilen. Nur eine Tatsache scheint mir wichtig, nämlich der Durchbruch der 4. Kiementasche in die *Vesicula praecervicalis*. Ich glaube nicht, daß bei einer anderen Form etwas dergleichen wahrgenommen worden ist, ebensowenig wie eine Beteiligung der 4. Kiementasche an der Thymusbildung. Denn die Bildung eines Thymuskomponents aus der

4. Kiementasche ist ganz etwas anderes. Dieselbe wurde von mehreren für den Menschen beschrieben, bei welcher Form sie nach TANDLER regelmäßig (TANDLER, p. 420), nach ERDHEIM sehr selten (GROSSER, 3, p. 457), nach GROSSER aber gelegentlich vorkommen soll (3, p. 456). Denn diese Thymusanlage entsteht als kleines Divertikel der 4. Kiementasche, welches schließlich einen kleinen, schlauchförmigen Anhang des Epithelkörperchen IV darstellt. Auch beteiligt sich die Wand der 4. Kiementasche bei keinem einzigen Säugetier, bei welchem eine 4. Thymusanlage wahrgenommen ist, an dem Aufbau der definitiven Thymus und gerade bei *Nycticebus* ist die Möglichkeit einer solchen Beteiligung allerdings sehr wahrscheinlich. Es scheint also überdies, daß bei keinem Säuger eine Thymus IV konstant vorkommt; neue Untersuchungen über diese Thema wären sehr willkommen (HAMMAR, 1909, p. 208).

Ein direkter Vergleich zwischen *Homo*, *Tarsius* und *Nycticebus* in bezug auf die Thymusgenese nun ergibt folgendes. Angenommen, die rein entodermale Thymusbildung sei primitiv, während das Heranziehen von ectodermalen Elementen als sekundär anzusehen wäre, so ist in dieser Hinsicht der Mensch primitiver als *Tarsius* und es weicht, soweit sich beurteilen läßt, *Nycticebus* mehr als *Tarsius* vom primitiven Typus ab. Und weil die Thymusbildung bei *Nycticebus* wahrscheinlich einen ganz besonderen von den Zuständen bei anderen Säugetieren abweichenden Charakter trägt, so schließt sich *Tarsius* dem Menschen in bezug auf diese Genese näher an als *Nycticebus*. Ein entscheidendes Urteil kann aber erst gegeben werden, wenn uns genauere und vollständigere Daten von der Thymusbildung von *Nycticebus* vorliegen.

Was nun den ultimobranchialen Körper betrifft, so müssen wir erst die 5. Kiementasche unserer 3 Formen miteinander vergleichen.

Beim Menschen kommt eine 5. Kiementasche stets vor (TANDLER, p. 417); in einigen Fällen sogar erreicht sie das Ectoderm und es bildet sich eine Verschlussmembran (KEIBEL und ELZE, p. 159). Hierin zeigt die 5. Kiementasche sich beim Menschen weniger primitiv als bei *Tarsius*, bei welcher Form sie das Ectoderm nicht erreicht, was bei der 4. Kiementasche ebenso der Fall ist. Auch im Auftreten beider Taschen gibt es Unterschiede zwischen beiden Formen. Beim Menschen entstehen beide Taschen zu gleicher Zeit durch Teilung einer Ausstülpung der seitlichen Pharynxwand (TANDLER, p. 398); bei *Tarsius* dagegen entwickelt sich erst die 4. Tasche, dann die 5. Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß im all-

gemeinen auch bei Säugetieren die Kiementaschen sich von vorn nach hinten anlegen, so daß erst die 1, dann die 2. usw. auftritt, könnte man geneigt sein, den angegebenen Entwicklungsmodus bei *Tarsius* für primitiver zu halten. Aber man muß hierbei wohl ins Auge fassen, daß bei *Tarsius* der unpaare Teil, welcher sowohl die 4. wie die 5. Tasche trägt und diese beiden mit dem Pharynx kommunizieren läßt, eigentlich auch beiden zugehört, so daß beide Taschen zu gleicher Zeit auftreten und das Auftreten der terminalen Enden von geringerer Bedeutung ist. Beim Menschen nun besitzt die 5. Tasche kein dorsales Divertikel mehr, während letzteres auch bei der 4. fehlen kann oder nur mangelhaft entwickelt ist (TANDLER, p. 417). In dieser Hinsicht hat sich *Tarsius* mehr vom Typus entfernt, denn bei dieser Form fehlt ebenso das dorsale Divertikel der 4. Tasche, während die 5. nur eine caudalwärts gebogene Ausstülpung der seitlichen Pharynxwand ohne Divertikel darstellt und daher ganz rudimentär genannt werden kann (Fig. 4). Beachtenswert ist die Tatsache, daß bei *Nycticebus* in einem späteren Stadium der Entwicklung die 5. Tasche sich von der 4. emanzipiert und getrennt von dieser in den Pharynx mündet (Fig. 21). Doch muß dieser Zustand als sekundär angesehen werden, denn auch hier entsteht die 5. Tasche in engem Zusammenhang mit der 4. und in jüngeren Stadien münden beide zusammen vereint in den Pharynx. Steht vielleicht diese Emanzipation der 5. Tasche in engem Verband mit der Tatsache, daß die 4. eine neue Funktion angenommen hat, nämlich die der Mithilfe im Aufbau der Thymus und Kommunikation mit der Vesicula praecervicalis, von welcher Funktion sich übrigens nichts weiteres sagen läßt? Nachprüfung ist hier, wie überhaupt bei *Nycticebus*, dringend erwünscht.

Auch der 5. Aortenbogen ist bei *Tarsius* mehr rudimentär als beim Menschen, denn er erreicht die dorsale Aorta, oder wie es beim Menschen der Fall ist, den 6. Aortenbogen nicht mehr. Daß der 5. Aortenbogen bei *Tarsius* zugleich mit dem 4. entspringt, ist eine Besonderheit, welche beim Menschen nicht vorkommt. Aber bei dieser Form zeigt der 5. Aortenbogen in seinem Ursprung Variationen: das eine Mal entspringt er normal aus der ventralen Aorta (TANDLER, fig. 8), das andere Mal nähert sich sein Ursprung dem des 4. Bogens ganz beträchtlich (TANDLER, fig. 3), das dritte Mal entspringt er ganz neben dem 4. (TANDLER, fig. 5). Es verschiebt sich also der Ursprung des 5. Aortenbogens beim Menschen sehr stark, und dementsprechend wird der Unterschied mit *Tarsius* stark verkleinert. Bei

*Nycticebus* ist die Reduktion eine ebenso große, aber sie ist eine andere. Offenbar ist der 5. Aortenbogen bei Säugetieren in starker Reduktion begriffen. Locy gibt eine gute Übersicht über die Größe und Art dieser Reduktion (Locy, p. 297). Wie man sieht, schließt sich *Tarsius* in dieser Hinsicht am meisten dem Schwein und vielleicht der Ratte an; die Reduktion geht aber bei *Tarsius* etwas weiter, denn der 5. Aortenbogen erreicht weder den 6., noch die Aorta. *Nycticebus* aber stimmt mehr mit dem LEHMANN'schen Fall vom Schwein, mit dem Kaninchen, aber auch mit dem Schaf überein, bei welchem letzterem TANDLER ebenso ein vom 6. Bogen abgehendes und blind endigendes Gefäß beschrieben hat. In der Ausbildung des 5. Aortenbogens zeigt sich deshalb eine sehr große Variabilität, welche noch deutlicher wird, wenn man betrachtet, wie groß der Ausschlag der Variationen bei jeder Form für sich betrachtet, ist z. B. beim Schwein und vor allem beim Kaninchen, das überdies noch einen kompletten und normalen 5. Aortenbogen besitzen kann (Locy, p. 297). Die große Variabilität ist nun die Ursache, daß ein Vergleich zwischen den verschiedenen Formen und also auch zwischen Mensch, *Tarsius* und *Nycticebus* mit Hinsicht auf phylogenetische Spekulationen wertlos ist.

In bezug auf das Vorkommen eines Ramus posttrematicus der 5. Kiementasche (Ramus posttrematicus II nervi vagi) sei bemerkt, daß der Mensch einen primitiveren Zustand repräsentiert als *Tarsius* und *Nycticebus*, bei denen dieser Nerv fehlt. Ob es auch bei anderen Säugetieren außer dem Rinde (FRORIEP, p. 45) vorkommt, ist mir unbekannt.

Was nun die Antwort auf die von mir im Anfang gestellte Frage betrifft, so ist sie, wie es überhaupt bei allen Verwandtschaftsfragen der Fall ist, nur sehr schwer zu geben. In der Ausbildung der 4. und 5. Kiementaschen steht *Nycticebus* dem Menschen näher als *Tarsius*, in allen übrigen Hinsichten ist das Gegenteil der Fall. Sowohl in der Entwicklung der Thymus als in der Ausbildung von Epithelkörperchen schließt sich *Tarsius* näher dem Menschen als *Nycticebus* an. Der 5. Aortenbogen aber ist bei *Tarsius* und *Nycticebus* rudimentär, beim Menschen aber noch ziemlich intakt. Die Bildung des ultimobranchialen Körpers ist für die meisten Säugetiere eine so gleichförmige, daß kleine Unterschiede in der Anlage dieses Organes für phylogenetische Spekulationen sehr wenig Wert haben. Die gegebenen Unterschiede nun haben nicht alle denselben Wert; sie beziehen sich größtenteils auf verschwindende



Organe. Nun steigt bei diesen die Variabilität stark, so daß die Unterschiede, auch bei Embryonen von demselben Alter sehr groß sein und noch größer scheinen können, weil man meistens über eine nicht große Zahl von Objekten zu verfügen hat und also von den möglichen Variationen nur einige vorliegen. Auf diese Variabilität und ihren Einfluß auf die Vergleichbarkeit von *Tarsius* und dem Menschen habe ich bei der Besprechung des 5. Aortenbogens schon hingewiesen; ebenso könnte man hinweisen auf die variable Entwicklung der Kiementaschen bei beiden genannten Formen. Relativ hat also ein Vergleich in der Entwicklung der genannten Bildungen nur geringen Wert. Anders steht es mit Organen, welche progressiv sich entwickeln; lassen sich bei diesen Entwicklungsrichtungen nachweisen, so können sie uns für phylogenetische Spekulationen gute Vergleichungsobjekte liefern. Meines Erachtens ist dies mit der Thymus der Fall, die sich bei den Säugern vielleicht in progressiver Richtung entwickelt, so daß die Kenntnis der Thymusentwicklung von größter Wichtigkeit ist. Und weil diese Kenntnis für *Nycticebus* durch Materialmangel nur sehr fragmentarisch ist — und dasselbe gilt für die Epithelkörperchen, weil diese, wie *Tarsius* zeigt, nur sehr vorübergehend auftreten und die diesbezüglichen Stadien bei *Nycticebus* sehr gut fehlen können — müssen wir ein definitives Urteil vorläufig zurückhalten.

---



### Literaturverzeichnis.

- FRORIEP, A., Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glosso-pharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus, und über die Herkunft der Zungenmuskulatur, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1885, p. 1—55.
- GROSSER, O., 1. Der Nerv des fünften Visceralbogens beim Menschen, in: Anat. Anz., Vol. 37, 1910, p. 333—336.
- , 2. Zur Kenntnis des ultimobranchialen Körpers beim Menschen, in: Anat. Anz., Vol. 37, 1910, p. 337—342.
- , 3. Die Entwicklung des Kiemendarmes und des Respirationsapparates, in: Handb. Entwickl. d. Menschen, von F. KEIBEL und F. P. MALL, Vol. 2, p. 436—482.
- HANSON, E. ROBERT, Ueber die Entwicklung der Parathyreoideae accessoriae und der Thymus beim Kaninchen, in: Anat. Anz., Vol. 39, 1911, p. 545—570.
- HAMMAR, J. AUG., Fünfzig Jahre Thymusforschung, in: Erg. Anat. Entw., Vol. 19, 1909, p. 1—274.
- , Zur größeren Morphologie und Morphogenie der Menschenthymus, in: Anat. Hefte, Vol. 43, Heft 1, 1911, p. 203—242.
- HUBRECHT, A. A. W., Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Plump-lori (*Nycticebus tardigradus*), in: Normentafeln Entw. Wirbelthiere, Vol. 7, 1907, p. 35—76.
- KASTSCHENKO, N., Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren, in: Arch. Mikr. Anat., Vol. 30, 1887, p. 1—26.
- KEIBEL, F., Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domesticus*), in: Normentafeln Entw. Wirbelthiere, Vol. 1, 1897.
- , Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki (*Tarsius spectrum*), *ibid.*, Vol. 7, 1907, p. 1—34.
- KEIBEL, F. und ELZE, C., Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen, *ibid.*, Vol. 8, 1908.

- KOHN, A., Die Epithelkörperchen, in: *Erg. Anat. Entw.*, Vol. 9, 1899, p. 194—252.
- LOCY, W. A., The fifth and sixth aortic arches in chick embryos with comments on the condition of the same vessels in other Vertebrates, in: *Anat. Anz.*, Vol. 29, 1906, p. 287—300.
- MAURER, F., Die Entwicklung des Darmsystems, in: *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, von O. HERTWIG, Vol. 2, Teil 1, 1906, p. 109—252.
- , in: RABL, H., Ueber die Abkömmlinge der Kiementaschen und das Schicksal der Halsbucht beim Meerschweinchen, in: *Verh. Anat. Ges. Ergänzungsh.*, Vol. 38, 1911, p. 161.
- RABL, H., Die Entwicklung des thyreo-thymischen Systems beim Maulwurf, in: *SB. Math. Naturw. Kl. Akad. Wiss. Wien*, Vol. 118, Abt. 3, 1909, p. 549—628.
- , Ueber die Abkömmlinge der Kiementaschen und das Schicksal der Halsbucht beim Meerschweinchen, in: *Verh. Anat. Ges. Ergänzungsh.*, Vol. 38, 1911, p. 157—161.
- RUBEN, R., Zur Embryologie der Thymus und der Parathyreoidea beim Meerschweinchen, in: *Anat. Anz.*, Vol. 39, 1911, p. 571—593.
- TANDLER, J., Ueber die Entwicklung des V. Aortenbogens und der V. Schlundtasche beim Menschen, in: *Anat. Hefte*, Abt. 1, Vol. 38, 1909, p. 393—423.
- ZOTTERMAN, A., Die Schweinethymus als eine Thymus ecto-entodermalis, in: *Anat. Anz.*, Vol. 38, 1911, p. 514—530.
- ZUCKERKANDL, E., Die Entwicklung der Schilddrüse und der Thymus bei der Ratte, in: *Anat. Hefte*, Abt. 1, Vol. 21, 1903, p. 1—28.

### Erklärung der Abbildungen.

---

- a III—VI* 3.—6. Aortenbogen  
*aw* Arywulst  
*ch* Chorda dorsalis  
*c* Carotis  
*da* Aorta dorsalis  
*dp* Ductus praecervicalis  
*d + v* Gewebe, entstanden durch Verwachsung der Wand des Ductus praecervicalis und der Anlage der ventrolateralen Thymus III  
*e* Ectoderm  
*ep III, IV* Epithelkörperchen III, IV  
*g IX, X* Ganglion petrosus und nodosus  
*h* Herz  
*k II—V* 2.—5. Kiementasche.  
*kf II* 2. Kiemenfurche  
*l* Lumen des Ductus praecervicalis  
*mth* mediale Thymusanlage  
*o* Hohlraum in der Glandula thyroidea  
*p* Pericard  
*ph* Pharynx  
*pk* ultimobranchialer Körper  
*pl* Placode  
*sp* Sinus praecervicalis  
*t* Glandula thyroidea  
*tr* Trachea  
*va* Aorta ventralis  
*ved* Vena cardinalis  
*vp* Vesicula praecervicalis  
*vth* ventrale Thymusanlage  
*x* ventraler Sack der Vesicula praecervicalis.

## Tafel 14 und 15.

Fig. 1—17. *Tarsius spectrum*. Fig. 1—3, 5—10, 13, 14 alle 52:1.

Fig. 1. Normentafel No. 13.

Fig. 2. Normentafel No. 17.

Fig. 3. Normentafel No. 18.

Fig. 4. Rekonstruktion des Pharynx mit Kiementaschen III, IV und V, dorsalen und ventralen Aorten und Aortenbogen IV, V und VI.

Fig. 5. Normentafel No. 20.

Fig. 6A u. B. Normentafel No. 20.

Fig. 7. Normentafel No. 18.

Fig. 8. Normentafel No. 21.

Fig. 9. Normentafel No. 23.

Fig. 10. Normentafel No. 24.

Fig. 11. Schnitt durch die 3. Kiementasche mit Anlage der ventrolateralen Thymus, die mit der Wand des Ductus praecervicalis verwachsen ist. Normentafel No. 25. 165:1.

Fig. 12. Die eingestülpte Placode der 2. Kiemenspalte. 165:1. Normentafel No. 28.

Fig. 13. Normentafel No. 28.

Fig. 14. Normentafel No. 28.

Fig. 15 u. 16. Mediale Thymusanlage weiß, ventrale Thymusanlage gestrichelt.

Fig. 17. Herz eines jungen Tieres (5 cm Länge) von der Thymus bedeckt. 2:1.

Fig. 18—22. *Nycticebus tardigradus*. Fig. 18—21. 52:1.

Fig. 18. Normentafel No. 6.

Fig. 19. Normentafel No. 6.

Fig. 20. Normentafel No. 8.

Fig. 21. Normentafel No. 8.

Fig. 22. Schnitt durch Glandula thyreoidea.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Die Arme der Gorgonocephalinae.

Von

Prof. L. Döderlein in Straßburg i. E.

Mit Tafel 16–18.

Bei meinen kürzlich veröffentlichten Untersuchungen über die Systematik der *Gorgonocephalinae*<sup>1)</sup> konnte ich die Beobachtung machen, daß verschiedene Gattungen und Arten sehr beträchtliche Unterschiede in der Ausbildung ihrer Arme zeigen.

Allerdings ist es meist recht schwierig, oft fast unmöglich, sich ein richtiges Gesamtbild von der Ausbildung der Arme eines Individuums zu verschaffen. Ganz abgesehen davon, daß eine große Anzahl der trocken oder feucht konservierten Exemplare mit ganz unvollständigen Armen zur Beobachtung kommt, sind fast immer bestimmte Teile der in unverletztem Zustande konservierten Arme zu engen Knäueln spiralg aufgerollt. Diese spotten meist jeder Bemühung, sie einigermaßen übersichtlich zu entwirren. Fast immer befindet sich bei sonst tadelloser Erhaltung der innere Hauptstamm der Arme, also deren längster und am reichsten entwickelter Teil, in solchem Zustande (Fig. 7). Aber auch alle anderen Teile der Arme zeigen außerordentliche Neigung, sich wenigstens in ihren äußeren Partien einzurollen.

---

1) L. DÖDERLEIN, 1911, Über japanische und andere Euryalae, in: DOFLEIN, Beiträge zur Naturgeschichte Ostasiens. Abhandl. d. math.-phys. Klasse der K. bayer. Akademie d. Wissensch. 2. Suppl.-Bd., 5. Abhandl., 123 pp., Taf. 1—9.





Die Gattung *Astrodictylus* nahm, wie ich früher ausgeführt habe, eine ganz isolierte Stellung ein unter den mit 5 Madreporenplatten versehenen *Gorgonocephalinae*. Die Ausbildung ihrer Arme verweist sie aber entschieden in die nächste Nähe von *Astroboa*, mit der sie auch in der Form der Gürtelhäkchen übereinstimmt. Man muß wohl annehmen, daß innerhalb der *Gorgonocephalinae*, die ursprünglich nur 1 Madreporenplatte aufwiesen, 2mal unabhängig voneinander Formen mit 5 Madreporenplatten entstanden, einmal aus der Gattung *Gorgonocephalus*, auf die die amerikanischen Formen am besten zurückzuführen sind, das zweitemal aus der Gattung *Astroboa*, an die sich *Astrodictylus* anschließen läßt.

Die Reihenfolge, in der die Gattungen hier angeordnet sind, ist nun nicht etwa nur auf Grund eines einzigen der Abänderung unterliegenden Merkmals aufgestellt. Es hat sich ergeben, daß eine ganze Anzahl verschiedener Merkmale nebeneinander vorhanden sind, deren jedes sich in einer bestimmten Richtung verändert. Zum Teil sind solche Veränderungen direkt voneinander abhängig; zum Teil ist eine solche Abhängigkeit nicht nachweisbar. Diese Änderungen laufen nebeneinander her, und zwar alle in gleicher Richtung, so daß bei den Formen, die am Ende der Reihen stehen, alle in Betracht kommenden Merkmale am weitesten abgeändert sind, während die am Anfang der Reihe stehenden Formen die ursprünglichste Ausbildung aller Merkmale aufweisen.

Noch ist zu beachten, daß sehr jugendliche Exemplare die Merkmale, durch welche sich die größeren Exemplare der verschiedenen Gattungen voneinander unterscheiden, vielfach noch gar nicht oder nur in wenig ausgebildetem Zustande aufweisen. Die jugendlichen Exemplare höher entwickelter Formen tragen vielfach noch die Merkmale der ursprünglicheren Formen zur Schau. Mit dem Größerwerden der Individuen werden allmählich die eigentümlichen Merkmale der höher entwickelten Formen immer ausgeprägter. In vielen Punkten zeigt sich hier eine auffallende Übereinstimmung der ontogenetischen mit der phylogenetischen Entwicklung.

Auf den folgenden Seiten habe ich versucht, die wesentlichsten Unterschiede, die in der Ausbildung der Arme bei den einzelnen Gattungen sich beobachten lassen, auseinanderzusetzen. Dabei habe ich vor allem auch die Veränderungen hervorgehoben, welche beim Übergang von einer Gattung zur anderen festzustellen sind.

Die hauptsächlichsten Veränderungen, die dabei eine Rolle spielen, sind die folgenden:

1. Die Länge und die Gliederzahl in den einzelnen Armabschnitten nimmt allmählich ab, nämlich

a) im basalen Armabschnitt vor der 1. Gabelung beträgt die Gliederzahl bei *Conocladus* 10—16, bei *Astroconus* und *Gorgonocephalus* gewöhnlich 8—10, bei den meisten anderen Gattungen in der Regel 7—8, bei *Astroboa* und *Astrophytum* meist 5—6;

b) in den mittleren Armabschnitten erreicht die Gliederzahl bei *Astroconus* und *Gorgonocephalus* 15—20, oft noch viel mehr, ebenso bei *Astrogordius*; sie sinkt einerseits bei *Astrodendrum* und *Astrospartus* auf 10—14, bei *Astrocladus*, *Astroboa*, *Astrophytum* und *Astroductylus* auf 7—10, andererseits bei *Astrocyclus* auf 12—16, bei *Astrocanium* auf 8—10.

2. Die 1. Armgabelung findet bei *Conocladus* und *Astroconus* noch in beträchtlicher Entfernung vom Scheibenrand statt; bei den übrigen Formen ist das nur in der Jugend der Fall, bei größeren Exemplaren gabeln sich die Arme schon am Rande der Scheibe oder noch innerhalb der Scheibe.

3. Die Anzahl der Armgabelungen nimmt allmählich zu. Exemplare von ca. 30 mm Scheibendurchmesser zeigen bei *Astroconus* und *Gorgonocephalus* meist nicht mehr als 10—12 aufeinanderfolgende Gabelungen, bei *Astrodendrum* und *Astrospartus* ca. 20, bei *Astrocladus* und *Astroductylus* ca. 20—25, bei *Astroboa* und *Astrophytum* ca. 25—30; *Astrogordius* zeigt ca. 15, *Astrocyclus* ca. 20, *Astrocanium* ca. 25 aufeinanderfolgende Gabelungen.

4. Die beiden an der ersten Armgabelung entspringenden Armhälften sind überall nahezu gleichentwickelt, bei *Astroboa ernae* und manchen Exemplaren von *Astroboa clavata* ist die eine Hälfte viel mächtiger als die andere.

5. Ursprünglich sind stets die beiden nach jeder Armgabelung (mit Ausnahme der 1.) auftretenden Armabschnitte auffallend ungleich an Länge und Gliederzahl. Das ist auch bei allen Formen mit 1 Madreporplatte der Fall sowie bei *Astroductylus*. Bei *Astrocyclus* treten auch nach der 2. Gabelung in der Regel je 2 gleich lange Armabschnitte auf, während die folgenden ungleich bleiben; bei *Astrocanium* aber sind sie im ganzen proximalen Teile der Arme nach jeder Armgabelung einander gleich und nur im distalen Teile der Arme weisen sie noch die ursprüngliche Ungleichheit auf.

6. Ursprünglich ist in jeder Armhälfte der erste Seitenast der längste, die folgenden nehmen ganz gleichmäßig an Länge ab bis zum letzten (*Astroconus*, viele *Gorgonocephalus*, jugendliche Exemplare aller Gattungen). Schon bei *Gorgonocephalus* wird der erste Seitenast unverhältnismäßig groß (äußerer Hauptstamm), bei *Astrocyclus* und *Astrocaneum* wird er ebenso mächtig und reich verzweigt wie der ganze innere Hauptstamm. In der Formenreihe mit einer Madreporenplatte wird er meist ebenso kräftig wie der innere Hauptstamm, bleibt aber stets kürzer als dieser. Bei *Astrocladus*, *Astroboa*, *Astrophytum* und *Astroductylus* werden die meisten Seitenzweige des inneren Hauptstammes sehr schwach im Gegensatz zu seinen ersten Seitenzweigen, die auffallend kräftig werden.

7. Die Zweigenden sind ursprünglich sämtlich einander gleich, fadenförmig und dünn mit spärlichen Tentakelhäkchen und reich entwickelten Gürtelhäkchen (*Astroconus*, *Gorgonocephalus*, *Astrocyclus*). Bei *Astrodendrum*, *Astrospartus* und *Astrocaneum* werden die der ersten Seitenäste und des äußeren Hauptstammes etwas kräftiger und breiter und verjüngen sich nach der Spitze zu. Bei *Astrocladus*, *Astroboa*, *Astrophytum* und *Astroductylus* werden sie an diesen Teilen oft plump und breit mit sehr reich entwickelten Tentakelhäkchen und dadurch gänzlich verschieden von den übrigen Zweigenden (Fig. 1).

8. Tentakelpapillen traten ursprünglich vom 2. Armglied an bei sämtlichen Armgliedern wohlentwickelt auf. Bei *Conocladus* und *Astroconus* können sie Käme von je 5—6 bilden, bei *Gorgonocephalus* längs der dickeren Armteile oft noch von je 4 oder 5, in anderen Fällen nur noch von je 3, ebenso bei *Astrodendrum* und *Astrocyclus*; bei *Astrospartus* und *Astrocladus* werden sie klein und verschwinden auf der Armbasis bis zur 1., dann auch bis zur 2. Gabelung; bei *Astroboa*, *Astrophytum* und *Astroductylus* fehlen sie auf einem mehr oder weniger großen Teil des inneren Hauptstammes, bei *Astroboa clavata* sogar auf dem ganzen inneren Hauptstamm nebst seinen äußeren Verzweigungen; bei großen Exemplaren dieser Gattungen fehlen sie auch auf allen dickeren Teilen der Arme.

Bei *Astrocaneum* fehlen sie bis zur 3. Gabelung ganz.

9. Ursprünglich werden die zu Häkchen umgebildeten Tentakelpapillen auf allen Zweigen gegen deren Ende zu immer kleiner und weniger zahlreich, so daß sie zuletzt nur noch vereinzelt auftreten. Bei *Astrocladus*, *Astroboa*, *Astrophytum* und *Astroductylus* nehmen sie an den plumpen Endverzweigungen an Zahl und Größe wieder zu und



bilden hier jederseits auffallende Kämme von je 3—4 kräftigen Häkchen.

10. Die Gürtelhäkchen bilden ursprünglich an allen Zweigenden vollständige Ringe um jedes Glied, die kranzartig mehr oder weniger stark vorragen. Auf den plumpen Zweigenden von *Astrocladus*, *Astroboa* und *Astrodaetylus* werden sie spärlicher und ragen kaum mehr vor, und bei *Astrophytum* sind sie hier wie auf allen dickeren Armteilen fast gänzlich verschwunden.

Die kleinen Exemplare der verschiedensten Formen von *Gorgonocephalinae* stimmen in bemerkenswerter Weise miteinander überein. Untersucht man Exemplare, deren Scheibendurchmesser geringer ist als 10 mm, so ist es oft kaum möglich, die Gattung, zu der sie gehören, mit einiger Sicherheit festzustellen. Man wird die Formen mit 5 Madreporenplatten unterscheiden können von denen mit einer einzigen. Es ist auch festzustellen, ob die Gürtelhäkchen und Tentakelhäkchen einen Nebenzahn besitzen oder nicht. Aber schon der Nachweis eines Plattengürtels am Rande der Scheibe macht Schwierigkeiten. Und vollends die auf die Verschiedenartigkeit der Arme begründeten Gattungsmerkmale sind nicht nachzuweisen. Die Zahl der Glieder in einem Armabschnitt läßt wohl erkennen, ob eine primitivere Form vorliegt oder eine modernere, aber im übrigen ist der Bau der Arme ein durchaus einheitlicher.

Jeder der 5 primären Arme geht als einfacher Stamm vom Rande der Scheibe aus und gabelt sich erst in beträchtlicher Entfernung von der Scheibe. Die beiden Hauptstämme, die bei dieser Gabelung entstehen, sind völlig gleichwertig und erweisen sich völlig symmetrisch entwickelt; das zeigt sich schon an ihrem ersten Abschnitt, der gleichlang und gleichkräftig ist und in der Regel aus der gleichen Anzahl von Gliedern besteht.

Die beiden bei der nächsten Gabelung entstehenden Stämme sind nicht mehr gleichwertig. Stets ist der äußere von ihnen der schwächere, und erweist sich untergeordnet dem inneren Stamme, von dem er nur den ersten Seitenast darstellt. Sein erster Abschnitt ist dünner, kürzer und zeigt meist eine geringere Zahl von Gliedern als der entsprechende Abschnitt des Hauptstammes. Dasselbe zeigt sich bei allen folgenden Gabelungen, nur ist ganz regelmäßig abwechselnd einmal der innere und dann der äußere Ast der schwächere. Genau dasselbe ist bei allen Seitenästen zu beobachten. Stets sind die beiden bei einer Gabelung entstehenden Äste mehr oder weniger



auffallend ungleich und stets ist abwechselnd der äußere und der innere Ast der schwächere; stets läßt sich das schon am ersten Abschnitt nach der Gabelung feststellen. Die schwächeren Äste haben eine geringere Anzahl von Verzweigungen und bleiben kürzer als die stärkeren, aber die Endzweige sind überall gleichdünn und unterscheiden sich voneinander nicht wesentlich. Die Stärke und Länge der Seitenäste bzw. Seitenzweige nimmt vom ersten bis zum letzten ziemlich gleichmäßig ab.

Auch die Bewaffnung der Arme ist überall dieselbe. Auf sämtlichen Gliedern von der Armbasis an bis zu den letzten Zweigen ist je ein vollständiger Häkchengürtel vorhanden, aus einer Doppelreihe von Häkchen bestehend. Da diese Gürtelhäkchen die gleiche Größe haben, an welcher Stelle der Arme sie auch stehen, so erscheinen die Gürtel an den dickeren basalen Abschnitten der Arme verhältnismäßig unbedeutend; sie ragen über das Niveau der Arme kaum hervor und erscheinen nur als sehr schmale, weit voneinander getrennte Querlinien. An den Endzweigen dagegen, wo die Armglieder sehr dünn und kurz sind, ragen die Häkchengürtel kranzförmig über das Niveau der Glieder hoch hervor und folgen dicht aufeinander mit Zwischenräumen, die kaum so breit sind als sie selbst.

Tentakelpapillen erscheinen bei den jungen Exemplaren wohl allgemein schon an der Armbasis vom 2. Armentakel an, werden gegen die 1. Armgabelung zu am kräftigsten und begleiten die Armverzweigungen bis an deren äußerste Enden. Ihre Zahl beträgt je 2—3, bei den primitiveren Formen mehr, an den äußeren Armverzweigungen sinkt sie auf 2 und zuletzt nur auf 1 neben jedem Tentakel. Dabei werden sie nach außen immer kleiner; während sie noch in den mittleren Teilen der Arme, wo sie anfangen häkchenförmig zu werden, an Größe die Gürtelhäkchen weit übertreffen, sind sie am Ende der Zweige oft noch kleiner als diese. Sie schließen hier auf der Bauchseite der Arme den Häkchengürtel nach unten ab.

### *Astroconus* und *Conocladus*.

Den hier geschilderten Zustand der Arme, der allen jugendlichen Gorgonocephalinae bis zu einer gewissen Größe zukommt, zeigen nur bei einer einzigen der mir bekannten Arten auch noch die erwachsenen Individuen. Es ist das der Fall bei *Astroconus australis*, der noch bei 35 mm Scheibendurchmesser Arme zeigt, deren erste

Gabelung erst in ziemlich beträchtlicher Entfernung vom Rand der Scheibe erfolgt. Bei dieser primitiven Form sind auch die einzelnen Armabschnitte ziemlich lang und ihre Gliederzahl ist eine beträchtliche; sie beträgt 8—10 am ersten Armabschnitt und steigt weiter außen auf 14—16. Dabei ist die Zahl der Armgabelungen nur eine geringe und beträgt längs der Hauptstämme nicht mehr als 10. Die Seitenäste nehmen gleichmäßig an Länge und Stärke ab. Sämtliche Zweigenden sind gleichartig, dünn und fadenförmig mit kranzartig vorragenden Häkchengürteln. Die Zahl der Tentakelpapillen ist groß und beträgt nahe der 1. Gabelung je 4—6 in einem Arme. Sie werden nach außen hin immer kleiner und spärlicher, finden sich aber noch an den äußersten Endspitzen.

Sehr ähnlich wie bei *Astroconus* sind auch bei der Gattung *Conocladus* die Arme gebaut. Nur ist hier der 1. Armabschnitt noch länger, mit 10—16 Gliedern und infolge davon die 1. Armgabelung noch weiter vom Rande der Scheibe entfernt. Dadurch erscheinen die Arme noch etwas primitiver als bei *Astroconus*, und in der Tat möchte ich in dieser noch nicht zu den Gorgonocephalinae gehörigen Gattung die Stammform von *Astroconus* erblicken.

Bei allen anderen Gorgonocephalinae aber tritt ein Fortschritt gegenüber *Astroconus* ein insofern, als die 1. Armgabelung schon bei Exemplaren von höchstens 20 mm Scheibendurchmesser (vielfach schon bei kleineren) bereits am Rande der Scheibe stattfindet, so daß, von oben gesehen, jede Armhälfte selbständig aus der Scheibe zu entspringen scheint. Nur selten erreicht auch die Gliederzahl am 1. Armabschnitt noch 10.

### ***Gorgonocephalus* (und? *Astrogordius*)** (Fig. 2 u. 3).

Unter ihnen zeigt sich innerhalb der Gattung *Gorgonocephalus* (dem sich *Astrogordius* anschließen dürfte) noch die größte Übereinstimmung mit den Verhältnissen, die sich an den Armen von *Astroconus* finden. Die Gliederzahl an den Armabschnitten ist noch eine beträchtliche; sie übersteigt meist sogar die bisher bei *Astroconus* beobachtete Zahl und beträgt an den mittleren Armabschnitten gewöhnlich 15—20, ja bei einzelnen Arten scheinen Armabschnitte mit 40—50 Gliedern regelmäßig vorzukommen (*G. dolichodactylus*). Eine Folge davon ist die beträchtliche Länge der Armabschnitte und die geringe Zahl der Armgabelungen, die in der Regel längs eines Hauptstammes 12—13 nicht übersteigt, bei einer Scheibengröße von

70 mm. Die Zweigenden sind alle noch gleichartig, und zwar fadenförmig dünn mit kranzartig vorspringenden Hähchengürteln. Wie bei *Astroconus* sind Tentakelpapillen längs der ganzen Arme vorhanden, und zwar wohlentwickelt vom 2. Armgliede ab. Es gibt bei *Gorgonocephalus* Arten mit noch 4—5 Tentakelpapillen in einem Kamme, während bei anderen Arten nicht mehr als 3 auftreten. Sie sind, wenn auch klein und in geringer Zahl (je 1 bis höchstens 2), bis an die äußersten Zweigspitzen vorhanden.

Während aber bei *Astroconus* die Seitenäste der beiden Hauptstämme vom ersten an bis zum letzten ganz allmählich an Länge und Stärke abnehmen, ist das unter den Arten der Gattung *Gorgonocephalus* nicht mehr allgemein der Fall. *G. dolichodactylus* verhält sich darin noch wie *Astroconus*. Bei den übrigen Arten der Gattung läßt sich meist der 1. (äußere) Seitenast nicht mehr den folgenden Seitenästen koordinieren. Er ist verhältnismäßig viel besser entwickelt als der 2., normaler gebliebene Seitenast, und wenn er auch nicht die Länge und Entwicklung des Hauptstammes selbst erreicht, so ist er doch viel mehr diesem an die Seite zu stellen als den anderen Seitenästen. Er ist diesen gegenüber selbständig geworden, und es ist gerechtfertigt, ihn als den äußeren Hauptstamm zu bezeichnen neben dem inneren, dem eigentlichen Hauptstamme jeder Armhälfte. Sein basaler Abschnitt ist in der Regel fast ebenso stark wie der entsprechende des inneren Hauptstammes; doch bleibt er kürzer und ärmer an Gliedern wie dieser. Die übrigen Seitenäste der inneren Hauptstämme bleiben einander koordiniert und nehmen vom ersten (dem ursprünglichen zweiten) bis zum letzten gleichmäßig an Stärke ab, und ebenso verhalten sich die Seitenäste des nunmehrigen äußeren Hauptstammes. Dieses Selbständigwerden eines äußeren Hauptstammes ist aber an eine gewisse Größe gebunden. Bei Individuen unter 30 mm Scheibendurchmesser ist dies noch wenig ausgesprochen, manchmal auch bei noch größeren; bei großen Exemplaren von etwa 60 oder 70 mm aber ist es oft sehr auffallend.

Bei solchen läßt sich nun ferner auch am 1. (äußeren) Seitenast des äußeren Hauptstammes dieselbe Tendenz feststellen, sich unverhältnismäßig stärker zu entwickeln als die folgenden Seitenäste, und ebenso bei dessen 1. Seitenaste usf. Es ist immer der äußerste Seitenzweig der aufeinander folgenden Gabelungen, der eine stärkere Entwicklung erreicht als ihm beim Vergleich mit anderen Seitenzweigen zukommen würde. Doch bezieht sich das nicht auf die

Länge, sondern nur auf die Dicke des jeweiligen Abschnittes, der kürzer, aber immer ungefähr gleichdick ist wie der betreffende Abschnitt des Hauptzweiges.

### *Astrodendrum* (Fig. 4).

Die Gattung *Astrodendrum* schließt sich in der Ausbildung der Arme unmittelbar an *Gorgonocephalus* an. Der wesentliche Unterschied besteht nur in der Verkürzung der Armabschnitte. Direkt davon abhängig ist die geringere Zahl von Gliedern in einem Armabschnitt und die größere Zahl von Armgabelungen. Der 1. basale Armabschnitt zeigt 7—9 Glieder, der 2. meist 7, die meisten Armabschnitte 8—12, nur in den äußersten Abschnitten finden sich gelegentlich einige mehr. Die Zahl der aufeinanderfolgenden Gabelungen beläuft sich auf etwa 20 bei 40 mm Scheibendurchmesser.

Bei großen Exemplaren bleiben die Zweigenden des äußeren Hauptstammes und der untersten Äste des inneren Hauptstammes nicht fadenförmig wie die übrigen, sondern sie erscheinen von der Basis bis zur Spitze etwas verjüngt, und die ganzen Zweige haben ein etwas kräftigeres Aussehen, ohne aber in der Ausbildung ihrer Tentakel- und Gürtelhäkehen eine Änderung zu zeigen.

### *Astrospartus*.

Dieselben Fortschritte in der Ausbildung der Arme wie *Astrodendrum* zeigt auch die Gattung *Astrospartus* in ihren beiden bisher bekannten Arten gegenüber der Gattung *Gorgonocephalus*. Die Gliederzahl der Armabschnitte und die Zahl der Armgabelungen ist bei den beiden Gattungen ungefähr die gleiche. Doch kann bei *Astrospartus mediterraneus* die Armverzweigung mitunter etwas reichlicher ausfallen. Die Selbständigkeit des äußeren Hauptstammes der Arme ist bei dieser Gattung wenig ausgeprägt. Aber in einem anderen Punkte zeigt *Astrospartus* einen entschiedenen Fortschritt gegenüber *Astrodendrum*. Während bei *Astrodendrum* wie bei *Gorgonocephalus* die Tentakelpapillen vom Beginn der Arme an wohlentwickelt neben den großen Tentakeln bzw. Tentakelporen stehen und schon vom 2. Armgliede an auftreten, werden sie bei *Astrospartus* auf den basalen Armteilen wie die Tentakel selbst rudimentär und ziehen sich auf die freien Arme zurück. In der Regel fehlen sie bei beiden Arten von *Astrospartus* vor der 1. Armgabelung



ganz; nach der 1. Gabelung, also etwa vom Rande der Scheibe an, stellen sie sich ein, zuerst nur in sehr geringer Größe, weiter außen werden sie etwas kräftiger und begleiten dann wie gewöhnlich sämtliche Arme bis zur Spitze. Übrigens kenne ich größere Exemplare von *A. mediterraneus*, wo vor der 1. Armgabelung Tentakelpapillen noch zu beobachten sind; doch sind sie dann nur von winziger Größe.

### *Astrocladus* (Fig. 5).

In dieser Beziehung reiht sich wieder die Gattung *Astrocladus* unmittelbar an *Astrospartus* an. Auch hier haben sich die Tentakelpapillen bei den größeren Exemplaren ganz von der Scheibe zurückgezogen und beginnen erst vom Rande der Scheibe ab. *Astrocladus euryale* verhält sich in dieser Beziehung vollkommen wie *A. mediterraneus*; die 1. Tentakelpapillen beginnen in der Regel nach der 1. Gabelung; doch sind mir auch bei *A. euryale* Exemplare bekannt mit rudimentären Tentakelpapillen vor der 1. Gabelung. Mit dem Zurücktreten der Papillen werden auch die Tentakel selbst und ihre Poren sehr unbedeutend. Bei anderen Arten von *Astrocladus* (*A. doylei* und *A. coniferus*) treten die Papillen gewöhnlich erst nach der 2. Gabelung auf. Nur bei jungen Exemplaren bis vielleicht 15—20 mm Scheibendurchmesser finden sich Tentakelpapillen ziemlich regelmäßig noch vor der 1. Gabelung. Einen kleinen Fortschritt gegenüber *Astrospartus* macht *Astrocladus* in der abnehmenden Länge seiner Armabschnitte. Sie sind durchschnittlich etwas, wenn auch nur unbedeutend kürzer mit etwas weniger Gliedern; der 1., basale Abschnitt zeigt gewöhnlich 6—8 Glieder, der 2. 5—6, die übrigen 6—10, selten einmal mehr. Die Zahl der aufeinanderfolgenden Armgabelungen ist 20—30 bei etwa 40 mm Scheibendurchmesser.

Aber in einem anderen Punkte zeigt sich bei *Astrocladus* ein beträchtlicher Unterschied gegenüber *Astrospartus*. Bei dieser Gattung wie bei allen bisher besprochenen waren sämtliche Zweigenden ungefähr gleichartig ausgebildet, und zwar in Form von verlängerten, fadenförmig dünnen Gebilden mit stark vorragenden kranzförmigen Häkchengürteln, die auch auf die Unterseite so weit übergriffen, daß sie fast geschlossene Ringe bildeten, in denen die wenigen winzigen Tentakelhäkchen fast versteckt waren. Nur bei sehr großen Exemplaren zeigten sich die Zweigenden der 1. Seitenäste etwas kräftiger ausgebildet als die übrigen. Im Gegensatze dazu finden



wir bei *Astrocladus* eine sehr auffallende Differenzierung der Endverzweigungen.

Die einen behalten die eben geschilderte Gestalt und Ausbildung bei, und zwar sind es die von den inneren Hauptstämmen und dem größten Teile ihrer Seitenäste ausgehenden Endzweige. Die anderen Endzweige dagegen haben ein steifes, plumpes, oft tatenartiges Aussehen oder sind wenigstens von der Basis bis zur Spitze auffallend verjüngt; sie sind oft auffallend breit und auf der Unterseite stets mit zahlreichen, ziemlich großen Häkchen versehen. Diese erweisen sich als wohlentwickelte Tentakelhäkchen, welche an jedem Gliede beiderseits zu je 3–4 in breite Kämmen angeordnet stehen, die sich ziemlich weit dorsalwärts erstrecken. Gürtelhäkchen sind vorhanden, aber ganz auf die Rückenseite der Endzweige beschränkt, wo sie kaum über das Niveau der Arme vorragen und gegenüber den viel größeren Tentakelhäkchen nur eine unbedeutende Rolle spielen. Mit diesen plumpen Endverzweigungen sind die äußeren Hauptstämme versehen, und sie können bei größeren Exemplaren auch noch an einem oder selbst mehreren der untersten Seitenäste der inneren Hauptstämme sich zeigen. Diese beiderlei Formen von Endverzweigungen bilden meist einen auffallenden Gegensatz zueinander. Die Verzweigungen des 1. äußeren Seitenastes am äußeren Hauptstamme können bei großen Exemplaren eine Mittelstellung einnehmen, indem die Gürtelhäkchen viel stärker, die Tentakelhäkchen schwächer entwickelt sind als an den übrigen Endzweigen dieses Hauptstammes.

Bei kleineren Exemplaren dieser Gattung ist der Unterschied zwischen den beiderlei Formen von Endverzweigungen ein sehr viel geringerer als bei größeren. Doch ist er bei einem Scheibendurchmesser von ca. 15 mm schon sehr ausgeprägt (Fig. 5).

Hand in Hand mit der Ausbildung der plumpen Endzweige tritt eine Verkürzung und spärlichere Verzweigung des äußeren Hauptstammes ein, während seine einzelnen Abschnitte auffallend dick und kräftig werden. Dadurch erhalten seine Zweige oft ein auffallend plumpes Aussehen gegenüber den zierlichen, am stark verlängerten inneren Hauptstamme auftretenden Zweigen. Letztere werden auffallend dünn und zugleich kurz gegenüber ihrem Hauptstamme. Bei größeren Exemplaren gleichen auch die untersten Seitenäste dem äußeren Hauptstamme und sind wie dieser sehr kräftig entwickelt mit plumpen Endzweigen.

*Astroboa* (Fig. 6 u. 7).

Die Gattung *Astroboa* zeigt nun dieselbe auffallende Differenzierung der Endverzweigungen in fadenförmige mit vorragenden Häkchengürteln versehene und in plumpe mit kräftigen Kämmen von Tentakelhäkchen ausgerüstete wie die Gattung *Astrocladus*. Dieser gegenüber zeigt sie aber eine weitere Fortentwicklung. Die Tentakelpapillen, welche bei *Astrocladus* noch die sämtlichen freien Teile der Arme in ihrer ganzen Ausdehnung besetzen und sich nur erst von deren basalen auf der Scheibe liegenden Teilen zurückgezogen haben, verschwinden auch längs des inneren Hauptstammes. Am äußeren Hauptstamme und an den Seitenästen des inneren Hauptstammes können sie erhalten bleiben, aber am inneren Hauptstamme selbst treten sie nicht mehr auf, wenigstens nicht mehr in seinen proximalen Abschnitten.

Bei ganz jugendlichen Exemplaren kommen sie noch nahe der Scheibe vor, aber je größer die Exemplare sind, um so weiter weichen sie zurück; und diejenigen, welche am Hauptstamme und seinen distalen Verzweigungen überhaupt noch vorkommen, sind ganz rudimentär und unbedeutend. Bei den meisten Arten von *Astroboa* lassen sie sich an den fadenförmigen Endverzweigungen und auch auf den distalen Teilen des Hauptstammes selbst noch nachweisen, vielfach nur noch einzeln stehend und nicht größer oder selbst kleiner als die Gürtelhäkchen. Bei *Astroboa clavata* aber habe ich sie bei Exemplaren von über 20 mm Scheibendurchmesser auch an den fadenförmigen Endverzweigungen des inneren Hauptstammes gänzlich vermißt. Sie fanden sich im Bereiche des inneren Hauptstammes eines Exemplares von 35 mm Scheibengröße nur in einzelnen Rudimenten zwischen dem 7. und 9. Seitenast am Hauptstamme selbst, dann an den 4 ersten (plumpen) Seitenästen an allen Abschnitten, an den 2 folgenden Seitenästen nur noch an den basalen Abschnitten. Am äußeren Hauptstamme dagegen waren sie allenthalben entwickelt.

Aber bei ganz großen Exemplaren von *Astroboa* verschwinden die Tentakelhäkchen auch noch auf den dickeren Teilen des äußeren Hauptstammes und der unteren Seitenäste des inneren Hauptstammes; sie ziehen sich auf die dünneren distalen Teile und die Seitenzweige zurück. Das ließ sich vor allem an einem großen Exemplar von *Astroboa nigra* von 89 mm Scheibendurchmesser beobachten. Bei diesem ist der äußere Hauptstamm mit seinen plumpem End-

zweigen sehr kräftig entwickelt, erreicht aber bei weitem nicht mehr die Hälfte der Länge des inneren Hauptstammes. Etwas kleiner, aber ebenso kräftig entwickelt ist der erste Seitenast des inneren Hauptstammes, beträchtlich kürzer der zweite und noch kürzer der dritte; diese tragen ebenfalls plumpe Endzweige. Die übrigen äußerst zahlreichen Seitenästchen des inneren Hauptstammes, welche mit fadenförmigen Endzweigen versehen sind, sind sämtlich sehr kurz und zierlich und an Länge untereinander kaum mehr verschieden. Auch die Seitenzweige des äußeren Hauptstammes sowie die der großen unteren Seitenäste des inneren Hauptstammes sind untereinander nahezu gleichlang. Das ist bei kleineren Exemplaren innerhalb der Gattung *Astroboa* nicht der Fall; hier sind die unteren Seitenzweige beträchtlich länger als die oberen und zeigen eine gleichmäßige Längenabnahme wie bei allen vorher besprochenen Gattungen. Je größer die Exemplare sind, um so mehr tritt dieser Längenunterschied an den Seitenzweigen zurück.

Bei den 3 Gattungen *Astroboa*, *Astrophytum* und *Astroductylus* ist die Gliederzahl der einzelnen Armabschnitte etwa dieselbe. Der erste basale Abschnitt weist 5—7 Glieder auf, der zweite 4—5, die übrigen Abschnitte 7—10, selten etwas mehr; die Zahl der aufeinanderfolgenden Gabelungen erreicht bei 50 mm Scheibendurchmesser 25—30 und mehr.

Innerhalb der Gattung *Astroboa* findet sich manchmal die merkwürdige Erscheinung, daß die beiden Hauptstämme der Arme, die nach der ersten Gabelung entstehen, nicht gleich kräftig und daher nicht symmetrisch entwickelt sind, wie es nach meiner Erfahrung bei den Gorgonocephalinae sonst ausnahmslos der Fall ist. Einen dieser Fälle, den ich bereits mitgeteilt habe, fand ich bei *Astroboa ernae*, bei welcher Art an allen 5 Radien die eine Armhälfte sehr viel kürzer und schwächer entwickelt erscheint als die andere. Einen zweiten Fall dieser Art konnte ich an 2 kleinen Exemplaren von *Astroboa clavata* beobachten von einem Scheibendurchmesser von 4 bzw. 6 mm. Auch hier ist die eine Armhälfte etwa doppelt so lang und viel mehr verzweigt als die andere (Fig. 8). Bei größeren Exemplaren dieser Art konnte ich eine solche unsymmetrische Ausbildung der beiden Armhälften nicht mehr feststellen, und sie zeigt sich auch nicht bei anderen jugendlichen Exemplaren.

*Astrophytum* (Fig. 9).

Die Gattung *Astrophytum* schließt sich in der Ausbildung der Arme in jeder Beziehung der Gattung *Astroboa* an.

Nur verschwinden bei *Astrophytum* die Gürtelhäkchen auf den plumpen Endzweigen nahezu ganz, sie fehlen überhaupt überall mit Ausnahme der schlanken Endverzweigungen des inneren Hauptstammes; dagegen lassen die Tentakelhäkchen sich an sämtlichen Endzweigen nachweisen; sie fehlen aber wie bei den ganz großen Exemplaren von *Astroboa* nicht nur am größten Teile der inneren Hauptstämme selbst, sondern auch an den dickeren Abschnitten der untersten Seitenäste und des äußeren Hauptstammes. Sehr auffallend ist hier die scharfe Trennung des inneren Hauptstammes in einen basalen Teil, der die Seitenäste mit plumpen Zweigenden trägt und einen sehr langen distalen Teil, der die schlanken Seitenäste mit den fadenförmigen Endzweigen trägt. In dem basalen Teil ist jeder der Seitenäste beträchtlich kürzer als der ihm vorhergehende, der letzte von ihnen ist sehr kurz. Ihm folgt der erste schlanke Seitenast des distalen Teiles, der jedoch etwa dreimal so lang ist wie sein Vorgänger; die ihm folgenden werden wie gewöhnlich ganz gleichmäßig immer kürzer. Etwas Ähnliches läßt sich schon innerhalb der Gattung *Astrocladus* beobachten, doch viel weniger ausgeprägt.

*Astrodactylus*.

An *Astroboa* schließt sich auch die Gattung *Astrodactylus* innig an in der Ausbildung ihrer Arme. Auch bei ihr ist nicht nur der größte Teil des inneren Hauptstammes, sondern auch die dickeren Abschnitte des äußeren Hauptstammes und der ersten Seitenäste ganz frei von Tentakelpapillen. Die schlanken Seitenästchen des inneren Hauptstammes sind auch wie bei der großen *Astroboa nigra* sämtlich sehr kurz und untereinander etwa gleichlang; keiner von ihnen ist aber länger als ein vorhergehender Seitenast mit plumpen Verzweigungen, wie das bei *Astrophytum* der Fall war; aber an dem großen ersten Seitenast des inneren Hauptstammes kann man die auffallende Beobachtung machen, daß seine untersten Seitenzweige viel kürzer sind und weniger kräftig wie die folgenden, ein Zustand, der innerhalb der Gorgonocephalinae sonst nirgends zu beobachten ist. *Astrophytum* und hier und da *Astrocladus* bieten allerdings Beispiele, daß ein Seitenast länger sein kann als ein vorhergehender,



doch handelt es sich dabei um die scharfe Grenze zwischen plumpen und schlanken Seitenästen des inneren Hauptstammes.

### *Astrocyclus* (Fig. 10).

Was die amerikanischen *Gorgonocephalinen* mit 5 Madreporenplatten betrifft, so scheint die Gattung *Astrogordius*, die in dieser Beziehung nur unvollständig bekannt ist, in der Ausbildung ihrer Arme sich von *Gorgonocephalus* nicht zu unterscheiden.

Die Gattung *Astrocyclus* schließt sich nahe an *Gorgonocephalus* an.

Ihre Armabschnitte sind etwas kürzer, ihre Gliederzahl ist in den mittleren Teilen der Arme 12—14 und kann an den letzten Armabschnitten auf 16—40 steigen. Die Zahl der aufeinanderfolgenden Armgabelungen steigt auf ca. 20 bei 40 mm Scheibendurchmesser. Die äußeren Hauptstämme der Arme sind jedoch nicht nur in der Weise selbständig geworden, wie das bei *Gorgonocephalus* schon vielfach der Fall ist, sondern sie erreichen in Stärke, Länge und reicher Verzweigung annähernd die inneren Hauptstämme, von denen sie sich kaum unterscheiden lassen. Die beiden Hauptstämme jeder Armhälfte sind hier nahezu symmetrisch. Die beiden nach der 2. Armgabelung entstehenden Stämme beginnen meist mit gleichlangen und gleichstarken Abschnitten, die etwa die gleiche Gliederzahl zeigen, während bei *Gorgonocephalus* und allen bisher besprochenen Formen diese beiden Abschnitte stets ungleich sind. Die weiteren Gabelungen führen wie sonst überall stets zur Entstehung von je 2 ungleichstarken Armabschnitten. Die Endzweige sind sämtlich fadenförmig und nicht voneinander verschieden. Die Tentakelpapillen beginnen wie bei *Gorgonocephalus* schon am 2. Armgliede und finden sich noch in den äußersten Endzweigen. Bei der *var. krebsi* aber haben sich die ersten Tentakelpapillen von der Scheibe zurückgezogen und erscheinen erst nach der 1. Gabelung.

### *Astrocaneum* (Fig. 11).

Die Gattung *Astrocaneum* endlich läßt sich, wenigstens was die Verzweigung der Arme anbelangt, direkt auf die Gattung *Astrocyclus* zurückführen. Während bei dieser auch die beiden Armabschnitte, die nach der 2. Armgabelung auftraten, einander völlig gleich geworden sind, wie das sonst nur bei den beiden der 1. Armgabelung folgenden Abschnitten die Regel war, stellt sich dieser Zustand bei *Astrocaneum* auch nach den folgenden Armgabelungen ein. Bei den zwei



Arten dieser Gattung sind die beiden Armabschnitte, die jeder Gabelung folgen, in der Regel einander gleich mit Ausnahme der letzten Gabelungen; sie sind gleichlang, gleichstark und zeigen ungefähr die gleiche Gliederzahl. Die Armverzweigung erscheint bei diesen Formen sehr viel regelmäßiger als bei anderen Gattungen. Das erklärt auch die auffallende Breite und Regelmäßigkeit im basalen Teil ihrer Arme. Hier folgen den meisten Gabelungen je 2 symmetrische Arnteile. Bei dieser Gattung sind auch die Tentakelpapillen noch weiter von der Scheibe zurückgewichen, als es schon bei *Astrocyclus* der Fall war; sie finden sich nicht vor der 3. Gabelung. Die Endzweige sind wenig voneinander verschieden. Immerhin sind die letzten Verzweigungen sowohl des äußeren wie des inneren Hauptstammes selbst schlanker und mehr fadenförmig als die Endverzweigungen ihrer ersten Seitenäste, die zum Teil dick und geradezu kegelförmig werden. Doch ist ihre Bewaffnung mit Tentakel- und Gürtelhäkchen die gleiche. Der äußere Hauptstamm erreicht auch hier etwa die gleiche Länge und Ausbildung wie der innere. Die Gliederzahl der Armabschnitte ist entschieden geringer wie bei *Astrocyclus* und beträgt in der Regel 8—11, nur selten etwas mehr. Die Zahl der aufeinanderfolgenden Gabelungen beträgt bei 50 mm Scheibendurchmesser etwa 20—25.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 18.

Fig. 1. *Astroboa clavata* (LYM.). Endzweige von unten. a schlanke Endverzweigungen mit Häkchengürteln. b plumpe Endverzweigungen mit Tentakelhäkchen.

Fig. 2. *Gorgonocephalus dolichodaetylus* DÖD. Linke Armhälfte, von unten.

Fig. 3. *Gorgonocephalus japonicus* DÖD. Rechte Armhälfte mit stark entwickeltem äußerem Hauptstamm (links), von unten.

Fig. 4. *Astrodrum sagaminum* (DÖD.), juv. Von unten, mit jugendlicher Ausbildung der Arme.

Fig. 5. *Astrocladus coniferus* (DÖD.), juv. Rechte Armhälfte, von unten.

Fig. 6. *Astroboa ernae* DÖD. Rechte Armhälfte, von unten.

Fig. 7. *Astroboa nigra* DÖD. Sehr großes Exemplar, rechte Armhälfte, von unten. Die beiden Hauptstämme getrennt. Innerer Hauptstamm zu einem Knäuel eingerollt.

Fig. 8. *Astroboa clavata* (LYMAN). Sehr kleines Exemplar (Scheibe von 4 mm) mit unsymmetrisch entwickelten Armhälften.

Fig. 9. *Astrophytum muricatum* (LAM.). Linker innerer Hauptstamm, von unten.

Fig. 10. *Astrocyclus caecilia* (LÜTKEN). Linke Armhälfte, von unten.

Fig. 11. *Astrocaelum panamense* (VERRILL). Linker innerer Hauptstamm, von unten.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Über die Larve von *Echinometra lucunter* (L.) (?).

Von

Dr. Th. Mortensen, Kopenhagen.

Mit Tafel 19—20 und 4 Abbildungen im Text.

Als im Winter 1910—1911 ein junger dänischer Zoologe, Herr Cand. mag. H. BLEGVAD als Marinesoldat mit dem dänischen Orlogsschiff „Ingolf“ nach Westindien auskommandiert war, habe ich ihm den Auftrag gegeben, gelegentlich Planktonfänge während der Fahrt über den Atlantischen Ocean, sowie während des Aufenthalts in Westindien auszuführen; da das Schiff hauptsächlich mit Segel gehen sollte, war zu erwarten, daß sich solche Gelegenheit bieten würde, was sich auch erwies. Ich erwartete durch solche Planktonfänge sowohl neue Larvenformen zu erbeuten als Aufschlüsse über die Verbreitung der Echinodermenlarven im Atlantischen Ocean zu erhalten — und meine Erwartungen sind ganz erfüllt worden. In den gesammelten Planktonproben habe ich mehrere neue Larvenformen gefunden, unter denen einige sich als höchst interessant in morphologischer Hinsicht erweisen, und ebenso haben sich wertvolle Aufschlüsse über die Verbreitung der Larven im Atlantischen Ocean ergeben.

Es war ursprünglich meine Absicht, das ganze Material für diese Abhandlung zu verwerten; bald erwies es sich aber, daß die Arbeit gar zu groß werden würde und nicht rechtzeitig fertig werden könnte, und dazu kam noch, daß sich die Möglichkeit erwies, im Winter 1911—1912 wieder eine solche Serie von Plankton-

fängen ausgeführt zu haben. Es würde dann entschieden vorzuziehen sein, die volle Bearbeitung des Materials aufzuschieben, damit beide Serien von Fängen gleichzeitig verwertet werden könnten. Ich habe mich demnach entschlossen, bei dieser Gelegenheit nur eine der im Material vorhandenen neuen Larvenformen zu beschreiben, und zwar diejenige, die mir das größte Interesse darzubieten schien, nämlich einen *Echinopluteus*, der mit sehr großer Wahrscheinlichkeit zu *Echinometra lucunter* (L.) hingeführt werden kann.

Es war während eines Aufenthaltes am Zoologischen Institut zu Gießen im Winter 1894—1895, daß ich durch Herrn Prof. SPENGLER angeleitet wurde, die Bearbeitung der Echinodermlarven der Plankton-Expedition zu übernehmen und so dazu kam, diesen so höchst interessanten Larvenformen ein spezielles Studium zu widmen. Es ist mir dann eine besondere Freude, dem hochverehrten Jubilar diese kleine Studie über eine der merkwürdigsten aller bisher bekannten Echinodermlarven dedizieren zu können.

## I.

Die Form des Larvenkörpers (Taf. 19 Fig. 1—3) ist etwa die einer vierseitigen, abgestumpften Pyramide, deren zwei Seiten (Ventral- und Dorsalseite) breit, die zwei anderen ziemlich schmal sind. In Seitenansicht (Taf. 20 Fig. 1) erweisen sich die breiten Seiten als etwas gewölbt. Oben sind einige kurze, etwas unregelmäßige Vorsprünge, und von der Basis entspringen an den schmalen Seiten ein Paar außerordentlich langer Fortsätze. Mit dem Erscheinen der Seeigelanlage ändert sich allmählich die Gestalt des Larvenkörpers, indem er nach der rechten Seite hinüber gepreßt wird und so ganz schief wird (Taf. 19 Fig. 2, 4).

Der Körper der jungen Larve, wo die Seeigelanlage noch nicht zum Vorschein gekommen, ist ca. 0,5 mm hoch, ca. 0,4 mm breit unten, ca. 0,2 mm oben; die Fortsätze erreichen auf dem in Taf. 19 Fig. 2 abgebildeten Exemplar eine Länge von nicht weniger als 12 mm, und doch sind sie nicht in der ganzen Länge bewahrt, was überhaupt in keinem der vorliegenden Exemplare der Fall ist. Die absolute Länge dieser Fortsätze wird unzweifelhaft am wenigsten um ein Paar mm größer sein als oben angegeben. — Das Tier erinnert im ganzen an einen Seiltänzer mit einer ungeheuer langen Balancestange. Die starke Verlängerung der Arme ist unzweifelhaft als eine spezielle Anpassung an das pelagische Leben aufzufassen. Dasselbe Prinzip kommt ja bei verschiedenen Plankton-

Diatomeen und -Peridineen zur Geltung, während es bei den pelagischen Tieren wohl kaum anderswo so ausgeprägt vorkommt; nur die *Porcellana*-Larve, mit der starken Verlängerung ihres Stirnfortsatzes, zeigt eine deutliche Annäherung dazu.

Von äußeren Anhängen sind noch zu bemerken die Pedicellarien, welche schon an dem jüngsten der vorliegenden Exemplare (Taf. 19 Fig. 3, 5) angelegt sind; es kommen davon 2–4 jederseits an der unteren Seite des Körpers vor.

Der Wimpersaum ist nicht sehr stark entwickelt und ist auf dem bräunlichen, undurchsichtigen Körper recht schwierig zu verfolgen. Wie zu erwarten war, läuft er an den großen Fortsätzen, in deren ganzer (beobachteter) Länge jeder Seite entlang. An der Basis der Fortsätze macht der Saum an der Ventralseite jederseits eine Bucht und steigt dann in einem großen Bogen nach oben, um hier den hinteren Quersaum zu bilden (Taf. 19 Fig. 3). An der Dorsalseite bildet der Saum zwei Buchten (Taf. 19 Fig. 6, Taf. 20 Fig. 1), bevor er in den vorderen Quersaum übergeht. Sein Verlauf am oberen Ende des Körpers ist mir übrigens nicht vollständig klar geworden, indem es nicht hat sichergestellt werden können, ob der Wimpersaum sich auch an den kleinen Fortsätzen hinaus fortsetzt; dies scheint jedoch nicht der Fall zu sein. — Wimperlappen oder Epauletten sind nicht vorhanden. Nervenzüge konnten nicht mit Sicherheit konstatiert werden.

Die inneren Organe sind sehr schwierig zu erkennen, und da nur ein Paar jüngere Exemplare unter dem Material vorhanden sind, habe ich die innere Organisation überhaupt nur ganz ungenügend studieren können. Über die Anlage und Ausbildung des Enterocoels und Hydrocoels kann ich somit bei dieser Gelegenheit nicht Aufklärung geben, und ebensowenig habe ich die Vorgänge bei der Metamorphose genauer studiert, zum Teil weil das vorliegende Material dafür ungeeignet konserviert war, und zum Teil weil mir die Zeit für ein solches zeitraubendes Studium fehlte. Ich habe mich damit begnügen müssen, einiges über den Verlauf des Darmes mitzuteilen.

Während es sonst bei den typischen Echinidenlarven sehr leicht ist, den Mund und den ganzen Darm zu beobachten, habe ich es hier unmöglich gefunden, auf der Larve in toto den Mund aufzufinden. Ein medianer Sagittalschnitt durch die Larve (Fig. A) gibt die Erklärung. Es zeigt sich, daß der Mund von dem umgebogenen Vorderrand gänzlich überdeckt ist, so daß nur eine schmale



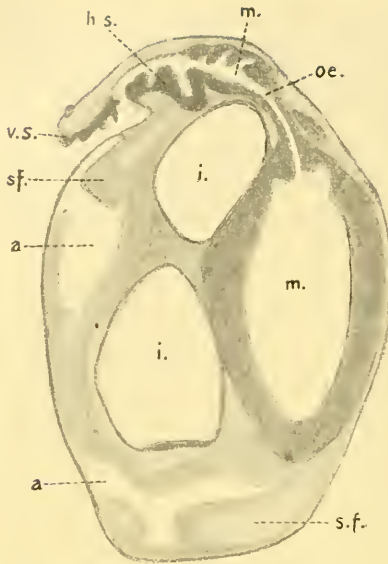


Fig. A.

Medianer Sagittalschnitt einer Larve von *Echinometra lucunter*. 150:1.  
*a* Amnionhöhle. *h. s.* Hinterer Quersaum.  
*i* Darm. *m* Magen. *oe* Ösophagus.  
*sf* Saugfüßchen des jungen Seeigels.  
*v. s* Vorderer Quersaum.



Fig. B.

Querschnitt eines Gitterstabes.  
730:1.

Spalte dazu hineinführt. Auch der hintere Quersaum ist am meisten so überdeckt (Taf. 20 Fig. 1). Der Ösophagus ist kurz und eng, der Magen groß und bauchig; der übrige Teil des Darmkanals zerfällt in dem geschnittenen Exemplar in zwei ungefähr ebensogroßen Teile durch eine Einschnürung getrennt; man möchte versucht sein, sie als Intestinum und Rectum zu bezeichnen. Es ist aber zu bemerken, daß ich den

Anus überhaupt nicht habe auffinden können, weder an den geschnittenen noch an den übrigen Exemplaren. Ich darf mich somit nicht hierüber mit Sicherheit aussprechen; die Einschnürung wird wohl eher vom Drucke des jungen Seeigels herrühren.

Während somit die innere Organisation der Larve nur in sehr ungenügender Weise hat aufgeklärt werden können, ist es möglich gewesen, das Skelet und die damit verbundene Muskulatur recht eingehend zu studieren, und dies bietet ein ziemlich großes Interesse dar.

Den Hauptteil des Skelets bilden natürlich die Stäbe der langen Fortsätze. Sie sind gegittert, aus 3 Lamellen bestehend, die 3 gleich große Winkel miteinander bilden (Fig. B). Die Löcher des Gitterstabes entstehen in der Weise, daß die Lamellen (die wahrscheinlich von Anfang 3 parallele Stäbe bilden) Fortsätze nach innen senden, die in der Mittellinie sich begegnen und verschmelzen. Die Lamellen sind gegen den äußeren Rand ein wenig verdickt, nur

ausnahmsweise mit einigen winzigen Dornen am Rande versehen. Wie schon oben gesagt, fehlt die Spitze der Fortsätze an allen Exemplaren; es bleibt somit unsicher, ob die Stäbe gegen die Spitze hin vielleicht den Bau ändern. An der Basis laufen die Stäbe in mehreren eigentümlich gestalteten Fortsätzen aus (Taf. 19 Fig. 9). Nach unten läuft ein ziemlich breiter Fortsatz, der am Ende sich zu einer fein durchlöcherten Platte erweitert, die der Sagittal-Achse des Körpers parallel steht, so daß sie bei Ansicht des Körpers von der Ventral- oder Dorsalseite als eine schmale Linie erscheint (z. B. Taf. 19 Fig. 6). Nach der Ventralseite, etwas schräg nach oben, läuft ein etwas längerer und schmalerer Fortsatz, der sich gegen die Spitze in 2 Äste teilt, nämlich eine breite, meistens ungegitterte Platte mit stark gezacktem Rande, die nach außen gerichtet ist, und eine unregelmäßig gezackte, durchlöcherte Platte, die nach innen gerichtet ist. Nach der Dorsalseite läuft ein längerer, aber dünnerer Stab, der sich nur eben an der Spitze ganz wenig erweitert. Endlich kann ein kleiner Fortsatz gerade nach oben von der Basis ausgehen, der ist aber nicht konstant.

Diese basalen Fortsätze der Stäbe der 2 langen Fortsätze sind nun miteinander durch Muskelzüge verbunden. Ein sehr starkes Muskelbündel verbindet die 2 großen unteren Gitterplatten, ein etwas kleineres die Gitterplatten der nach der Ventralseite gerichteten Äste (während die ungegitterte Platte ohne Muskeln bleibt), und 1 ganz kleines Bündel endlich verbindet die Spitzen der 2 langen, dünnen, nach der Dorsalseite gerichteten Äste (Taf. 19 Fig. 3, 5—6, Taf. 20 Fig. 2). Die 2 langen Fortsätze der Larve sind somit offenbar sehr beweglich. Durch Zusammenziehung des großen unteren Muskels werden sie nach unten geschlagen; die 2 anderen Muskeln werden als Antagonisten wirken müssen, werden aber gewiß auch eine Bewegung nach den Seiten ermöglichen, je nachdem der ventrale oder der dorsale Muskel sich kontrahiert. — Zu der Flimmerbewegung kommt somit bei dieser Larve auch aktive Bewegung der langen Fortsätze zu, was ja natürlich das Schwebevermögen nicht unerheblich erhöhen wird.

Im unteren Ende des Körpers liegt ein ganz auffälliges Kalkgebilde (Taf. 19 Fig. 3—8, Taf. 20 Fig. 2). Es hat in der Flächenansicht im wesentlichen die Form eines Bogens, dessen Arme eine schöne Krümmung zeigen. Die mittlere Partie ist verbreitert und am Hinterrande etwas gegittert. Von oben gesehen (Taf. 19 Fig. 8) zeigt sich der untere Rand des Bogens rechtwinklig nach der Ventral-

seite umgeschlagen, eine ziemlich große Gitterplatte bildend; an der anderen Seite entspringt 1 Paar ziemlich langer Dornen, 1 an jedem Ende der Gitterplatte. Die Arme des Bogens erweisen sich in dieser Ansicht als umgebogen, und zwar nach derselben Seite als die untere Gitterplatte; die Spitzen der Arme erweitern sich zu unregelmäßige durchlöcherter Platten. In den Armen sieht man, in Seitenansicht, einen ziemlich deutlichen Achsenkanal (Taf. 19 Fig. 7). Die Arme dieses eigentümlichen, sehr schön geformten Skeletstücks legen sich über die Stäbe der langen Fortsätze hinüber, ein wenig außerhalb deren Basis, und zwar auf der Dorsalseite. Die gegen-seitige Lage dieser Skeletstücke ist aus den Fig. 5—6 Taf. 19 und Taf. 20 Fig. 1—2 ersichtlich.

Am unteren Rande des Bogens liegt in der Mitte noch ein unpaares Skeletstückchen, das wie der Anfang eines Gitterstabes aussieht, und vielleicht auch einen solchen repräsentiert (Taf. 19 Fig. 3—6, Taf. 20 Fig. 2).

Das übrige Larvenskelet ist stark reduziert (Taf. 19 Fig. 5—6, Taf. 20 Fig. 1). Auf der Dorsalseite läuft 1 fast gerader Stab nach oben, von der Spitze des dorsalen Astes an der Basis des langen lateralen Stabes ausgehend. Er ist unten, auf der Höhe des Muskels, der zwischen die Spitzen der genannten Fortsätze läuft, mit 1 Paar größeren Seitendornen versehen; weiter oben ist er glatt oder mit einem kleinen Ast versehen, die Spitze ist schwach verästelt oder nur mit Andeutungen von Ästen. Am oberen Ende dieser Stäbe schließen sich 1 Paar stark verzweigter und unregelmäßiger Stäbe an, die nach oben einige wenig verzweigte Äste aussenden, welche die hier vorhandenen kurzen Prozesse des Larvenkörpers stützen. Ein Ast biegt medianwärts und bildet einen Bogen, der nach oben konvex ist. Die genannten Skeletteile sind ziemlich unregelmäßig, und kaum bei 2 Exemplaren ganz ähnlich in allen Details. Auf der Ventralseite sind bei der jungen Larve keine besonderen Skeletteile vorhanden. Gleichzeitig mit dem Erscheinen der Seeigelanlage erfolgt die Bildung eines unpaaren Stabes, der unsymmetrisch an der einen Seite liegt, dicht am unteren Rande der Seeigelanlage, dem linken oberen dorsalen Stabe gerade gegenüber und auch in Form diesem Stabe ganz entsprechend (Taf. 19 Fig. 4, Taf. 20 Fig. 1). Die 2 oberen dorsalen Stäbe sind bei den älteren Larven ungleichmäßig entwickelt, indem der rechte größer und mehr verzweigt ist als der linke (Taf. 20 Fig. 1).

## II.

Es fragt sich nun, wie die Fortsätze und Skeletteile dieser Larve mit denen der übrigen Echinidenlarven zu homologisieren sind, und zwar besonders die großen lateralen Fortsätze.

Beim ersten Anblick erinnern diese Fortsätze an die großen hinteren Lateralfortsätze der Ophiurenlarven. Dies ist doch entschieden nur eine analoge Entwicklung; das Skelet der Ophiurenlarven läßt sich überhaupt nicht näher mit dem der Echinidenlarven homologisieren, wie ich früher hervorgehoben habe.<sup>1)</sup> — Unter den Echinidenlarven findet man lange laterale Fortsätze („hintere Lateralfortsätze“) bei den *Arbacia*-Larven und den Spatangidenlarven. Es scheint aber unmöglich, die langen Fortsätze der hier beschriebenen Larve damit zu homologisieren. Bei den *Arbacia*- und Spatangidenlarven entspringen die hinteren Lateralfortsätze nämlich als Äste von einem mittleren, unpaaren Stabe, dem „hinteren Querstabe“: auch die Struktur der langen Stäbe der neuen Larvenform spricht dagegen, daß sie mit den hinteren Lateralstäben der 2 genannten Larvenformen homolog sein können; es ist bis jetzt überhaupt keine Echinidenlarve bekannt, bei der die hinteren Lateralstäbe Gitterstäbe sind.

Es bleibt dann nur die Möglichkeit, daß die langen Stäbe den Postoral- oder hinteren Dorsalstäben homolog sein können; diese Stäbe stimmen beide darin mit denen der neuen Larvenform überein, daß sie selbständig angelegte, paarige Gebilde sind, und ebenso Gitterstäbe sind oder wenigstens sein können. Es kann nun, nach meiner Meinung, kein Zweifel sein, daß sie mit den Postoralstäben der übrigen Echinidenlarven homolog sind. Dafür spricht besonders der auffällige Umstand, daß auf der Ventralseite des Körpers keine besonderen Skeletstücke vorhanden sind. (Der unpaare, unsymmetrisch liegende Stab, der bei den älteren Larven auf der Ventralseite zum Vorschein kommt, scheint nicht dem eigentlichen Larvenskelet zugerechnet werden zu können.) Dazu kommt noch, daß die Fortsätze, die von der Basis der langen Stäbe ausgehen, sich sehr schön mit denjenigen Stäben homologisieren lassen, die bei anderen Echinidenlarven typisch vom Postoralstabe ausgehen. Es gehen vom Postoralstabe typisch folgende 3 Stäbe aus: 1. der nach hinten gerichtete „Körperstab“, der sich oft an der Spitze zu einer Platte

1) Die Echinodermenlarven der Plankton-Expedition, p. 9.



erweitert; 2. der „vordere Lateralstab“ und 3. der „ventrale Querstab“ (Textfigur C). Es ist leicht zu ersehen, wie die Homologisierung im einzelnen durchzuführen ist. Der nach hinten gerichtete Fortsatz, der am Ende zu einer Gitterplatte sich erweitert, ist natürlich dem Körperstab homolog. Der nach der Ventralseite gehende Fortsatz ist der ventrale Querstab, der zwar hier besonders entwickelt ist, und der nach der Dorsalseite gehende Fortsatz entspricht dem vorderen Lateralstab, unterscheidet sich aber dadurch von demjenigen der anderen Echinidenlarven, daß er rudimentär bleibt und nicht dazu kommt, einen Fortsatz des Larvenkörpers zu stützen. — Die besondere Entwicklung dieser Skeletteile entspricht der starken Entwicklung der Muskulatur; ähnliches ist bisher nicht unter den Echinidenlarven bekannt. In der Literatur liegen überhaupt, so-



Fig. C.

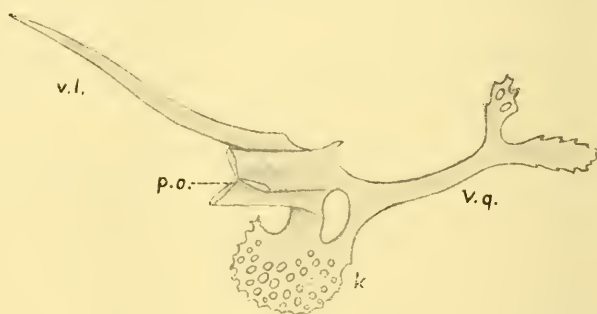


Fig. D.

Fig. C u. D. Postoralstab von *Arbacia lixula* (C) und *Echinometra* (D).  
*p. o.* Postoralstab. *v. l.* Vorderer Lateralstab. *v. q.* Ventraler Querstab. *k* Körperstab. (Fig. C nach JOH. MÜLLER.)

viel ich weiß, keine direkten Angaben vor über Muskeln, die die Skeletteile der Larven verbinden und somit aktive Bewegungen ermöglichen. Ich habe jedoch gefunden, daß auch in der *Sphaerechinus*-Larve die Körperstäbe durch Muskeln verbunden sind, so daß die Postoralfortsätze auch hier aktiv beweglich sind, und es läßt sich wohl vermuten, daß dasselbe auch bei mehreren anderen Larven der Fall sein wird.<sup>1)</sup>

1) H. GARMAN u. P. COLTON (Some Notes on the Development of



Nachdem somit die langen Stäbe als die Postoralstäbe mit ihren basalen Fortsätzen identifiziert wurden, wird es sich leicht tun lassen, auch die anderen Skeletteile mit denjenigen der anderen Echinidenlarven zu homologisieren. Daß der Bogen dem unpaaren hinteren Querstab entspricht, ergibt sich leicht. Der kleine unpaare Fortsatz, der sich dem Hinterrande des Bogens anschließt, erinnert gewiß an den Hinterstab der Spatangidenlarven; ob er damit homolog ist, bleibt fraglich. Ich habe früher<sup>1)</sup> die Basis dieses Stabes bei den Spatangidenlarven als das Homologon des hinteren Querstabes aufgefaßt. Vielleicht ist dies unrichtig (vgl. l. c. p. 74). Wenn es richtig ist, kann der kleine apicale Fortsatz der neuen Larve nicht mit dem Hinterfortsatze der Spatangiden homolog sein. Es würde ja auch nicht befremdend sein, bei einer so hoch spezialisierten Larve Neubildungen zu finden.

Es bleibt nur noch das ziemlich unregelmäßige Skelet übrig, das an der Dorsalseite des Larvenkörpers liegt. Da ist zu bemerken, daß ein Paar Stäbe sich an den vorderen Lateralstäben anschließen, geradeso wie es bei den übrigen Echinidenlarven mit den hinteren Dorsalstäben der Fall ist; sie sind bei den übrigen Larven an der Basis dreigeteilt, und so ist es auch hier. Ich kann somit nicht daran zweifeln, daß wir hier die Homologa der hinteren Dorsalstäbe haben; nur sind sie hier, wie die vorderen Lateralstäbe, rudimentär geworden und stützen keine Fortsätze des Larvenkörpers. Es erübrigt somit nur die Stäbe, die am oberen Rande des Körpers liegen. Es bleibt im typischen Larvenskelet nur der Dorsalbogen übrig, mit dem sie homologisiert werden können. Vom Dorsalbogen entspringen die Stäbe der Präoral- und vorderen Dorsalfortsätze; auch hier entspringen Äste, die kleine Fortsätze stützen und wohl die Präoral- und vorderen Dorsalfortsätze repräsentieren können. Gegen die Homologie dieser unregelmäßigen Skeletstücke mit dem Dorsalbogen spricht es, daß sie nicht ein einziges Stück, sondern zwei oder drei Stücke sind. Trotzdem bin ich der Meinung, daß wir hier wirklich das Homologon des Dorsalbogens haben, nur stark reduziert.

---

*Arbacia punctulata*, LAM. Studies from the Biol. Laboratory of the Johns Hopkins University II, 1882, p. 250) sagen, daß in der *Arbacia*-Larve „in the later stages of development a frequent drawing apart and closing of the long lateral arms may be observed“. Dies macht es fast sicher, daß auch in dieser Larvenform ein Muskelsystem zur aktiven Bewegung der Postoral- (und hinteren Dorsal-?)stäbe zur Entwicklung gekommen ist.

1) Echinodermenlarven der Plankton-Expedition, p. 71.

Daß der Bogen nach oben konvex ist im Gegenteil zu den übrigen Larven, scheint mir nicht ein Beweis gegen die Homologie zu sein. Will man diese Homologie nicht anerkennen, muß man in diesen Skeletstücken Neuerwerbungen sehen und es aufgeben, das den Echinidenlarven so typische Skeletstück, den Dorsalbogen, hier wiederzufinden.

Eine entschiedene neue Erwerbung ist das Skeletstück, das sich bei älteren Larven an der Ventralseite unterhalb der Seeigelanlage entwickelt. Wahrscheinlich geht es ins definitive Skelet über. — Auf die Entwicklung des definitiven Skelets kann ich aber hier nicht eingehen, dazu reicht das Material nicht aus.

Nach der hier gegebenen Darstellung dürfte wohl der Vergleich dieser Larven mit den übrigen Echinidenlarven durchgeführt sein; obgleich beim ersten Anblick so ganz verschieden von den bisher bekannten Larvenformen, läßt sie sich doch auf den gewöhnlichen Typus zurückführen; die ungewöhnliche Form läßt sich erkennen als durch starke Entwicklung einzelner Teile und entsprechender Reduction anderer Teile entstanden.

### III.

Es bleibt nur noch die Frage übrig, zu welcher Echinide diese Larve hinzuführen sein wird. Auch darauf glaube ich eine ziemlich bestimmte Antwort geben zu können.

Das Vorhandensein von ophicephalen Pedicellarien bei der Larve zeigt, daß sie zu einer regulären Echinide gehört. Bei den irregulären Echiniden kommen zwar auch ophicephale Pedicellarien vor; sie sind aber von einem anderen Typus, und es ist auch kein Fall bekannt, wo Pedicellarien schon an der Larve einer irregulären Echinide vorkommen. Unter den regulären Echiniden sind dann natürlich wieder die Cidariden ausgeschlossen, da bekanntlich ophicephale Pedicellarien überhaupt nicht bei ihnen vorkommen. Ferner ist ausgeschlossen *Arbacia punctulata*, deren Larve bekannt ist. Es bleiben dann übrig — indem man gewiß davon ausgehen kann, daß nur eine littorale Echinide in Betracht kommen kann — *Diadema antillarum* PHIL., *Tripneustes esculentus* (LESKE), *Psammechinus blainvillei* (DESM.) (= *Toxopneustes variegatus* (Lmk.)), *Echinometra lucunter* (L.) und *Ech. viridis* A. Ag.

Daß die Larve zu *Diadema* gehören solle, ist nicht sehr wahrscheinlich. Ophicephale Pedicellarien sind bei *Diadema* sehr wenig entwickelt, meistens nur in der Gestalt von „claviformen“ Pedi-

cellarien, d. h. solche ohne Kopf, aber mit stark entwickelten Stieldrüsen. Typische ophicephale Pedicellarien sind überhaupt in der Gattung *Diadema* nur bei *D. antillarum* bekannt, und nur bei jungen Exemplaren.<sup>1)</sup> Insofern könnte die Larve also wohl zu *Diadema antillarum* gehören. Die Pedicellarien sind von demselben Typus; sie sind aber bei der Larve noch sehr wenig spezialisiert, und können überhaupt nichts mehr zeigen, als daß die Larve zu einer regulären Echinide, bei der ophicephale Pedicellarien vorhanden sind, gehören muß. Es ist aber ein anderer Umstand, der gegen die Hinführung der Larve zu *Diadema antillarum* spricht. JOH. MÜLLER hat in seiner 7. Abhandlung über die Metamorphose der Echinodermen<sup>2)</sup> eine Echinidenlarve beschrieben und abgebildet, die wohl unzweifelhaft die Larve von *Centrostephanus longispinus* (PHIL.) sein wird (vgl. Echinodermenlarven der Plankton-Expedition, p. 79—80, wo ich diese Larve *Echinopluteus mülleri* benannt habe). Da *Centrostephanus* und *Diadema* nahe verwandt sind, wird es zu vermuten sein, daß ihre Larven auch einander etwas ähnlich sind. Dies ist nun mit den 2 betreffenden Larven gar nicht der Fall. Die *Centrostephanus*-Larve hat lange Postoral- und hintere Dorsalfortsätze, die nicht lateral, sondern ventral- und dorsalwärts gerichtet sind; die Wimperschnur ist sehr stark entwickelt und bildet große Falten am Körper usw. — Kurz, die beiden Larven sind so verschieden, daß es als höchst unwahrscheinlich angesehen werden muß, daß sie zu nahe verwandten Echiniden gehören können. — *Diadema antillarum* wird man wohl somit als eliminiert betrachten müssen.

Von *Tripneustes esculentus* oder *Psammechinus blainvillei* wird auch kaum die Rede sein können, und zwar kommt hier derselbe Grund zur Geltung wie bei *Diadema*. Diese beiden Echiniden sind mit *Sphaerechinus granularis* am nächsten verwandt; es wird dann zu vermuten sein, daß ihre Larven auch mit derjenigen von *Sphaerechinus granularis* Ähnlichkeit haben werden. Eine Bestätigung dieser Vermutung habe ich auch schon gefunden. Im vorliegenden Material von westindischen Larven habe ich eine Larve gefunden (1 Exemplar), die der *Sphaerechinus*-Larve sehr ähnlich ist, obwohl in Einzelheiten davon verschieden.<sup>3)</sup> Es wird gewiß erlaubt sein

1) TH. MORTENSEN. Echinoidea (I). The Danish Expedition to Siam 1899—1900, in: Mém. Acad. R. d. Sc. Copenhagen (7), I, 1904, p. 15.

2) JOH. MÜLLER, Über die Gattungen der Seeigellarven, in: Abh. Berliner Akad. 1853, p. 9, tab. 5, fig. 1—4.

3) Sowohl Postoral- als hintere Dorsaltäbe sind einfach.

anzunehmen, daß diese Larve zu einer der 2 genannten Arten gehöre — welcher läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Ich glaube es somit berechtigt, auch diese 2 Formen zu eliminieren.

Es bleibt somit nur *Echinometra* übrig, und die Larve wird somit dazu hingeführt werden müssen. Für diese Hinführung spricht es, daß die Familie der Echinometriden die am höchsten spezialisierten der regulären Echiniden umfassen. Es ist dann in guter Übereinstimmung damit, daß die Larven sich auch als außerordentlich spezialisiert erweisen. Leider ist keine andere Echinometriden-Larve bekannt, so daß man hier nicht die oben gebrauchte Argumentation benutzen kann.

Nachdem wir somit zu dem Resultate gelangt sind, daß die Larve aller Wahrscheinlichkeit nach zur Gattung *Echinometra* gehört, bleibt nur die Frage nach der Art übrig. Es werden 2 Arten von *Echinometra* aus Westindien aufgeführt, nämlich die überall an den Küsten häufige *Ech. lucunter* (L.) und *Ech. viridis* A. AG., die mit der anderen Art zusammen vorkommt, aber viel seltener. Es wird dann am nächsten liegen, an die gemeine Art zu denken, da die Larve offenbar in bedeutender Menge vorkommt, was von der seltenen *Ech. viridis* kaum zu erwarten sein würde.<sup>1)</sup>

Man kann demnach mit ziemlich großer Wahrscheinlichkeit sagen, daß diese Larve zu *Echinometra lucunter* (L.) gehört.

---

1) Daß *Echinometra viridis* als eigene Art anerkannt werden muß, geht aus den Untersuchungen von Prof. H. LYM. CLARK hervor. Die Untersuchungen sind noch nicht publiziert; aber er hat mir brieflich das Resultat mitgeteilt.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 19.

Fig. 1. Junge Larve. 14 : 1.

Fig. 2. Ältere Larve; die Seeigelanlage hat den Larvenkörper nach der Seite gedrängt. Von der dorsalen Seite gesehen. 14 : 1.

Fig. 3. Dasselbe Exemplar als Fig. 1. Von der ventralen Seite gesehen. *p* Anlage der Pedicellarien. 65 : 1.

Fig. 4. Ältere Larve, mit der Seeigelanlage; von der ventralen Seite gesehen. 65 : 1.

Fig. 5. Jüngere Larve, von der dorsalen Seite und ein wenig von hinten gesehen. *h. d* hinterer Dorsalstab. *v. l* vorderer Lateralstab. *m* Muskel, der die Enden der vorderen Lateralstäbe verbindet. 150 : 1.

Fig. 6. Dasselbe Exemplar als Fig. 1 und 3, von der dorsalen Seite gesehen. *b* Dorsalbogen. *h. d* hinterer Dorsalstab. *m* Muskel, der die Enden der vorderen Lateralstäbe verbindet; diese Stäbe selbst sind nicht zu sehen, da sie in dieser Ansicht gerade nach oben gerichtet sind. 150 : 1.

Fig. 7. Hinterer Querstab. Seitenansicht. 280 : 1.

Fig. 8. Derselbe von oben gesehen. 280 : 1.

Fig. 9. Basalteil des Postoralstabes (vgl. Textfig. D). 280 : 1.

## Tafel 20.

Fig. 1. Ältere Larve, Seitenansicht; die langen Postoralfortsätze sind abgeschnitten. *b* Skeletteile, die den Dorsalbogen repräsentieren. *h. d* Hinterer Dorsalstab. *h. q* Hinterer Querstab. *h. s* Hinterer Quersaum. *k* Körperstab. *m* Magen. *p* Pedicellarien. *p. o* Postoralstab.



*st* Stachelanlage. *v. l* Vorderer Lateralstab. *v. q* Ventraler Querstab.  
*v. s* Vorderer Quersaum. *v. sk* Ventraler, unpaarer Skeletstab. 150 : 1.

Fig. 2. Basalteil der Postoralstäbe und hinterer Querstab in natürlicher Lage. *h. q* Hinterer Querstab. *k* Körperstab. *m* Muskel, der die zwei Körperstäbe verbindet. *m'* Muskel, der die ventralen Querstäbe verbindet. *p. o* Postoralstab. *v. q* Ventraler Querstab. 280 : 1.

### Späterer Zusatz.

Erst nachdem die Abhandlung in Druck gegangen war, wurden mir ein paar Abhandlungen von Professor DAVID H. TENNENT zugänglich (Variation in Echinoid Plutei. A Study of Variation under Laboratory Conditions, in: Journ. Experim. Zool., Vol. 9. No. 4, 1910; Echinoderm Hybridization, in: Publ. Carnegie Inst. Washington, No. 132, 1910), aus denen hervorgeht, daß durch seine Untersuchungen die Larven von *Triplonectes* (*Hipponö*) *esculentus* und *Psammechinus blainvillei* (*Toxopneustes variegatus*) schon bekannt geworden sind. Meine oben (S. 285) ausgesprochene Vermutung, daß sie der Larve von *Sphaerocchinus granularis* ähnlich sein werden, erweist sich als ganz richtig; sie sind nach diesem Typus gebaut. Es ergibt sich ferner, daß die Larve von *Psammechinus blainvillei* ungegitterte Stäbe hat, während bei der *Triplonectes esculentus*-Larve wenigstens die Postoralstäbe gegittert sind. Die von mir (S. 285) besprochene Larve dieser Form ist somit die Larve von *Psammechinus blainvillei*.

Die Hinführung der neuen Larvenform zu *Echinometra* wird somit hierdurch bestätigt, indem überhaupt nur *Diadema* sonst als Möglichkeit übrig bleibt, und daß diese Möglichkeit äußerst wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, wurde schon oben dargetan.

### Corrigenda.

S. 278. Fig. A. Der Buchstabe *m* oben soll *o* heißen, und in der Figurenerklärung „o Mund“ zugefügt werden.

S. 281. Z. 8 v. o. Statt „homologisieren“ ist „homologisieren“ zu lesen.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über die zoologische Schätzung der sogenannten Haarmenschen und über larvale Formen bei Säuge- tieren und Reptilien.

Von

**Paul Sarasin** in Basel.

**Mit 4 Abbildungen im Text.**

Wenn es sich nur um die genaue Beschreibung eines neuen oder schon bekannten Falles eines sogenannten Haarmenschen handeln würde, so wäre es nicht gerechtfertigt, diesen Aufsatz abzufassen, weil die Erscheinung, über welche ich spreche, schon aufs genaueste bekannt geworden ist. Eine große Reihe von Abhandlungen, besonders in anthropologischen Zeitschriften, befassen sich mit der sonderbaren Monstrosität einer langen, seidenweichen Behaarung des ganzen Körpers eines Menschen einschließlich aller Teile des Gesichtes, und wenn nicht die meisten bei der Beschreibung derselben als einer pathologischen Kuriosität stehen bleiben würden, so hätte es keinen Sinn, von neuem mit diesem Phänomen sich wissenschaftlich zu befassen, und man könnte darüber zur Tagesordnung schreiten als über eine Sache, die allein noch die Jahrmärkte angeht. Anders aber steht es um die Angelegenheit, wenn es sich darum handelt, nach einer kausalen Erklärung sowohl der speziellen Erscheinung dieser allgemeinen Hypertrichose als auch besonders des Umstandes zu suchen, daß mit derselben ausnahmslos ein auffallender Defekt des Gebisses verbunden ist.

An der Basler Herbstmesse 1910 produzierte sich ein höchst typischer Haarmensch, der sich wegen seines löwengelben, wirklich „lionardo“ gefärbten Haarkleides den Namen Lionel beigelegt hatte, ein junger Mann, der ebensowohl durch die genannte körperliche Eigentümlichkeit wie durch sein munteres Wesen beim Publikum sich besonders beliebt machte (Fig. A).



Fig. A.

Der Haarmensch STEPHAN BIBROWSKI im Jahre 1910 (s. auch die Abbildung bei F. v. LUSCHAN).

Da ich mich nun, was auch der Anlaß zu den vorliegenden Bemerkungen ist, schon früher mit der Erklärung der fraglichen Erscheinung befaßt hatte, so lag mir sehr daran, den Lionel einer näheren Untersuchung zu unterziehen, und bemühte mich wiederholt, ihn und seinen Impresario dazu zu bestimmen, mich dieselbe vornehmen zu lassen; hatte ich doch schon eine Tabelle für die Untersuchung mir zusammengestellt, um sie möglichst fruchtbar zu gestalten. Aber es war vergebens, es hieß, der Lionel lasse sich nicht gern untersuchen, und, indem man mich mit halben Versprechungen noch hinhielt, war eines Tages die Lionelgesellschaft auf Nimmerwiedersehen verschwunden. So sah ich nur das wenige, daß der elastisch gebaute, körperlich wohl entwickelte junge Mann über und über mit langem, löwenblondem, seidenweichem Haar bedeckt war, welches in besonderer Dichtigkeit und Länge das Gesicht besetzt hielt und von da ohne Abgrenzung in das gleichbeschaffene

und gleichlange Haupthaar übergang: eine lange Locke, die vom Nasenrücken ihren Ausgang nahm, war über die Stirn zurückgeschlagen, so daß nur die Nasenspitze haarlos hervorschimmerte; wie bei einem Seidenpudel schaute das Auge aus einem Kranz langer, weicher Haare, die bis zu den Wimpern reichten, auch die Ohrmuschel war behaart, und aus der Ohröffnung hing eine lange Locke herab. Der ganze Körper, sagte man mir, sei ebenfalls behaart, und von besonderem Interesse war mir die Angabe, Lionel, der gerne rauche, habe sich einmal mit einem der modernen explosiven Feuerzeuge die Haare von der Brust an in Brand gesteckt, worauf sie bis zur einen Wange, nicht ohne Gefahr für ihn, in Flammen aufgegangen seien; aber sie hätten sich wieder vollständig ausgewachsen. Wie erwähnt, wurde mir eine nähere Untersuchung des jungen Mannes, welche mir besonders in Beziehung auf den Zustand des Gebisses, aber auch zum Zwecke einer genauen Vergleichung der Haarfluren mit dem fötalen Haarkleid wichtig gewesen wäre, nicht gestattet.

Daß die Untersuchung nicht zustande kam, ist aber von geringer Bedeutung, denn dieselbe hat unlängst von F. v. LUSCHAN vorgenommen werden können, und es genügt für unsere Frage völlig, seine Ergebnisse mit folgenden Worten kurz wiederzugeben: <sup>1)</sup> Der junge Mann heißt Stephan Bibrowski und will 1891 bei Warschau geboren sein. Er ist mit Flaum-, richtiger Lanugohaaren bedeckt, normales Kopf- und Barthaar fehlt, wie auch die Brauen- und Wimperhaare. Die Haare wachsen sogar aus den Nasenlöchern und Ohröffnungen heraus. Diese enorme Entwicklung der Flaumhaare der Ohren und der Nase ist allen diesen Haarmenschen gemein. Schon von der 1633 geborenen Barbara Ursler berichtet ein Zeitgenosse, daß sie „ganz und gar haarecht ist, mit schönem gelbem Haar im Angesicht, und dass zwei grosse Locken aus beiden Ohren gehen“.

Die von LUSCHAN beigegebene photographische Abbildung beweist das Gesagte, sie gibt aber nur den Kopf wieder, und über die Behaarung des übrigen Körpers findet sich im Texte nichts ausgesagt.

Auch H. FRIEDENTHAL <sup>2)</sup> hat den Lionel im Jahre 1905 untersucht, er berichtet aber im wesentlichen nur, daß die Anschauung, wonach es sich bei seinem Haarkleid um echten fötalen Lanugo

1) F. v. LUSCHAN, Über einen Haarmenschen, in: Ztschr. f. Ethnol., 39, 1907, p. 425.

2) H. FRIEDENTHAL, Beiträge zu Naturgeschichte des Menschen, 1908, 3. Lief., p. 34.

handle, worüber unten, richtig sei; auch fügt er bei: „wenn auf einzelnen Bildern von Hundemenschen Wimpern in voller Kinderhaarausbildung angegeben sind, so könnte dies auf ungenauer Beobachtung beruhen“ (ibid., p. 95).

Über das Gebiß unseres Stephan Bibrowski erfahren wir durch v. LUSCHAN folgendes: „er hat nur zwei Zähne, einen oben und einen unten; sie stehen da, wo sonst Schneidezähne stehen, aber sie haben sonst keinerlei Eigenschaften von solchen und können nur als stiftförmige Zahnstummel bezeichnet werden. Der junge Mann soll vor einigen Jahren noch zwei solcher Stummel mehr gehabt haben, die aber ausgefallen sind“.

Die konstante Verbindung einer Verkümmernng des Gebisses mit Hypertrichose des gesamten Körpers bildet eine höchst auffallende Erscheinung, ein Problem, welches schon vielfach zum Nachdenken gereizt hat, und so tritt auch v. LUSCHAN demselben näher, indem er schreibt:

„Man hat in diesem Verhältnisse eine Art Vikariieren der Haare für die Zähne erkennen wollen. Ich glaube nicht, dass die Dinge so einfach liegen. Natürlich muss zwischen diesen beiden immer gemeinsam vorkommenden Missbildungen per defectum, dem Fehlen der eigentlichen Haare und dem Fehlen der Zähne, ein Zusammenhang bestehen. es kann sich dabei nur um eine Bildungshemmung in einem sehr frühen Stadium der embryonalen Entwicklung handeln, über die eigentliche Mechanik dieses Zusammenhanges sind wir aber bisher nicht unterrichtet.“

Dieser Endsatz war für mich der Ausgangspunkt des vorliegenden Aufsatzes; denn ich glaubte, diesen kausalen Zusammenhang schon längst gefunden zu haben, und war auch der Meinung, daß er schon längst von anderen aufgedeckt worden sei. Allerdings wäre noch eine Vorverhandlung zu führen über das, was v. LUSCHAN als Mechanik bezeichnet und für die Erklärung verlangt; aber dieser Begriff ist in der Biologie, in der Physiologie wohl nur in bestimmten Fällen anwendbar, so wie wir von der Mechanik der Atmung, des Blutpumpwerkes, des Knochengerüstes usw. reden können; in morphologischen Fragen aber werden wir meist zufrieden sein, wenn es uns gelingt, zwischen scheinbar heterogenen Zuständen wie hier zwischen der spezifischen Körperbehaarung und dem Zahndefekte einen kausalen Zusammenhang aufzudecken und ferner diese Erscheinung unter allgemeine, auch bei anderen Lebensformen bekannt gewordene Zustände zu subsummieren. Ich betone übrigens,



daß v. LUSCHAN doch die schon angebahnte Erklärung des uns beschäftigenden Phänomens gekannt zu haben scheint, wenn er, wie schon zitiert, von „einer Bildungshemmung in einem sehr frühen Stadium der embryonalen Entwicklung“ spricht. Allerdings werden wir sehen, daß es sich hier um eine Hemmungsbildung nicht in einem sehr frühen, sondern in einem späteren embryonalen Stadium handelt“.<sup>1)</sup>

Bevor wir den Versuch einer Erklärung des Phänomens unternehmen, erscheint es angezeigt, einen kursorischen Überblick über die vorhandene Literatur zu geben, vor allem mit der Absicht, nach solchen Versuchen kausaler Erklärung zu fahnden.

Bei der ersten genaueren Beschreibung dieser Monstrosität, nämlich derjenigen des verdienstvollen Baseler Arztes FELIX PLATER<sup>2)</sup>, ist ein solcher Erklärungsversuch weder zu erwarten noch tatsächlich zu finden; aber ich gebe die kurze Beschreibung wieder, erstlich weil sie es als die erste wissenschaftliche verdient und sodann, weil schon in dieser ein neuer merkwürdiger Umstand hervorgehoben ist, nämlich die Tatsache der Erbllichkeit der besprochenen Erscheinung.

Nachdem PLATER die Erzählungen von behaarten Waldmenschen für eine Fabel erklärt hat, fährt er fort: „Hoc quidem verum est, inveniri quosdam utriusque sexus praesertim masculos, alios aliis hirsutiores, quorum crura, brachia, venter, thorax totaque facies pilis prolixis horrent, cujusmodi multos novi et vidi. Ex horum numero Lutetiae erat Vis quidam, ob raram pilositatem totius corporis Regi Henrico II percharus et in illius aula versatus, prolixis admodum pilis totum corpus faciemque omnino, si exiguam regionem sub oculis excipias, obsitam habens, superciliis et crinibus in fronte adeo longis, ut eos sursum, ne visum impedirent, premere cogeretur. Hic uxore ducta glabra et aliis mulieribus simili, liberos cum ea procreavit hirsutos quoque, qui Duci Parmensi in Flandriam missi fuerunt, quos in Italiam una cum matre masculum 9 et foeminam 7 annorum transportandos hic Basileae vidi anno 1583 et depingendos curavi. Erant facie hirsuta, magis masculus, minus paulo puella, cujus tota regio secundum spinae dorsi longitudinem prolixis admodum pilis erat hispida.“

1) Da es sich um eine „gehemmte Bildung“ handelt, empfiehlt es sich mehr, „Hemmungsbildung“ zu sagen als „Bildungshemmung“.

2) *Observationum FELICIS PLATERI libri tres*, Basileae, 3. Ausgabe, 1680, p. 572 u. 573.

Da somit nach PLATER'S Bericht der behaarte Mann von seiner normalen Frau zwei Kinder bekommen hatte, einen Knaben und ein Mädchen, welche gleichfalls Haarmenschen waren, so ist, wie erwähnt, schon von ihm festgestellt, daß die Abnormität erblich ist und daß also die Geschlechtsreife dadurch nicht beeinträchtigt wird, ein Umstand, worauf ich noch zu sprechen kommen werde.

Nach der von PLATER veranlaßten Malerei ist eifrig gesucht worden, man hat sie aber nicht gefunden; dagegen ist ein anderes Porträt der von ihm erwähnten Familie in Schloß Ambras von v. SIEBOLD entdeckt und im Holzschnitte wiedergegeben worden.<sup>1)</sup> Außerdem erwähne ich gern, daß unser berühmter Basler Kunsthistoriker JAKOB BURCKHARDT sich auch mit der Sache befaßt hat, indem er auf eine diesbezügliche Anfrage von ECKER hin die Basler Kunstsammlung durchstöbert und, wenn auch nicht das gesuchte PLATER'sche Bild, so doch die Federzeichnung eines hypertrichotischen Mädchens aus dem 17. Jahrhundert aufgefunden hat, nämlich der von v. LUSCHAN und auch sonst in der Literatur vielfach erwähnten Barbara Ursler, welches Bild ECKER sodann veröffentlichte.<sup>2)</sup>

Wir brauchen andere Fälle nicht mehr zu besprechen, da MAX BARTELS dieselben mit peinlicher Genauigkeit bis zum Jahre 1879 zusammengestellt hat<sup>3)</sup> und die später hinzugekommenen nichts wesentlich neues zu der uns bekannten Erscheinung hinzugefügt haben. In allen Fällen aber wurde, wenn man speziell darauf achtete, wie schon eingangs erwähnt, im Zusammenhang mit der allgemeinen Körperbehaarung ein starker Defekt des Gebisses festgestellt, und schon früh regten sich die Versuche, für diese auffällige Koinzidenz eine kausale Erklärung aufzufinden. Bevor wir derselben näher treten, ist auf die Bemühungen hinzuweisen, den morphologischen Wert des Haarkleides als eines solchen zu verstehen, und hier ist es A. ECKER gewesen, welcher 1878 zuerst die richtige Deutung desselben gegeben hat, indem er folgendes ausführte<sup>4)</sup>: Die

1) C. TH. v. SIEBOLD, Die haarige Familie von Ambras, in: Arch. f. Anthropol., 10, 1878, p. 253; auch M. BARTELS, Über abnorme Behaarung beim Menschen, in: Ztschr. f. Ethnol., 11, 1879, p. 150 ff. und tab. 6 fig. 2.

2) V. A. ECKER, Ein neu aufgefundenes Bild eines sogenannten Haarmenschen, in: Arch. f. Anthropol., 11, 1879, p. 176.

3) M. BARTELS, Über abnorme Behaarung beim Menschen, in: Ztschr. f. Ethnol., 8, 1876, p. 110, u. 11, 1879, p. 145.

4) A. ECKER, Über abnorme Behaarung des Menschen, insbesondere über die sogenannten Haarmenschen, in: Globus, 33, 1878, p. 177.

Haare der Haarmenschen sind weich, wollig oder seidenartig, mehr dem Wollhaar als dem wirklichen Haar gleichend. Die Richtung derselben im Gesicht folgt ziemlich genau den Linien, welche die des Wollhaares beim Fötus bestimmen. „Wie es ESCHRICHT geschildert, sieht man hier, wie die inneren Augenwinkel zwei Ausgangspunkte (Wirbel) bilden, von welchen die Haarströme nach verschiedenen Richtungen ausgehen. Nach oben und dann lateralwärts zieht der obere Augenstrom in die Augenbranen und oberhalb dieser auf der Stirn gegen die Schläfe, während ein anderer Strom medianwärts läuft und in der Mittellinie an der Nasenwurzel in eine aufwärts und eine abwärts laufende Strömung auseinanderfährt. Die erstere (unterer Stirnstrom) geht nach der Glabella hinauf, die letztere bildet mit der der anderen Seite einen convergierenden Strom gegen den Nasenrücken herab. Von oben her kommt der obere Stirnstrom, der in der Gegend der Glabella auf den unteren Stirnstrom aufstößt, von wo dann die Ströme nach der Schläfe umbiegen. Vor jedem Nasenloch zieht ein Strom auf der Oberlippe herab, um teils in den Wangenbogen gegen das Ohr, teils gegen das Kinn hinabzuziehen.“

Danach gelangt ECKER zu dem richtigen Schluß: „Es liegt sehr nahe, anzunehmen, daß wir in dieser Hypotrichosis universalis nichts anderes zu sehen haben als eine Hemmungsbildung, d. h. eine Persistenz oder Fortbildung des embryonalen Haarkleides, in der Regel vergesellschaftet mit Zahndefekt und sich vererbend“ (ibid., p. 223).

Während so von morphologischer Seite der Weg zur Erklärung des uns beschäftigenden Problems angebahnt wurde, bestritt man von medizinischer Seite die Richtigkeit dieses Weges und suchte nach einer anderen Richtung, wenn auch, wie wir sehen werden, vergeblich. So entgegnet M. BARTELS<sup>1)</sup> das folgende: „Der von ECKER für die vorliegenden Zustände gebrauchte Ausdruck Hemmungsbildung ist nicht glücklich gewählt und jedenfalls nur als ein Lapsus calami anzusehen; denn durch die folgenden Worte: „eine Fortbildung des embryonalen Haarkleides“ wird er eigentlich schon widerrufen. Unter einer Hemmungsbildung versteht man das Fortbestehen, aber nicht die Fortbildung eines Zustandes nach der Geburt, welcher zu dieser Zeit abnorm. zu einer gewissen Zeit der

1) In: Ztschr. f. Ethnol., 11, 1879, p. 159.

intrauterinen Entwicklung des Embryo jedoch ein normaler gewesen ist“.

Dieser Einwurf ist nicht richtig, ich erinnere nur an die unvollständigen Verwachsungen der Oberkieferfortsätze, welche zu Hasenscharten führen und nach der Geburt sich ungehemmt auswachsen oder an die Persistenz einer embryonalen Kiemenspalte, die als *Fistula colli congenita* sich zu einem an und für sich zwar feinen, aber im Verhältnis zur Größe der Anlage doch weiten Gange postembryonal auswächst. Mit solchen Hemmungsbildungen ist das nach der Geburt weiter wachsende Embryonalhaar vielmehr ohne weiteres zu parallelisieren.

In Beziehung auf eine Erklärung des so merkwürdigen Zusammenhanges zwischen universeller Hypertrichose und Zahndefekt sagt ECKER das Folgende<sup>1)</sup>: „Zwei Momente sind es nun noch, die uns bei den Haarmenschen besonders interessieren müssen: einmal die Erblichkeit dieser Missbildung und dann die Verbindung derselben mit einem Defekte der Zahnbildung. Es scheint mir, dass wir unser Urteil über den Zusammenhang der beiden Erscheinungen in phylogenetischem Sinne noch ganz suspendieren müssen, und selbst in ontogenetischem Sinne werden wir uns beschränken müssen, daran zu erinnern, dass ein und dasselbe Keimblatt, das Hornblatt oder Ektoderm, den Boden für die beiden Systeme bildet, und dass in diesem Umstande wohl der Grund der nahen Beziehungen beider zu suchen sein möchte.“

BARTELS dagegen verzichtet auf eine Erklärung der erwähnten so merkwürdigen Koinzidenz ausdrücklich, indem er schreibt (l. c., p. 160): „Aber selbst, wenn die Annahme einer Hemmungsbildung nicht schon durch das soeben Gesagte vollständig hinfällig geworden wäre, so würde man dennoch diese Art von Erklärung aufgeben müssen, wenn man die bei den echten Haarmenschen fast niemals fehlende Mangelhaftigkeit in dem Zahnsystem berücksichtigt, und namentlich der Umstand, dass es sich nicht immer um einen Mangel derselben Zähne handelt, sondern dass bei dem einen *Homo hirsutus* Zähne vorhanden sind, die wieder anderen fehlen — gerade die Unregelmäßigkeit in der Mißbildung gibt bis jetzt für jede Erklärung, auch für die so verlockende atavistische, ein unübersteigliches Hindernis ab. Wir müssen uns fürs erste noch bescheiden und unsere Unkenntnis eingestehen“ (siehe auch BARTELS, Zeitschr. f. Ethnol., 8, 1876, S. 126).

1) In: Globus, 33, 1878, p. 223.



Hier ist einzuschalten, daß mit der Erwähnung der „so verlockenden atavistischen Erklärung“ das folgende gemeint ist:

RUD. VIRCHOW gab 1873 eine vortreffliche Beschreibung eines russischen Haarmenschen und seines Söhnchens, welche für alle solche gelten kann und folgendermaßen lautet <sup>1)</sup>: „glatte, lange Haare reichen nicht bloss über Kinn und Wange, sondern auch die Nase ist, und zwar nicht bloss äusserlich, sondern auch innerlich, soweit cutane Verhältnisse hineinreichen, mit ganz langen Haarlocken besetzt. Auch die Augenlider, an welchen übrigens die Wimpern ganz normal sind <sup>2)</sup>, zeigen sich vollständig mit Haaren bedeckt. Was aber noch viel auffallender ist, das sind die Ohren: denn hier findet sich die Behaarung nicht bloss an den Muscheln, sondern sie erstreckt sich auch in den Meatus auditorius externus hinein: aus jedem derselben ragt eine schöne lange Haarlocke hervor. Der kleine Fedor zeigt diese Verhältnisse in der schönsten Art: er hat noch das weiche, hellgoldige Haar, das in Form einer kleinen Locke aus dem Ohr kommt, wie bei einem Seidenhäschchen, mit welchem der Kleine auch sonst viel Ähnlichkeit bietet. Auch aus den Nasenlöchern hängen wirkliche Haarlocken hervor.“ Den Rumpf fand VIRCHOW weniger behaart als das Gesicht und die angrenzenden Teile. „Allerdings findet sich auch auf dem übrigen Körper, nämlich am Rumpfe und den unteren Extremitäten eine stärkere Haarbildung, aber sie ist gegenüber der exzessiven Haarbildung am Gesicht doch so untergeordnet, dass die Aufmerksamkeit sich mit Recht auf den Kopf beschränkt.“ „Nun ist eine ganz besondere Sache dabei, die in der Tat das Problem erheblich compliziert, aber es auch zu einem Problem höchsten Interesses macht. Schon in der Familie von Ava <sup>3)</sup> ist festgestellt worden, und zwar sowohl bei dem ursprünglichen Träger, dem Grossvater, als bei dessen Tochter, dass, während der übrige Körper sich scheinbar regelmässig entwickelt hatte, ein höchstes auffallendes Störungsgebiet vorhanden war: eine mangelhafte Zahnbildung der sonderbarsten Art. Der Grossvater hatte im Ober-

1) RUD. VIRCHOW, Die russischen Haarmenschen, in: Berl. klin. Wochenschr., 10, 1873, p. 337, stark gekürzt, in: Ztschr. f. Ethnol., 5. 1873, p. 243.

2) Wie oben erwähnt vermissten v. LUSCHAN und FRIEDENTHAL bei Stephan Bibrowski die Wimpern; an Embryonen aber, welche das Haarleid voll entwickelt zeigen, heben sie sich deutlich davon ab.

3) Eine hinterindische Familie „vom englischen Reisenden CRAWFORD 1829 beobachtet, beschrieben und abgebildet“.



kiefer nur 4 Zähne und zwar nur Schneidezähne, im Unterkiefer 5, indem ausser den Schneidezähnen noch ein Eckzahn hervorgetreten war; ausserdem waren die Zähne ungewöhnlich spät zur Erscheinung gekommen, indem der erste Durchbruch derselben im 20. Lebensjahre stattgefunden hatte. Bei der Tochter Maphoon ist es analog: sie hat in jedem Kiefer 4 Zähne, die Eck- und Backzähne fehlen. Die ersten zwei Schneidezähne sind im zweiten Lebensjahr zum Vorschein gekommen. Dieselbe Eigenthümlichkeit findet sich auch bei der Familie Andrian und zwar noch auffälliger, indem eigentlich nur der Unterkiefer Zähne hat, der Oberkiefer dagegen bis auf einen linken Eckzahn bei dem Vater ganz zahnlos ist. Der Kleine ist in dieser Beziehung noch auffallender als der Alte, denn er hat nur im Unterkiefer 4 Schneidezähne; der ganz zahnlose Oberkiefer, dem der Alveolarfortsatz beinahe ganz fehlt, ist dementsprechend niedrig und die Oberlippe schmal. Die daraus hervorgehende Erniedrigung des Gesichtes und die Verkümmernng der Obermundgegend gibt der Physiognomie etwas Seltsames.“

RUD. VIRCHOW fügt nun bei: „Wenn man bei dem Anblick der Gesichter den Eindruck eines bis zu den Löwenäffchen oder den Affenpintschern zurückreichenden Atavismus erhält, so kann man sich durch den Zahnmangel noch weiter rückwärts bis zu den Edentaten führen lassen. Ich habe vielfach überlegt, ob man einen näheren Zusammenhang zwischen der Zahnlosigkeit und der Behaarung anzunehmen habe, ich bin aber zu keinem entschiedenen Resultate gelangt. Die immerhin bemerkenswerthe Vergleichung mit den zahnlosen Säugetieren trifft nirgends ganz zu, da ein Theil derselben keine Schneide- und Eckzähne, andere überhaupt keine Zähne besitzen.“

Auf diese Stelle bezieht sich wohl der allgemein geltende Satz bei v. LUSCHAN<sup>1)</sup>: „hat man in früherer Zeit das Auftreten von „Hundemenschen“ sicher auf Sodomie zurückgeführt<sup>2)</sup>, so finden wir später allerhand Versuche, das Phänomen durch Atavismus zu erklären. Ja man hat sogar, anscheinend nicht ganz im Ernste, angedeutet, dass man wegen der Verkleinerung des Gebisses dieser Haarmenschen in ihrer Ahnenreihe bis zu den Edentaten zurückgehen müsse, um ihre Beschaffenheit durch Rückschlag erklären zu

1) l. c., p. 429.

2) Der streng wissenschaftlich gebildete FELIX PLATER sagt übrigens kein Wort von einer solchen Auffassung. v. LUSCHAN meint damit wohl das große Publikum.

können. Selbstverständlich kann heute für uns auch der Atavismus für das Verständnis der Hundemenschen keine Rolle mehr spielen. Ebenso wenig wie wir einen mikrocephalen Idioten auf die Affen zurückführen dürfen, ebensowenig dürfen wir für die Hundemenschen einen Rückschlag auf Affen, Löwen, Hunde oder Edentaten annehmen.“

Gewiß, um einen Rückschlag auf die genannten Formen kann es sich nicht handeln. wohl aber, wie wir sehen werden, um einen Rückschlag auf das Haarkleid und in gewissem Grade auf die Bezeichnung einer viel älteren Form, also doch wirklich um einen Atavismus; aber bei allen solchen, wie auch z. B. bei der Persistenz einer Kiemenspalte, ist zahlreichen, mit der Ausbildung des Gesamtorganismus zusammenhängenden störenden Einflüssen Rechnung zu tragen.

Den von VIRCHOW angedeuteten, von v. LUSCHAN als wohl nicht ernst gemeinten Erklärungsversuch durch Atavismus mit Zurückgreifen auf die Edentaten hat aber zuerst kein Geringerer als CHARLES DARWIN verlautbart, indem er schreibt<sup>1)</sup>: „these cases — nämlich die Fälle von Hypertrichose und Zahndefekt — and those of the hairless dogs possibly call to mind the fact, that the two orders of mammals namely the Edentata and Cetacea, which are the most abnormal in their dermal covering, are likewise the most abnormal either by deficiency or redundancy of teeth.“

Mit dem Ausdruck: „those of the hairless dogs“ wies DARWIN auf den Umstand hin, daß in seltenen Fällen bei Hunden Zahndefekt bei völliger Nacktheit, im Gegensatz zur Hypertrichose, vorkommt<sup>2)</sup>, und suchte nach einer kausalen Erklärung, die er aber nur vermutungsweise entweder in der Erscheinung der Korrelation oder der des Atavismus möglich glaubte. Ich nehme aber schon hier das folgende voraus: Wenn, wie es gewiß ist, die Hypertrichosis universalis eine Hemmungsbildung, nämlich die Persistenz der fötalen Hautdecke darstellt, welche, nicht in die definitive sich umwandelnd, auch nicht zum Erzeugungsorgan des definitiven Haarkleides wird, so wird auch das embryonale Haarkleid, das Milchhaar der Säugtiere, ebensowohl sich erhalten und postembryonal weiterwachsen können, als daß es postembryonal ausfallen kann, wonach dann aber eben die Bildung des Ersatzhaares ausbleibt. Die nackte Haut jener

1) CHARLES DARWIN, in: *The variation of animals and plants under domestication*, 1868, 2, p. 328.

2) *Ibid.*, p. 326.

Hunde mit Zahndefekt stellt dann das fötale Integument nach sekundärem Verlust des fötalen Haarkleides dar.

Der Ausdruck DARWIN'S: „redundancy of teeth“ bezieht sich auf die sehr bekannt gewordene bärtige Frau Julia Pastrana, welcher Fall für unsere Frage nicht auszuwerten ist, da er wissenschaftlich nicht genau untersucht wurde; was man darüber weiß, hat BARTELS zusammengestellt, worauf ich verweise.<sup>1)</sup> Auch dachte DARWIN wohl noch an das vielzahnige Gebiß der Zahnwale.

Die erwähnte, von DARWIN angebahnte Erklärung der Hypertrichose und des Zahndefektes durch Atavismus hatte, wenn sie schon im einzelnen fehlgriff, und wenn schon der genannte große Forscher den Gedanken nicht weiter verfolgt hatte, sondern bei der Erwähnung zweier Möglichkeiten, nämlich der des Atavismus und der der Korrelation stehen geblieben war, dennoch den richtigen Weg eingeschlagen, den VIRCHOW verließ, um einen Erklärungsversuch auf anatomisch-physiologischem Boden zu begründen: er schreibt in dieser Beziehung: „Es scheint kaum bezweifelt werden zu können, dass man auf die Nerven zurückgehen muss, wie wir denn im allgemeinen, wenn wir die besonderen Verhältnisse der Behaarung in geschlechtlicher Beziehung bedenken, nicht umhin können, dieselbe durch die Nerven zu erklären.“ „Vergegenwärtigen wir uns, dass bei den Haarmenschen die wesentlichen Veränderungen im Trigeminalggebiet liegen, dass die mangelhafte Entwicklung der Kiefer und Zähne in derselben Zone mit der exzessiven Entwicklung der Haare an Stirn, Nase, Wange und Ohren stattgefunden hat, so liegt es gewiss nahe, hiefür eine neuristische Erklärung zu suchen.“<sup>2)</sup>

Es ist aber doch, so z. B. auch bei Stephan Bibrowski, eine sehr starke Körperbehaarung vorhanden, in welche die mähenartige des Kopfes und Halses sich allmählich verkürzend übergeht, wie obige Photographie des Genannten, auf welcher der Oberkörper unbekleidet ist, erweist. Wir haben im wesentlichen bei den Haarmenschen ja doch Hypertrichosis universalis. Darum erwidert schon BARTELS<sup>3)</sup> mit Recht: „Von VIRCHOW wird darauf aufmerksam gemacht, dass das Gebiet des Nervus trigeminus vorzugsweise ergriffen ist und dass man daher an Nerveneinflüsse zu denken habe. Dieses ist nicht

1) In: Ztschr. f. Ethnol., 8, 1876, p. 126; 11, 1879, p. 180. Demnach scheint DARWIN durch eine falsche Angabe eines Londoner Zahnarztes irreführt worden zu sein.

2) Berlin. klin. Wochenschr., 10, 1873, p. 339.

3) Ztschr. f. Ethnol., 8, 1876, p. 126.

allein ein richtiges, sondern auch gewiss ein sehr wichtiges Faktum, wohl werth, besonders betont zu werden. Es ist durch dasselbe aber noch nicht die niemals fehlende starke Behaarung des Rumpfes und der Extremitäten erklärt, ganz abgesehen davon, dass wir auch noch keine Einsicht darin haben, warum der Nerveneinfluss des Trigemini sich in dieser absonderlichen und dabei doch nicht immer in übereinstimmender Weise äussert. Ich habe fürs erste keine Erklärung dafür.“

Der Einwurf von BARTELS, daß ja der ganze Körper behaart sei, reichte völlig aus, um diesen Erklärungsversuch zu wiederlegen; aber getragen von der Autorität des auch das Denken seiner vielen Anhänger unbedingt beherrschenden Mannes wirkte er weiter, indem J. RANKE noch 1886 folgendes schrieb<sup>1)</sup>: „Die übermässige, pelzartige Haarentwicklung, die eigentliche Ueberhaarung mit vorwiegender Beteiligung der Gesichtshaut, gibt sich auch dadurch als eine Störung, welche auf einer allgemeineren Basis beruht, zu erkennen, dass, wie es scheint, ausnahmslos gleichzeitig die Zahnentwicklung in höherem oder geringerem Grad beeinträchtigt ist. Wie die Ueberhaarung im Gesichte selbst, fallen, worauf namentlich R. VIRCHOW hingewiesen hat, die Störungen der Zahnentwicklung in das Gebiet des Trigemini, welcher der Empfindungs- und Ernährungsnerv des Gesichtes wie der Zähne ist.“ Weiter (p. 165): „Damit sind diese so dunkel erscheinenden Fälle von „thierähnlicher Behaarung“ als angeborene Missbildungen oder in anderen Fällen als Fortbildungen einer im Fruchtleben acquirierten anormalen Anlage erkannt und damit der Reihe der übrigen Missbildungen der Menschengestalt angeschlossen.“

Der erwähnte Einwurf von BARTELS, daß der ganze Körper behaart sei, findet sich nicht berührt, mit dem Ausdruck: „pathologische Erscheinung“ erklärte damals die deutsche Anthropologie unter Führung ihres Meisters nicht nur Erscheinungen, wie die uns beschäftigende, sondern auch die morphologischen Merkmale von Menschenvarietäten, soweit dieselben von der beim Durchschnittseuropäer erkannten Norm abweichen, und noch 1907 schließt sich v. LUSCHAN der Auffassungsweise von RANKE an mit den Worten (l. c., p. 429): „Wir dürfen nicht zweifeln, dass es sich hier um rein pathologische Formen handelt.“

Während so die medizinisch-anthropologische Richtung auf der

1) JOH. RANKE, Der Mensch, 1, p. 166, Leipzig, 1886.



Sandbank des unklaren Begriffes der Pathologie strandete, unklar, weil derselbe die allerverschiedenartigsten Erscheinungen umfaßt, deren jede für sich erklärt werden muß, verfolgte die zoologische Richtung ruhig den Pfad weiter, welcher Schritt vor Schritt zu größerer Klarheit führte, indem sie sich von der genetischen Erklärungsweise leiten ließ.

Im Jahre 1878 hatte, wie schon erwähnt, ECKER die Hypertrichose als Persistenz und Fortbildung des fötalen Haarkleides erkannt und in Beziehung auf den koinzidierenden Zahndefekt daran erinnert, daß sowohl für das Haar- als das Zahnsystem das Ectoderm den gemeinsamen Boden bilde. Er sagt über die Erscheinung nun folgendes: „Der Gedanke, die genannten Beziehungen durch Atavismus erklären zu wollen, indem man dabei sogar bis zu den Edentaten zurückgeht, erscheint mir in der Tat etwas zu kühn, und, solange wir nicht einmal die Kluft, die uns von den Anthropoiden trennt, überbrückt haben, ein Sprung bis zu den Edentaten als ein Salto mortale“.

Wir werden aber doch sehen, daß die atavistische Erklärungsweise als solche nicht zu verwerfen ist, da sie sich mit der allgemeinen palingenetischen deckt, ja, daß sogar der spezielle Vergleich mit den Edentaten einen richtigen Kern enthält, es knüpfte dieselbe nur an unrichtiger Stelle an, insofern die Erscheinung auf eine viel breitere palingenetische Basis zu stellen ist. Den Zusammenhang zwischen universeller Hypertrichose und Zahndefekt aus der ontogenetischen Verwandtschaft beider Organe, der Haare und Zähne, und ihrem gemeinsamen Mutterboden zu erklären, stellt aber den ersten Schritt nach der richtigen Auffassung hin dar. Nur war diese damit noch nicht gewonnen; denn der Begriff Ectoderm ist ein viel zu allgemeiner, es gehen ja noch eine Menge anderer Bildungen daraus hervor, die beim Haarmenschen normal entwickelt sind, und zwar deshalb, weil sie sich viel früher definitiv angelegt haben als die fötalen Haare und Zahnkeime.

Im selben Jahre, da ECKER seinen Aufsatz veröffentlichte, äußerte sich auch v. SIEBOLD über die Haarmenschen, wobei er zu folgenden Resultaten gelangte<sup>1)</sup>: „Die Anlage zu solchem Haarwuchs giebt sich am ganzen Leibe des menschlichen Fötus bis zum siebenten Monate auf das deutlichste zu erkennen, um welche

1) C. TH. VON SIEBOLD, Die haarige Familie von Ambras, in: Arch. f. Anthropol., 10, 1878, p. 253.



Zeit bekanntlich der ganze Fötus mit den so charakteristisch angeordneten Wollhaaren bedeckt ist. Eine Folge dieser Hautorganisation ist es nun auch, dass die noch im Mutterleibe ausgefallenen Wollhaare sowohl bei verschiedenen Menschenrassen, wie bei verschiedenen Menschenindividuen und zwar besonders häufig beim männlichen Geschlechte später durch neuen Nachwuchs strafferer Haare in bald geringerer, bald stärkerer Ausbreitung ersetzt werden. Es kann daher nicht auffallen, dass an einem solchen reichlicheren und regelmässig geordneten Haarwuchs auch das Gesicht des Menschen hie und da Theil nimmt, zu einer solchen Möglichkeit giebt ja das Wollhaar Veranlassung, welches nach ganz bestimmten Richtungen geordnet im Gesicht eines jeden menschlichen Fötus vorhanden ist. Dass übrigens auch bei den anthropomorphen Affen, deren Körper mit Ausnahme des Gesichtes und einiger andern beschränkten Leibestellen behaart ist, sich im Fötuszustande das ganze Gesicht ebenso wie bei dem menschlichen Fötus mit regelmässig geordneten Wollhaaren besetzt zeigt, ersehen wir aus der Beschreibung und der Abbildung der Hautorganisation, welche SALVATORE TRINCHESE von einem Fötus des Orang-Utan geliefert hat. Aber auch die Theile des Leibes, welche beim erwachsenen Orang-Utan mit nach verschiedenen Richtungen geordneten Haaren bedeckt sind, lassen in demselben Fötus ganz die gleiche Richtung erkennen, wie sie im erwachsenen Thiere angeordnet sind. Wollen wir nun solche mehrfach besprochenen Fälle von abnormem Haarwuchs in Bezug auf ihre Bedeutung und auf ihren Ursprung im Sinne der Entwicklungslehre würdigen, so werden wir dieselben in die Reihe jener Erscheinungen einfügen müssen, die man als Atavismus oder Rückschlag bezeichnet.“

Aus diesen sehr allgemein gehaltenen Worten geht hervor, daß v. SEBOLD den Kernpunkt des Problems, auf den seine Vorgänger mit Recht so nachdrücklich hingewiesen hatten, nämlich den Parallelismus zwischen universeller Hypertrichose und Zahndefekt, unbeachtet gelassen hatte, und wie er sich die atavistische Erklärung im einzelnen gedacht haben mag, geht aus seinen Ausführungen nicht hervor. Indem er aber auf jenen Fötus des Orang hinweist, gewinnt es den Anschein, als hätte er die menschliche Hypertrichose als eine atavistische Wiederkehr des definitiven Haarkleides der Anthropoiden gehalten, vielleicht faßte er die Sachlage auch anders auf, es ist dies aus seinen Äußerungen nicht zu erkennen.

Die Annahme, daß das fötale Haarkleid des Menschen eine Vergegenwärtigung des definitiven Haarkleides der Affen sei, vertrat

ein Jahr vor SIEBOLD E. HAECKEL, indem er unbedenklich das folgende, sowohl damals als später, feststellte<sup>1)</sup>: „das merkwürdige embryonale Wollkleid des Menschen läßt sich nicht anders deuten, denn als Erbstück von unseren uralten, langhaarigen Vorfahren, den Affen“.

Ebensowenig wie SIEBOLD hat also HAECKEL die merkwürdige Koinzidenz von universeller Hypertrichose und Zahndefekt in Betracht gezogen, auch hat er unberücksichtigt gelassen, daß das Haarkleid des Fötus und das der Haarmenschen einerseits und das definitive Haarkleid des normalen Menschen, welches bekanntlich oft am ganzen Körper sehr stark sich ausbilden kann, andererseits, zwei verschiedene, streng auseinanderzuhaltende Erscheinungen sind; denn er schreibt (l. c., 4. Auflage, p. 635): „Bekanntlich ist starke Behaarung des Gesichtes oder des ganzen Körpers in einzelnen Familien von Haarmenschen erblich, wie auch die relative Stärke des Wuchses von Kopfhaar und Barthaar, sowie die besondere Beschaffenheit des letzteren sich auffallend in vielen Familien vererbt. Diese außerordentlichen Verschiedenheiten in der totalen und partiellen Behaarung des Körpers, die nicht allein bei Vergleichung der verschiedenen Menschenrassen, sondern auch bei Vergleichung vieler Familien einer Rasse höchst auffallend erscheinen müssen, erklären sich einfach daraus, daß das Haarkleid des Menschen im ganzen ein rudimentäres Organ ist, eine unnütze Erbschaft, welche er von den stärker behaarten Affen übernommen hat.“

H. FRIEDENTHAL hat sich ebenfalls über das uns beschäftigende Problem geäußert, er scheint aber über die Auffassung des phylogenetischen Wertes des fötalen Haarkleides zu schwanken, denn einmal sagt er<sup>2)</sup>: „das Auftreten eines Wollhaares vor der Ausbildung des Dauerhaarkleides bei so vielen Säugethierordnungen läßt die Annahme, daß die Altersstufen der Säugethiere mit einem noch undifferenzierten Wollhaarpelz überzogen waren, nicht unmöglich erscheinen; die menschlichen Wollhärchen könnten sehr wohl ein Bild der frühesten Säugethierbehaarung abgeben.“ Damit würde sich FRIEDENTHAL augenscheinlich auf den BRANDT'schen Standpunkt, worüber wir unten sprechen werden, stellen. Zugleich aber scheint er auch zu vermuten, daß das menschliche Wollhaar eine palingenetische Wieder-

1) E. HÄCKEL, *Anthropogenie*, 3. Aufl., 1877, p. 541; 4. Aufl., 1891, p. 635; 5. Aufl., 1903, p. 701.

2) H. FRIEDENTHAL, *Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen*, 1908, 33. Lieferung, p. 35.

kehr des definitiven Haarkleides der amerikanischen Affen vergegenwärtige; denn wir lesen darüber folgendes (l. c., 1. Lief., p. 17): „in überraschender Weise ähnelt die Stellung der menschlichen Wollhaare der Haarstellung der amerikanischen Affen“, und (Ztschr. Ethnol., Vol. 42, 1910, p. 992): „an der Haarstellung lässt sich zeigen, dass das Wollhaarkleid des Menschen dem Haarkleid der amerikanischen Affen ähnelt, das Terminalhaarkleid dem der Anthropoiden und Ostaffen“.

Es verlohnt sich nun wohl, die von TRINCHESE gegebene Abbildung eines Orangfötus etwas näher uns zu betrachten; denn es geht daraus hervor, daß die Gesamtbehaarung desselben mit derjenigen der menschlichen Frucht übereinstimmt, auch die Wirbel, in welche die Haare sich ordnen, sind den von ESCHRICHT vom menschlichen Fötus dargestellten ganz ähnlich, die Behaarung des Gesichtes, der auffälligste Teil des Phänomens, stimmt bei beiden Formen überein. TRINCHESE sagt von dem Haarkleid des Orangfötus folgendes (l. c., p. 31): „I peli della fronte e delle sopracciglia sono alquanto più lunghi. Lo stesso è di quelli che cuoprono il mento e il labbro superiore, specialmente verso l'angolo della labbra, i quali sono pure alquanto più rigidi di quelli del resto del corpo. Le palpebre superiori sono fornite di cigli che hanno una lunghezza di circa 3 millimetri e sono diretti in fuori: nelle palpebre inferiori non se ne vede che qualcuno molto piccolo.“

Die nach einer Photographie gezeichnete Abbildung (l. c., tab. 1 u. 2) zeigt an Ober- und Unterlippe ein förmliches Bärtchen, und dies ist ein recht interessanter Punkt deshalb, weil sich an einem menschlichen Fötus von ungefähr 5 Monaten dieses selbe fötale Bärtchen aufs deutlichste erkennen läßt. Da es von ESCHRICHT<sup>2)</sup> (siehe dessen tab. 5) unabgebildet gelassen, auch auf dem von ECKER abgebildeten Köpfchen als selbständiges Organ nicht zum Ausdruck kommt<sup>3)</sup>, versuche ich, dasselbe nach meinem Präparate in ungefähr natürlicher Größe hier wiederzugeben (Fig. B).

An diesem schlecht geratenen Bilde nach dem in Formol aufbewahrten Präparate mag man das folgende erkennen:

Auf der Oberlippe läuft ein Bart von borstigen Haaren bis tief

1) SALVATORE TRINCHESE. Descrizione di un feto di Oran-Utan, in: Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova, 1870, p. 9.

2) ESCHRICHT, Über die Richtung der Haare am menschlichen Körper, in: MÜLLER's Arch., 1837, p. 37.

3) in: Globus, 33, 1878, p. 221.

in die Narinen hinein, aus denen er herauszuströmen scheint<sup>1)</sup>, und den Rand der Unterlippe umsäumt eine ebensolche Bartaanlage. Diese auffällige Erscheinung nenne ich den Urbart, und ebenderselbe ist wie beim Fötus des Menschen so bei dem der anthropoiden Affen vorhanden, wie mitfolgende Kopie nach TRINCHESE's tab. 2 erweist (Fig. C).



Fig. B.

Menschlicher Fötus mit Urbart.



Fig. C.

Fötus eines Orang-Utan mit Urbart  
nach TRINCHESE, l. c.

Dieser Urbart sowohl als die Augenbrauenbogen stellen die erste äußerlich sichtbar werdende Anlage des Haarkleides dar, von ihnen aus verbreiten sich die anderen Haarströme immer feiner und undeutlicher werdend über Gesicht, Kopf und weiter den ganzen Körper hin. Es dürfte sich hier um die palingenetische Vererbung eines alten Tasthaarapparates handeln, der nach der Geburt völlig oder doch fast völlig verloren geht; denn der junge anthropoide Affe hat ein ebenso nacktes, genau gesagt: haararmes Gesicht wie der junge Mensch. Mit dem definitiven Barte hat also der Urbart nichts zu

1) Den von H. FRIEDENTHAL in seinem großen Werk (l. c., p. 15) ausgesprochenen Satz: „stets frei von jeder Haaranlage bleibt das Naseninnere nahe dem Naseneingang“ finde ich somit nicht bestätigt.



tun; denn er kommt außerdem beiden Geschlechtern zu, wie gerade die oben gegebenen beiden Abbildungen weiblichen Früchten, sowohl des Menschen als des Orang<sup>1)</sup> entstammen. Der definitive Bart ist eine männlich sexuelle, sekundäre Erscheinung, worauf ich noch zurückkommen werde.

Der erwähnte Urbart ist schon von ESCHRICHT in seiner grundlegenden Arbeit wohl beobachtet worden, indem er sich darüber folgendermaßen äußert (l. c., p. 40—41): „Die Wollhaare des Fötus haben nicht gleich nach ihrem Ausbruche die wollige Natur, der sie ihren Namen verdanken. Die ersten erscheinen in der ersten Hälfte des 5. Monats als Augenbrauen, Schnurrbart und überhaupt rund um den Mund herum. Der Fötus, an dem ich dieses frische Erscheinen des Schnurrbartes beobachten konnte, war gerade ein weiblicher, und es fielen diese ersten Haare um so deutlicher in die Augen, indem sowohl sie, als die Augenbrauen eine merkwürdige Steifheit und eine ganz bestimmte Richtung hatten.“ Weiter heißt es (p. 53): „Von jedem Nasenloche geht immer deutlich ein Haarstrom auf der Oberlippe abwärts. An dem oben erwähnten Embryo aus der ersten Hälfte des 5. Monats, wo der eben ausgebrochene Schnurrbart ganz ausserordentlich schön und deutlich war, sah ich ausserdem einen dritten mittleren Strom von der Nasenscheidewand im Filtrum herabsteigen.“

Der Urbart ist also ein allen höheren Säugetieren gemeinsames palingenetisches Organ uralter Herkunft, das mit dem definitiven Barte nichts zu tun hat, er geht nach der Geburt als vorübergehende palingenetische Erscheinung verloren.

DARWIN<sup>2)</sup> hatte dagegen dem Gedanken Ausdruck gegeben, daß der definitive Bart die direkte Fortsetzung des fötalen Bartes darstelle, denn er schrieb: „we know from ESCHRICHT, that with mankind the female as well as the male foetus is furnished with much hair on the face, especially round the mouth; and this indicates that we are descended from progenitors, of whom both sexes were bearded. It appears therefore at first sight probable that man has retained his beard from a very early period, whilst women lost her beard at the same time that her body became almost completely divested of

1) TRINCHESE, l. c., p. 34: „è facile convincersi che si tratta di una femmina“.

2) CHARLES DARWIN, The descent of Man and selection in relation to sex, second edition, London 1888, p. 602.



hair.“ DARWIN fügt aber bei: „in opposition to this view of the retention of the beard from an early period is the fact of its great variability in different races and even within the same race; for this indicates reversion — long lost characters being very apt to vary on re-appearance.“

Damit ist doch wohl gesagt, daß der Mensch seinen Bart nicht sowohl vom frühesten fötalen Zustand her ununterbrochen behalten habe, sondern daß derselbe von neuem als atavistisches Organ bei ihm erschienen sei, als ein atavistisches Neuauftreten des Urbartes, was ich aber nicht glaube, sondern den definitiven Bart für eine sekundäre, auf sexueller Basis entstandene Bildung halte, während, wie betont, der Urbart beiden Geschlechtern zukommt und bei beiden am Ende des Fötallebens verloren geht. Ebendasselbe spricht nachdrücklich schon AL. BRANDT<sup>1)</sup> aus mit den Worten: „Von einer Deutung unseres Bartes als Überbleibsel des embryonalen Kieferbehanges kann keine Rede sein, da letzterer ja schwindet und erst in den Pubertätsjahren durch einen neuen ersetzt wird.“

Indessen möchte ich einen Einwand erheben gegen BRANDT's Auffassung, daß der menschliche Bart ein eigener Erwerb dieses Genus sei und daß die näheren Vorfahren des Menschen keine Bärte besaßen (l. c., p. 236). „Wäre der menschliche Bart“, sagt BRANDT (l. c., p. 232), „ein Überbleibsel aus einer früheren Epoche, so würde er vermutlich früher auftreten, auch würde er sich nicht so bedeutend differenzieren, wie es in Wirklichkeit der Fall ist. Sollten daher die Pithecanthropiden es schon zu einer Art von Bart gebracht haben, so dürfte derselbe noch lange nicht eine solche Üppigkeit wie bei den gegenwärtig stark beharteten Rassen erlangt haben. Der Beschaffenheit der ihn bildenden Haare nach ist der menschliche Bart nicht ohne weiteres mit dem der Affen als übereinstimmend zu betrachten. Er stellt ein progressierendes, sekundäres Geschlechtsmerkmal des Menschen dar, in dessen Besitz viele Völker nicht oder noch nicht getreten sind.“

Dem ist nun entgegenzuhalten, daß ein zweifellos echter, sexueller männlicher Bart zur Seltenheit bei anthropoiden Affen und zwar beim Orang-Utan vorkommt, wofür mitfolgendes Bild, das ich der Güte des Herrn Dr. G. BRANDES verdanke, als Beweis dienen soll. Es findet sich publiziert in der Abhandlung des genannten Autors

1) ALEX BRANDT, Über den Bart der Mannweiber, in: Biol. Ctrbl., 17, 1897, p. 230.

über die Menschenaffen<sup>1)</sup>, ohne daß speziell auf das seltsam auszeichnende Merkmal dieses Menschenaffen hingewiesen wäre, da der Stoff der Abhandlung dazu keinen Anlaß bot. Ganz betroffen von diesem eigentlich australoiden Bilde ersuchte ich um Überlassung einer Originalphotographie.

Das Kopf- und Barthaar dieses Orang-Utan ist demjenigen des Menschen so ähnlich, daß der Gedanke, es habe die Urform von Mensch und Anthropoid schon diese Art der Behaarung erworben, kaum von der Hand zu weisen ist. Dann hätten die unbebarteten Menschenvarietäten diesen männlichen Sexualschmuck ebenso wohl wie die unbebarteten anthropoiden Affen sekundär verloren. Die



Fig. D.

Ansicht von BRANDT Orang-Utan mit echtem Sexualbart, nach G. BRANDES, l. c. ferner, daß, wenn der Bart des Menschen eine anthropoide Erbschaft wäre, er beim Menschen früher auftreten müßte, als es tatsächlich geschehe, ist unzutreffend: denn da er eine sexuelle Erscheinung ist, kann er auch nicht früher als zur vollen sexuellen Reifezeit zur Entwicklung kommen, und er kann deswegen doch ein Erbstück aus anthropoider

1) G. BRANDES, Die Menschenaffen, in: Der Zoologische Garten, Dresden, 1907; ebenso in: ALEXANDER SOKOLOWSKY, Beobachtungen über die Psyche der Menschenaffen, Frankfurt a. M., 1908, p. 64.

Zeit darstellen. Es verhält sich damit nicht anders, als z. B. mit dem männlichen Gefieder der Vögel.

Es sagt somit auch H. FRIEDENTHAL (l. c., 2. Lief., p. 31) mit Recht: „das Auftreten des menschlichen Bartes ist nicht als eine rein menschliche Besonderheit des Haarwuchses anzusehen, da wir beim Orang-Utan Bärte antreffen, welche wenig und hauptsächlich durch das Freilassen der Mitte der Oberlippe sich vom menschlichen Bart unterscheiden. Wie beim Menschen fast bartlose Menschenrassen sich finden, so finden sich auch bei den Orangs bartlose Rassen dicht neben reich mit Bartwuchs versehenen.“ FRIEDENTHAL weist aber auch noch auf den Bartwuchs bei Krallenaffen hin; doch stellt dieser natürlich einen selbständigen Erwerb dar, ähnlich etwa wie die Mähnenbildung des Löwen, und steht nicht in genetischer Beziehung zu dem des Menschen, wie ich es vom Bart der Anthropoiden, genauer der hypothetischen anthropoiden Ausgangsform des Menschen, vermuten möchte.

Zu meinem oben ausgesprochenen Satze, daß der Urbart eine palingenetische Vererbung eines alten Tastapparats darstellen dürfte, bemerke ich noch das folgende:

J. FRÉDÉRIQ<sup>1)</sup> hat in einer sorgfältigen Untersuchung gezeigt, daß der fötale Bart der Affen wesentlich aus Tast- oder Sinushaaren besteht, der des Menschen aber aus gewöhnlichen oder asinuösen Haaren. Aus dem der Affen gehen die Tasthaare der Ober- und Unterlippe hervor, er bleibt bei ihnen also in dieser Form erhalten, wogegen der des Menschen später verschwindet; denn der definitive Bart, wo er beim Menschen vorkommt, hat mit dem fötalen, wie soeben angeführt, keine genetische Beziehung, der Urbart wächst sich nicht in den Sexualbart aus, was ich wiederhole, weil FRÉDÉRIQ einen solchen Zusammenhang anzunehmen scheint. Daß der Urbart des Menschen aber mit dem der Affen identisch ist, obwohl er aus asinuösen, der der letzteren dagegen aus sinuösen Haaren besteht, erweist die Übereinstimmung des fötalen Bildes; dazu kommt, daß nach FRÉDÉRIQ die Lippenhaare beim Orang Übergangsformen zwischen den sinuösen anderer Primaten und den asinuösen des Menschen darstellen; echte Sinushaare hat der Orang nur spärlich. Dasselbe gilt von den Augenbrauen, welche im Gegensatz zum Ur-

1) J. FRÉDÉRIQ, Untersuchungen über die Sinushaare der Affen, nebst Bemerkungen über die Augenbrauen und den Schnurrbart des Menschen, in: Ztschr. f. Morphol. u. Anthropol., 8, 1905, p. 239.

bart auch beim Menschen erhalten bleiben und in die definitiven übergehen. Sie gehören mit zum ursprünglichen Tastapparat; denn ihre erste Anlage beim Menschen ist mit der bei den Affen, aus welcher Tasthaare hervorgehen, identisch. Gelegentlich gehen aber auch schon bei niederen Primaten die Tasthaare wie die Brauen verloren, so nach FRÉDÉRIQ bei *Cebus fatuellus* (l. c., p. 251).

Bei Orang und Mensch haben wir also Rückbildung des ursprünglichen Tastapparates des Gesichtes, soweit es den feineren Bau dieser Behaarung angeht, und es tritt dieser, durch einen Blut-sinus charakterisierte Bau der ursprünglichen Tasthaare bei Orang und Mensch palingenetisch nicht mehr, oder beim ersteren doch nur rudimentär auf, wohl aber unverkennbar bei beiden der Apparat als solcher.

Nach dieser Abschweifung über Bart und Urbart kehre ich zu unserem eigentlichen Thema zurück.

In ein ganz neues Licht trat das uns beschäftigende Problem von Hypertrichosis universalis und Zahndefekt durch die Behandlung, welche ALEXANDER BRANDT ihm 1897 angedeihen ließ.<sup>1)</sup> Er führt u. a. folgendes aus (l. c., p. 170): Als Hemmungsbildung kommt der Hypertrichosis universalis eine phylogenetische Bedeutung zu. Man könnte vielleicht geneigt sein, anzunehmen, die Haarmenschen wiesen uns auf die anthropoiden Vorfahren des Menschen hin; aber dieser Auffassung ist entgegenzutreten; denn bei den verschiedenartigsten Säugetieren legen sich die fötalen Haare wie beim Menschen zunächst im Gesicht, im Umkreis des Mundes, der Augen, der Stirn an, so daß auch bei ihnen der Kopf sein erstes fötales Haarkleid erhält, welches später sich auch auf den übrigen Körper ausdehnt. Diese wollige Haardecke der neugeborenen Säuger nennt man das Milchhaar. Es ist somit das menschliche Fötalhaar keineswegs auf den Pelz der anthropoiden Voreltern, ja nicht einmal auf das bleibende rezenter Säugetiere überhaupt, sondern auf das der Ursäuger, Promammalia<sup>2)</sup>, zurückzuführen, welche ihren Haarwuchs zunächst zum Schutz der Sinnesorgane und des Gehirns erhielten. Die Haarmenschen sind demnach Träger einer, wenn auch überbildeten, so doch phylogenetisch überaus alten, von den Promammaliern überkommenen Behaarung: sie zeigen eine Hypertrichosis promammalica.

1) ALEXANDER BRANDT, Über die sogenannten Hundemenschen, bzw. über Hypertrichosis universalis, in: Biol. Ctrbl., 17, 1897, p. 161.

2) Besser wäre Proavomammalia.



Diese Auffassung bahnt den Weg zur Erklärung der mangelhaften Zahnbildung. Bei den Haarmenschen sind bald diese, bald jene oberen oder unteren, rechten oder linken Zähne vorhanden ohne jede Konstanz. Dies erklärt sich folgendermaßen: die Schleimhaut der Mundbucht stellt genetisch eine Fortsetzung des äußeren Integumentes dar, Haare und Zähne verdanken ihren epithelialen Anteil in gleichem Maße dem Ectoderm, ihren bindegewebigen dem parietalen Blatte des Mesoderms. Da nun beide Organe demselben Mutterboden entsprossen, so können sie beide durch eine Störung der Entwicklung desselben alteriert werden, insofern ein Organ, welches nicht die Kraft hat, das embryonale Wollhaar auszustoßen und durch eine neue und stärkere Generation von Haaren zu ersetzen, auch die ursprünglich normal angelegten Zähne nur teilweise, spät und mehr oder weniger verkrüppelt durchbrechen läßt. „Individuen mit stehen gebliebenem Promammalhaar und nackte Hunde, welche dieses Haar zwar ausgestossen, aber nicht durch neues zu ersetzen im Stande waren, gehören in dieselbe Kategorie, daher auch das diesen und jenen zukommende mangelhaft entwickelte Gebiß.“

Soweit im wesentlichen ALEXANDER BRANDT.

Der Grundgedanke von BRANDT, daß, da Haare und Zähne dem gleichen Mutterboden entstammen, auch eine Entwicklungsstörung alle beide betreffen müsse, ein Gedanke, welcher, wie wir gesehen haben, schon von A. ECKER angedeutet, aber nicht weiter verfolgt worden war, enthält den Kern der kausalen Erklärung des uns beschäftigenden Problems, welche Erklärung ich noch folgendermaßen schärfer fasse:

Das Integument, von welchem die Schleimhaut der Mundhöhle nur eine Einstülpung bildet, ist bei den Haarmenschen auf einer fötalen Entwicklungsstufe stehen geblieben, es fand keine weitere Umwandlung statt, das Milchhaar wuchs sich zu einem aus Seidenhaaren bestehenden Vliese aus, das Gebiß entwickelte sich nur so weit, als Zahnkeime zur Zeit der Entwicklungshemmung schon angelegt waren, und ein Zahnwechsel fand ebensowenig statt wie ein Haarwechsel.

Weiterhin legt sich die Vermutung sehr nahe, daß das zum Durchbruch gelangende und definitiv bleibende Gebiß des Haarmenschen das Milchgebiß ist, daß also der Haarmensch zeitlebens mit dem Milchhaar bekleidet, mit dem Milchgebiß bezahnt ist, daß bei Ausfall des Haarkleides oder der Zähne, von vereinzelt Aus-



nahmen abgesehen, weder das definitive Haarkleid noch das definitive Gebiß zur Entwicklung kommt.

Der Beweis, daß wir es bei den Haarmenschen tatsächlich mit dem Milchgebiß, wenn auch vielfach in rudimentärem Zustand, zu tun haben, liefert mir die Beobachtung, daß in seltenen Fällen eine sehr späte Umwandlung des Integumentes in den definitiven Zustand auftritt, insofern bei dem asiatischen Haarmenschen Shwe-Maong ein Zahnwechsel im 20. Lebensjahre beobachtet worden ist.<sup>1)</sup> Daraus geht aber hervor, daß sein bis dahin bestehendes Gebiß nichts anderes als das Milchgebiß gewesen sein konnte, und aus Analogie dürfen wir für alle Haarmenschen denselben Schluß ziehen.

Dabei bemerke ich, daß auch das Milchgebiß in der Mehrzahl der Fälle nur unvollständig und mit rudimentärer Ausbildung der Zähne zur Entstehung kommt: es bilden sich von diesen entweder nur so viele aus, als zur Zeit des Verharrens des Integumentes im fötalen Zustande Zahnkeime vorhanden waren, oder einige derselben gelangten überhaupt nicht zur Ausbildung. So fand VOLKOV<sup>2)</sup> bei einem fünfjährigen hypertrichotischen Knaben nur einen einzigen Eckzahn entwickelt und zwar im Unterkiefer, wobei es doch nicht wahrscheinlich ist, daß nicht auch von den anderen Milchzähnen die Keimanlage vorhanden gewesen wäre.

Es gilt nun vor allem, uns im Gesamtgebiete der Zoologie darnach umzusehen, ob wir irgendwo einem ähnlichen Falle begegnen, wie ihn unsere Haarmenschen uns vergegenwärtigen, nämlich bei Erhaltung des Integumentes in einem sehr jugendlichen Zustande doch ungehinderte Geschlechtsreife und Erbllichkeit der somatischen Eigenschaft, und da tritt uns als offenbare und eklatante Analogie der folgende allbekannte Fall aus dem Reiche der Amphibien entgegen, nämlich die Persistenz des Salamanders *Amblystoma* in seiner Larvenform, Siredon, dem Axolotl. Diese Larvenform wird geschlechtsreif, und ihre Eigenschaften, darunter die wesentlichste, nämlich Larve zu bleiben, sind erblich; wir haben bei dieser Tierform ein Stehenbleiben der Integumentalgebilde auf einem jugendlichen Zustande vor uns, eine zoologische Analogie zu der uns beschäftigenden anthropologischen Erscheinung.

Dazu kommen beim Axolotl im Gegensatz zum Haarmenschen freilich noch einige tiefer greifende Unterschiede zwischen der lar-

1) M. BARTELS, in: Ztschr. f. Ethnol., 8, 1876, p. 124.

2) in: Bull. Mém. Soc. Anthropol., Paris 1900.

valen und der definitiven Form, welche ich mit den folgenden Worten AUGUST WEISMANN'S <sup>1)</sup>, welcher sie nach seinen eigenen Beobachtungen sowohl als nach denen seiner Vorgänger zusammengestellt hat, namhaft mache (l. c., p. 308):

„Die Kiemen verschwinden, die Kiemenspalten schliessen sich und von den Kiemenbögen bleibt nur der vorderste bestehen, die hinteren verschwinden. Zugleich verändert sich das Os hyoideum. Der Rückenkamm verschwindet vollständig. Der Ruderschwanz wandelt sich in einen salamanderähnlichen Schwanz um, der indessen nicht wie dort drehrund, sondern etwas von der Seite her zusammengedrückt ist. Die Haut bekommt gelblichweisse, unregelmässig an den Seiten und dem Rücken vertheilte Flecke, während zugleich ihre früher grauschwarze Grundfarbe sich in ein glänzendes Grün Schwarz umwandelt, daneben verliert sich die schleimige Hautsecretion und die Hautdrüsen werden undeutlich. Die Augen werden vorstehend und die Pupillen eng, und es bilden sich Augenlider, welche das Auge vollständig schliessen können, während beim Axolotl nur eine schmale Ringfalte das Auge umgiebt, sodass dasselbe nicht geschlossen werden kann. Die Zehen verschmälern sich und verlieren die hautartigen Anhänge oder genauer die halben Schwimmhäute, welche das proximale Ende der Zehen an allen Füssen verbindet. Die Gaumenzähne stehen bei diesen wie bei allen Amblystomen in einer Querreihe, während sie beim Axolotl ähnlich wie bei den Tritonlarven an der Seite des Gaumengewölbes stehen in Gestalt eines bogenförmig gekrümmten, mit mehrfacher Zahnreihe besetzten Randes. Beim Axolotl trägt der Unterkiefer ausser den Zähnen auf dem oberen Rand des Knochens nach DUMÉRIL noch „de très petites dents disposées sur plusieurs rangs“. Die bleibenden Zähne gehören dem Os dentale des Unterkiefers an, die vergänglichen dem Os operculare. Die hintere Fläche der Wirbelkörper ist leicht ausgehöhlt, vor wie nach der Umwandlung; die vordere aber ist beim Amblystoma weniger konkav als beim Siredon.“

Dazu fügt noch WIEDERSHEIM <sup>2)</sup> das folgende: Der Schädel des Amblystoma ist mehr ossifiziert als beim Axolotl, so auch die Extremitäten. Das Gehirn ist bei ersterem voluminöser geworden, und ein-

1) AUGUST WEISMANN, Über die Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma, in: Ztschr. f. wiss. Zool., 25, Suppl., 1875, p. 297.

2) R. WIEDERSHEIM, Zur Anatomie des Amblystoma Weismanni, in: Ztschr. f. wiss. Zool., 32, 1879, p. 216.

zelne seiner Regionen, sowie einige der von ihm ausgehenden Nerven haben sich auch formell verändert. Die Axolotlform, die geschlechtsreif gewordene Larve eines Salamandrids also, faßt er mit Recht auf als eine Hemmungsbildung (l. c., p. 233), und der Einwurf von J. KOLLMANN<sup>1)</sup> gegen diese Auffassung, „dass dieser Begriff gleichzeitig den eines pathologischen Eingriffes und den Hinweis der Lokalisierung auf einzelne Organe in sich schliesse (Hasenscharte, Wolfsrachen, Spina bifida u. s. w.)“ scheint mir nicht gerechtfertigt, da es sich hier nicht um pathologische Eingriffe handelt, wenn auch alle diese Erscheinungen, als nicht normale, gebräuchlicherweise in das Gebiet der Pathologie verwiesen werden (siehe die Bemerkung oben p. 301).

Das wesentlichste Kennzeichen der Axolotlform beruht aber doch im Integument und seinen Anhangsgebilden, und wem die Existenz der äußeren Kiemen, Kiemenspalten und Kiemebogen, welche Organe bei Salamandriden ja überhaupt viel weniger weit phylogenetisch zurückliegen als bei Säugetieren und deren Erhaltung durch das Leben im Wasser begrifflich wird, Anlaß zu einem Einwurf gegen die von mir hervorgehobene Analogie bieten sollte, der mag daran erinnert werden, daß auch der Axolotl selbst die äußeren Kiemen verlieren kann, ohne deshalb schon in ein Amblystoma sich umzuwandeln (WEISMANN, l. c., p. 311); auch kann „der Rückenamm vollständig fehlen und am Schwanz der Hautsaum am unteren Rande, am oberen etwa zur Hälfte.“

Innere anatomische Veränderungen aber, wie sie mit obigem bei der Umwandlung vom Axolotl in das Amblystoma namhaft gemacht wurden, fehlen beim Haarmenschen ganz, er stellt eine rein integumentale Hemmungsbildung dar, der Axolotl dagegen, wie wir gesehen haben, außer dieser noch in einigen Punkten eine tiefergehende. Diese letztere ist aber bei den derotremen Salamandriden, welche zweifellos ebenfalls geschlechtsreife Larven darstellen, stark reduziert, hat doch „Cryptobranchus sogar auch die Kiemenspalten verloren, die bei ihm ganz wie bei Amblystoma von der Haut überwachsen sind“ (WEISMANN). Und in der Tat stellen die Perennibranchiaten und Derotremen, die ichtyoiden Urodelen also, nicht etwa fertige phylogenetische Durchgangsformen zwischen den jetzigen

1) J. KOLLMANN, Das Ueberwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Umwandlung des mexikanischen Axolotls, in: Verh. naturf. Ges. Basel, Vol. 7, 1885, p. 393.

und den Uramphibien dar, sondern sie sind permanente, geschlechtsreif gewordene Larvenformen, wie der Axolotl, die Perennibranchiaten ein früheres, die Derotremen ein späteres Stadium der Larvenentwicklung repräsentierend.<sup>1)</sup>

Um nun auf unser eigentliches Thema zurückzukommen, so kann sich die Analogie zwischen Haarmensch und geschlechtsreif werdendem Larvenstadium von Salamandriden bei so weit voneinander entfernten Tiergruppen wie den höheren Säugetieren und den Amphibien nur an die Hauptsache halten, und diese ist: jugendliche, beim Amphibium larvale, beim Menschen fötale Aus- und Weiterbildung des Integumentes mit vollständiger Ausreifung des Geschlechtsapparates und Erblichkeit dieses Zustandes.

Um die verschiedenen, besonders dem Gebiete der Pathologie entnommenen Ausdrücke aus diesem morphologischen Gebiete zu entfernen, hatte J. KOLLMANN<sup>1)</sup> den glücklichen Gedanken, eine neutrale wissenschaftliche Bezeichnung einzuführen, und er nannte die beim Axolotl beobachtete Erscheinung larvaler Persistenz Neotenie (von *νέος*, jung, und *τείνω*, in die Länge ziehen, auch z. B. das Leben); weiter unterschied er, gleichfalls sehr richtig, zwei Formen der Neotenie, nämlich totale und partielle Neotenie. Die früher von uns daraus gebildete Adjektivform „neotensisch“<sup>2)</sup> verändere ich jetzt in *neotén* und spreche von der Axolotllarve als vom Ablystoma in *neoténem* Zustand, und zwar zeigt dieses Salamandrid in seinem Axolotlzustand in Anbetracht, daß die Geschlechtsorgane ausgereift sind, nicht totale, sondern partielle Neotenie.

KOLLMANN selbst erklärte die Axolotlerscheinung für totale Neotenie, unter der Begründung, daß die Geschlechtsreife der Larve eintrete; aber da nun damit doch ein Organ seinen definitiven Zustand erreicht, so fasse ich auch den Axolotl und die verwandten Erscheinungen als partielle Neotenie auf.

Die Analogie zwischen dem Axolotl und dem Haarmenschen ist weitgehend; in beiden Fällen haben wir integumentale Neotenie, speziell neotene Ausbildung des Haut- und Zahnsystemes bei definitiver Ausbildung der Geschlechtsorgane. Daraus folgt weiter, daß wir die Haarmenschen als larvale Formen, als echte Menschen-

1) Siehe darüber P. u. F. S., Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle, *Ichthyophis glutinosus*, in: *Ergebn. naturwiss. Forsch. Ceylon*, Vol. 2, Wiesbaden 1887—1890, p. 239 ff.

2) l. c., p. 242.



larven, als Menschen im Larvenkleide, bezeichnen dürfen, und in beiden Fällen, beim Axolotl und beim Haarmenschen, sehen wir zähe Vererbung des larvalen Zustandes, eine Neigung zur Vererbung, die, wie wir gesehen haben, bei Haarmenschen schon früh aufgefallen ist und schon RUD. VIRCHOW den Gedanken aussprechen ließ, es würde durch Paarung von Haarmenschen untereinander eine eigene menschliche Varietät hervorzuzüchten sein, was allerdings ebensogut gelingen müßte wie beim Axolotl; und in der Tat hat bis zu einem gewissen Grade die Natur selbst schon dieses Experiment zur Ausführung gebracht; denn die ulotrichen Kleinstämme in den Wäldern des oberen Kongo-Gebietes zeigen sich augenscheinlich mit dem Fötalhaar bekleidet, eine Erscheinung, welche nur eine sekundäre Erwerbung darstellen kann, da ja, wie gezeigt, das Fötal- oder Milchhaar nicht das Haarkleid der unmittelbaren Vorfahren des Menschen darstellt; sein Vorhandensein bei ulotrichen Kleinstämmen beweist, daß dieselben sich bis zu einem gewissen Grade im Zustand der Neotenie befinden, den Zustand der Neotenie in einem gewissen geringen Grade erworben haben, ein sehr wichtiger Umstand, worauf ich an einem anderen Orte näher einzutreten gedenke. (In Bezug auf diese fötale Behaarung afrikanischer Kleinstämme genügt es hier, auf die genauen Angaben von F. STUHLMANN hinzuweisen in seinem Werke: *Mit Emin Pascha in's Herz von Afrika*, 1894, p. 436 ff.)

Die Wiederkehr älterer phylogenetischer Zustände in der ontogenetischen Entwicklung hat bekanntlich HÄCKEL Palingenese genannt, nachdem FRITZ MÜLLER zuerst auf diese Tatsache aufmerksam gemacht hatte<sup>1)</sup>, eine Tatsache, welche anzuzweifeln einfach unverständlich erscheint. Ich halte mich deshalb mit Argumenten zugunsten der palingenetischen Erscheinung in der Ontogenese nicht auf, da ja diese Abhandlung zu Forschern spricht, welche diese Argumente genau kennen. Dagegen würde ich es vorziehen, statt den Ausdruck HÄCKEL's: biogenetisches Grundgesetz zu verwenden, welches soviel heißt als Grundgesetz von der Entstehung des Lebens, von dem palingenetischen Phänomen in der Ontogenese zu sprechen.

Daß nun Larvenformen, wie die betrachteten beim Amphibium und beim Menschen, im allgemeinen palingenetische Phänomene darstellen, ist zweifellos; denn anders sind sie überhaupt nicht zu ver-

---

1) Genaueres über die Geschichte dieses Begriffes gibt KOHLBRUGGE, *Zool. Anz.*, 1911, p. 447.



stehen<sup>1)</sup>; aber wir haben in ihnen keine Identität mit einem früheren phylogenetischen Durchgangsstadium vor uns; eine Fülle von Störungen, welche schon HÄCKEL analysiert hat, trüben das ursprüngliche Bild, weshalb wir nur mit größter Vorsicht uns zur Erkennung der Phylogenese des Instrumentes der Palingenese bedienen dürfen; aber dieses Instrument ist von höchstem Werte, wenn wir die nötige Vorsicht walten lassen, und die Phylogenese einer lebenden Form ist nicht nur an sich von hohem Erkenntniswerte, speziell in Beziehung auf den Menschen, sondern, wenn wir einmal die phylogenetische Reihe einer Lebensform genau kennen würden, so müßten wir auch Einsicht in die morphologischen Gesetze des phylogenetischen Wachstums, wie ich es nenne, gewinnen, eine, wie mir scheint, offenbare Parallele zum ontogenetischen Wachstum, welche Einsicht wir mit dem bekannten allgemein gehaltenen Satze HÄCKEL'S: „die Phylogenie ist die mechanische Ursache der Ontogenie“ noch nicht gewonnen haben. Wir müßten uns, wie schon bei der Forderung von v. LUSCHAN über den Nachweis eines mechanischen Zusammenhanges zwischen Hypertrichose und Zahndefekt, zuerst darüber unterhalten, was hier unter „mechanisch“ zu verstehen sei und was uns für die Erklärung des palingenetischen Phänomenes das Einsetzen dieses Wortes für einen Vorteil bringe.<sup>2)</sup>

1) H. FRIEDENTHAL stellt in seinem schon zitierten Werk (1. Lief., p. 23 u. 24) einige teleologische Erklärungsversuche des fötalen Haarkleides zusammen, welche sich folgendermaßen in kurzer Fassung wiedergeben lassen: 1. Entfernung der Abfallstoffe des Stoffwechsels durch den Haarwechsel, welche Abfallstoffe bei größerer Anhäufung den Organismus vergiften würden: „Entgiftung des Organismus von Stoffwechselschlacken“; 2. die abgestoßenen Wollhaare üben bei der Geburt eine Art von Walzenfunktion aus; 3. das Wollhaarkleid der Neugeborenen „erwirbt für das Kind die lebensnotwendige Zuneigung der Mutter“. Es ist nun aber so leicht, Beispiele beizubringen, wo das Junge kein Milchhaar hat und doch unvergiftet und glatt zur Welt kommt, auch trotzdem die Zuneigung der Mutter findet, daß ich verzichte, auf eine nähere Kritik dieser Erklärungsversuche des verdienstvollen Verfassers einzutreten.

2) Siehe dazu HEINRICH SCHMIDT, Das biogenetische Grundgesetz ERNST HÄCKEL'S und seine Gegner, 2. Aufl., 1909, p. 146 ff., welcher den zitierten HÄCKEL'schen Satz „die höchste biogenetische Erkenntnis“ nennt. Wir verstehen uns da wohl nicht ganz. Lasse man sich ein Bild gefallen: Als NEWTON sich vor die Frage stellte, was die mechanische Ursache des Spektrums sei, so hätte er vielleicht, sich sehr kurz fassend, sagen können: das Prisma ist die mechanische Ursache des Spektrums. Damit wäre man aber in der Erkenntnis des Lichtes noch um keinen Schritt weiter gewesen. Um die Ontogenie eines Wesens zu verwirk-

So braucht uns das larvale Haarkleid, die larvale Bezahnung des Menschen, ebensowenig genau den Zustand des entsprechenden Vorfahren vor Augen zu führen, wie dies beim Axolotl mit seinen larvalen Integumentalgebilden der Fall ist, wohl aber annähernd, und ich stimme, wie schon ausgeführt, weiter BRANDT bei, der es für einen Mißgriff erklärt, in der Behaarung der Haarmenschen, von welcher die vollständige Behaarung des Gesichtes das auffallendste Merkmal bildet, einen jungen phylogenetischen Zustand des Menschen, etwa das Haarkleid seines anthropoiden Vorfahren zu sehen; das definitive Haarkleid des Menschen ist vielmehr dem definitiven der Anthropoiden zu vergleichen. bei beiden ist das Milchhaar eine Vererbung eines viel älteren, allen höheren Säugetieren gemeinsamen Vorzustandes. Daß aber überhaupt das palingenetische Phänomen in der Ontogenese uns, im Falle es eine Tatsache sei, die Vorfahrenform so genau vor Augen führen sollte, daß man sie nach dem LINNÉ'schen System auf die Art sollte bestimmen können, das mußte ich erst aus den Äußerungen von OSKAR HERTWIG und F. KEIBEL über das biogenetische Grundgesetz erfahren. So sagt O. HERTWIG <sup>1)</sup>: „wir geben zu, dass der Besitz von Schlundspalten sich als ein Zeugniß betrachten lässt dafür, dass die Ahnenform Kiemenatmung besessen hat und demnach auf ein Leben im Wasser angewiesen war; aber warum sollten die Ahnen der Säugethiere zur Zeit, wo sie durch Kiemen athmend im Wasser lebten, die Klassencharaktere der Fische besessen haben? Ausser den Fischen giebt es in der Gegenwart noch zahlreiche kiemenathmende Wirbeltiere, die anderen Klassen des Vertebratenstammes angehören, wie die Dipneusten und die pereunibranchiaten Amphibien.“

Dazu ist fürs erste zu bemerken, daß die Auffassung, wonach die Perennibranchiaten nichts anderes als neotene Amphibien sind, persistierende Larven, wie oben ausgeführt, für die Wissenschaft so wenig neu ist, daß O. HERTWIG sie hätte kennen sollen, und sodann sprechen viele vergleichend-anatomische und embryologische Gründe dagegen, daß die Dipnoer oder Lurchfische die Vorfahren der höheren Vertebraten gewesen sein könnten, eine ganze Reihe von Merkmalen spricht vielmehr dafür, daß die gemeinsame Urform als ein Selachier-

lichen, sind eine Menge von Kausalitäten notwendig, von denen die Phylogenie als eine bezeichnet werden mag, obschon dieselbe selbst wieder einen verworrenen Komplex von Kausalitäten darstellt.

1) Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgegeben von O. HERTWIG, 3, dritter Teil, 1906, p. 167.

artiger Knorpelfisch gedacht werden muß. Dies aus der Ontogenie erfahren zu haben, ist schon viel, besonders weil durch die erwähnten Merkmale, speziell das embryonale Auftreten der Schlundspalten, auch der Mensch als Glied in dieselbe Abstammungskette unentrinnbar eingeschlossen ist; ja es scheint geradezu widersinnig, mehr zu verlangen, und wenn KEIBEL<sup>1)</sup> den Satz ausspricht: „man braucht nicht anzunehmen, dass die Embryonen der Wirbelthiere Vorfahrenstadien wiederholen, durch die Ausführungen von O. HERTWIG ist nach meiner Meinung das biogenetische Gesetz aufgehoben“, so erscheint dies als eine verblüffende Verkennung der hochinteressanten und schwerwiegenden Tatsache des palingenetischen Phänomenes.

Nicht weniger vorsichtig müssen wir mit der palingenetischen Auswertung des Milchgebisses sein, obschon gewiß auch hierin Palingenese liegt: denn wenn wir z. B. das Milchgebiß, resp. die Zahnanlage der Bartenwale und die der Monotremen palingenetisch auswerten und auswerten müssen, weil eine andere Art des Verständnisses unmöglich ist, warum sollen wir nicht für das Milchgebiß des Menschen denselben Erklärungsweg einschlagen? Aber es ist für das letztere, wie für das aller Säugetiere, eine Frage, wieweit der definitive Zustand die Form des embryonalen resp. larvalen beeinflußt; denn die Form der Milchzähne ist bei den verschiedensten Säugetieren ebenso wie beim Menschen der der definitiven ähnlich.

Einer der besten Kenner des Gebisses der Säugetiere, H. G. STEHLIN, äußert sich über die phylogenetische Auswertung des Milchgebisses folgendermaßen<sup>2)</sup>: „Es ist über das Milchgebiss bis in die neuere Zeit vielfach von irrigen oder unklaren Voraussetzungen aus spekuliert worden. Es wird nicht mehr möglich sein, auf Anklänge im Milchgebiss jüngerer Formen an das Dauergebiss älterer polygenetische Schlüsse aufzubauen; denn solche Anklänge müssen entweder zufällige sein, was hier und da vorkommen mag, oder aber sich auf solche Verhältnisse im Dauergebiss der Ahnenformen beziehen, welche dasselbe mit dem zugehörigen Milchgebiss gemein hat.“

Soweit ich, als ein in diese Spezialforschung nicht Eingeweihter

1) in: Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Vol. 1, 2. Teil, 1906, p. 173.

2) H. G. STEHLIN, Über die Geschichte des Suiden-Gebisses, in: Abh. schweiz. Palaeontol. Ges., Vol. 26, 1899, p. 223.

diesen Satz verstehe, besagt er folgendes: eventuell festgestellte Ähnlichkeiten zwischen dem Milchgebiß einer phylogenetisch jüngeren Säugetierform und dem Dauergebiß einer ihr verwandten phylogenetisch älteren beruhen entweder auf Zufall oder darauf, daß bei der phylogenetisch älteren Form die betreffenden Zähne sowohl im definitiven als im Milchgebiß dieselbe Gestalt hatten, wonach dann die Ähnlichkeit nicht auf der palingenetischen Wiederkehr des definitiven Gebisses, sondern des Milchgebisses der Vorfahrenform bei der Nachkommenform beruht; denn, fährt STEHLIN fort, „atavistische Merkmale an einem Milchgebiss können sich immer nur wieder auf ein Milchgebiss beziehen“. Dennoch darf in dieser Frage wohl an das folgende erinnert werden: Wie SCHLOSSER<sup>1)</sup> betont, „ist das Milchgebiss bei manchen Placentaliern noch vollständiger als das definitive, es enthält noch Zähne, die im definitiven Gebiss keinen Vertreter mehr aufzuweisen haben, die aber wohl bei den Ahnen der betreffenden Thiere existiert haben. Allein nicht bloß die Zahl der Milchzähne, sondern auch ihre Gestalt kommt dem ursprünglichen Typus sehr oft viel näher als jene der entsprechenden Zähne des definitiven Gebisses.“ Nach Aufzählung einiger Beispiele fährt SCHLOSSER fort: „auch darf man als alterthümliche Reminiscenz wohl die Erscheinung betrachten, dass die Milchzähne immer eine viel niedrigere Krone besitzen, als die Zähne des definitiven Gebisses und selbst dann noch immer lange Wurzeln tragen, wenn die Zähne des definitiven Gebisses prismatisch geworden sind.“

Man sollte nach den angeführten Sätzen denken, SCHLOSSER suche und finde eine Erklärung des Auftretens des Milchgebisses in der allgemeinen Erscheinung der Palingenese; aber wie sehr es gerade in diesem Gebiete des speziellsten Studiums bedarf, beweist sein Endurteil des Wortlautes (l. c. p. 91): „Soviel dürfte aus diesen Ausführungen hervorgehen, dass wir zur Zeit noch nicht in der Lage sind, den Zahnwechsel der Säugethiere in befriedigender Weise zu erklären“, und KÜKENTHAL, welcher sich bekanntlich eingehend mit dem Studium des Milchgebisses befaßt hat, erklärt<sup>2)</sup>: „dieser Aus-

---

1) MAX SCHLOSSER, Über die Deutung des Milchgebisses der Säugethiere, in: Biol. Ctrbl., 10, 1891, p. 85 u. 86.

2) W. KÜKENTHAL, Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne, in: Jena. Ztschr. Naturwiss.. 26, 1892, p. 470.



spruch einer Autorität auf diesem Gebiete genügt zur Klarstellung der Sachlage“.

Ich werde indessen unten noch auf eine allgemeine Erscheinung zu reden kommen, welche sich über das palingenetische Bild trübend hinlegt, ohne es doch vollständig zu verhüllen.

Die Marsupialier zeigen nur einen sehr beschränkten oder gar keinen Zahnwechsel. Bei ihnen entsteht nur ein einziger definitiver Zahn, ihr Gebiß gehört zur ersten Dentition nach der Bezeichnung von KÜKENTHAL, was man aus der gesetzmäßigen Anlage der beiden Dentitionen erkennt, nämlich aus dem Umstande, daß die zweite Dentition, das Dauergebiß also, sich immer innerhalb, also proximal von der ersten oder dem Milchzahngewiß anlegt.<sup>1)</sup> Daraus würde das folgende hervorgehen: Bei den reptilienartigen Vorfahren der Säugetiere bestand ein fortlaufender Zahnwechsel. Dieser sistierte bei den Beuteltieren im Laufe der Zeit, wonach bei den noch jetzt lebenden die Anlage der zweiten Dentition zwar vorhanden ist, aber mit Ausnahme eines einzigen Zahnes nicht zur Entwicklung kommt. Die Urplacentaliere aber gingen aus marsupialierähnlichen Vorfahren zu einer Zeit hervor, als bei diesen der Zahnwechsel noch ein vollständiger war, und im Gegensatz zu den späteren Marsupialiern, bei denen das definitive Gebiß oder die zweite Dentition zum Wegfall neigt, gewann bei den Placentaliern diese letztere immer mehr über die erste Dentition die Oberhand, während bei ihnen das Milchgebiß allmählicher Rückbildung anheimfällt<sup>2)</sup>, kurz also: bei den Marsupialiern neigt das definitive Gebiß zur Rückbildung, bei den Placentaliern, mit Ausnahme der Cetaceen und Edentaten, das Milchgebiß, und es zeigen ferner die Marsupialier nicht allgemeine integumentale Neotenie, sondern nur partiell dentale.

Wenn wir also zwar das Milchhaar, es als palingenetische Erscheinung auffassend, auf die definitive Behaarung einer Vorfahrenform zurückbeziehen müssen, so wäre dies nicht angängig in Beziehung auf das Milchgebiß, ein Hiatus, der, als zurzeit noch ungeschlichtet, festgestellt werden muß. Ein Milchhaar hat der reptilienartige Vorfahr der Säugetiere ganz gewiß nicht gehabt, das Milchhaar der Säugetiere, ein rudimentäres, zweckloses Organ, kann also

1) Siehe W. KÜKENTHAL, l. c., p. 480.

2) SCHLOSSER, l. c., p. 91.



nur dem definitiven Haarkleid der Urform entsprechen, aber diese Urform hatte ein Milchgebiß, und darin liegt die Schwierigkeit, zur sicheren Entscheidung darüber zu kommen, ob das Milchgebiß der höheren Säugetiere dem definitiven oder dem Milchgebiß ihrer gemeinsamen Urform entspricht. Bei dieser Frage dürfen wir aber nicht aus dem Auge verlieren, daß das Milchgebiß immerhin Anklänge an phylogenetisch ältere Gebißzustände erkennen läßt, wie nach oben gegebener Darlegung SCHLOSSER betont hat, und ich glaube dementsprechend noch beim Milchgebiß des Menschen zu erkennen, daß dessen Molaren spitzere Höcker haben, als die des definitiven Gebisses, und daß die scharfspitzigen Eckzähne ein wenig über die anderen Zähne hervorragen, beides palingenetische Erscheinungen. Das Milchgebiß der placentalen Säugetiere stellt also bildlich eine phylogenetische Tonleiter dar, welche einige Töne tiefer steht als die des definitiven Gebisses, es ähnelt in der Ausbildung seiner Zähne bis zu einem gewissen Grade den Zähnen des definitiven Gebisses früherer phylogenetischer Zustände, wenn es auch in der Zahl der Zähne eine sekundäre Reduktion erkennen läßt. In der erwähnten Formähnlichkeit aber ist es palingenetisch auswertbar.

Einen besonders interessanten und speziell auf unser Thema bezüglichen Fall bieten nun die Cetaceen. Was fürs erste ihr Integument betrifft, so haben wir bei ihnen echte integumentale Neotenie wie bei den oben erwähnten nackten Hunden, von ihrem ursprünglichen Haarkleid aber hat sich nur unser „Urbart“ erhalten. Ich zitiere zum Beweis folgende Feststellung von KÜKENTHAL<sup>1)</sup>: „Dafür, dass die Vorfahren der heutigen Cetaceen ein Haarkleid besessen haben, spricht der Umstand, dass in der Fötalzeit auch bei solchen Walen Haare vorkommen, bei denen sie im erwachsenen Zustande fehlen. Diese fötalen Haare befinden sich fast ausschliesslich an der Oberlippe. Bau wie Lage dieser Haare lassen sie als Spürhaare auffassen.“ Da einige Wale auch im Fötalleben gänzlich haarlos sind (l. c., p. 19), so hat also, wie ich hinzufüge, bei den Cetaceen auch noch das fötale Haarkleid eine viel bedeutendere Rückbildung erlitten, als es beim Menschen der Fall ist.

Wenn wir nun in dem Integument der Cetaceen eine integumentale Neotenie erkennen, einen persistierenden fötalen Zustand, so

1) W. KÜKENTHAL, Die Haut der Cetaceen, in: Denkschr. medicin. naturw. Ges. Jena, 3, 1889, p. 14.

erscheint der Satz KÜKENTHAL'S besonders wichtig, wonach das Zahnwalgebiß ein persistierendes Milchgebiß darstellt<sup>1)</sup>, insofern die zweite Dentition sich zwar anlegt, aber nicht zur Entwicklung kommt. Demnach möchte ich der Vermutung Ausdruck geben, daß die Cetaceen ebenso wie die ichtyoiden Urodelen und wie die Haarmenschen persistierende larvale Formen darstellen, welche geschlechtsreif geworden sind; aber es hat bei ihnen auch die innere Organisation, namentlich das Skelet, eine so weitgehende selbständige Umbildung erfahren, daß an eine „Verwandlung“ nicht mehr zu denken ist. Die Kegelbezahlung und die Polyodontie fasse ich als eine atavistische Wiederkehr der reptiloiden, proavommammalen Bezahlung auf, so wie ich unten ein analoges Beispiel bei den Edentaten namhaft machen werde. Die Ausbildung von Hautflossen bei Cetaceen erscheint vom besprochenen Gesichtspunkte aus als Vergleich zu den analogen Bildungen der ichtyoiden Amphibien besonders bemerkenswert. Die Cetaceen stammen also von Formen ab, welche eine zweite Dentition besessen haben, dieselbe ging aber durch Neotenie sekundär verloren. Der Umstand, daß man die palaeontologischen Reste von Cetaceen erst aus jüngeren Formationen kennt, spricht ebenfalls dafür, daß sie keine ursprüngliche, sondern eine junge, sekundäre, neotene Bildung sind.

Einen fernerer sehr interessanten Fall bieten uns die Edentaten, bei denen, wie bei den Zahnwalen, die erste Dentition persistiert<sup>2)</sup>, wogegen die zweite nur zur Anlage, nicht zur Entwicklung kommt<sup>3)</sup>, wir haben also bei ihnen wie bei den Zahnwalen und bei den Haarmenschen dentale Neotenie, und dazu kommt, daß wenigstens bei einigen Formen dieser Gruppe, speziell bei den Maniden, auch das Integument neotenen Charakter hat. Ich muß, um diesen Punkt ins Licht zu setzen, etwas weiter ausholen.

STÖHR<sup>4)</sup> hat die folgende überraschende Mitteilung gemacht, die ich am besten mit seinen eigenen Worten wiedergebe: „Be-

1) W. KÜKENTHAL, Ursprung und Entwicklung der Säugethierzähne, p. 472.

2) W. KÜKENTHAL, Entstehung und Entwicklung des Säugethierstammes, in: Biol. Ctrbl., 12, 1892, p. 404.

3) W. KÜKENTHAL, Über den Ursprung und die Entwicklung der Säugethierzähne, in: Jena. Ztschr. Naturw., 26, 1892, p. 479.

4) STÖHR, Über die Schuppenstellung der menschlichen Haare, in: Anat. Anz., 30, 1907, Ergänzungsheft, p. 159 ff.

kanntlich hat MAX WEBER die Hypothese aufgestellt, dass die Säugethiere ursprünglich ein Schuppenkleid besessen haben. WEBER war auf diese Idee bei der Untersuchung schuppentragender Säugethiere gekommen, bei denen die Haare in der Regel in Gruppen hinter oder zwischen den Schuppen standen. Waren die Schuppen dachziegelförmig „imbrikat“ angeordnet, dann sah man die sparsamen Haare am konvexen Rande der Schuppen hervorkommen; sie standen da in alternierenden Reihen, eine Stellung, die offenbar durch die primär auftretenden Dachziegelschuppen bedingt worden war. Gelang es, so lautete die Hypothese WEBER'S, auch an unbeschuppten Säugethieren solche alternierenden Reihen von Haargruppen aufzufinden, so durfte man wohl annehmen, dass auch diese Thiere in phylogenetisch früherer Zeit Schuppen besessen hatten. Ein glücklicher Zufall hat mir nun ein Stück durch Maceration vom Nacken eines viermonatlichen menschlichen Fötus losgelöster Epidermis in die Hand gespielt, das in überaus klarer, fast schematischer Weise Haargruppen in alternierenden Reihen zeigt und uns in den Stand setzt, einen aus zwei Lagen von Schuppen bestehenden Panzer zu rekonstruieren.“

Diesen Fund führt STÖHR<sup>1)</sup> sodann weiter aus und belegt ihn mit überzeugenden Abbildungen. Die Anordnung des menschlichen Milchhaares läßt demnach einen verborgenen Schuppenbau der fötalen menschlichen Hautbedeckung erschließen.

Wir haben also beim menschlichen Fötus und somit auch beim Haarmenschen nicht nur *Trichosis proavomammalica*, sondern, wenn auch nur noch in der inneren Struktur erhalten, das zugleich behaarte und beschuppte *Integumentum proavomammalicum* vor uns, eine neue Kundgebung des palingenetischen Phänomens, und wenn sich dieser Fund bestätigt, so ist es für das Milchhaar aller Säugethiere ebenfalls vorauszusetzen, alle zeigen dann neben dem Milchhaarbesatz entweder offenkundigen oder verborgen strukturellen Schuppenbesatz der Haut.

---

1) Der WEBER-STÖHR'schen Auffassung widersprechen MAURER (*Morph. Jahrb.*, 20, 1893, p. 260) und FRIEDENTHAL (*l. c.*, 1. Lief., p. 18). Auf eine Diskussion der bekannten MAURER'schen Hypothese, wonach die Haare aus den Seitenorganen der Fische und Amphibien entstanden wären, die doch als Sinnesorgane ganz anderer Art mit dem Gehörorgan aufs engste verwandt sind (*s. P. u. F. S.*, in: *Ergebn. naturw. Forsch. auf Ceylon*, Vol. 2, p. 43 ff.), möchte ich mich hier als zu weit führend nicht einlassen.

Dieses Schuppenkleid aber erkenne ich in voller Ausbildung im Schuppenpanzer von *Manis*, speziell umgebildet auch im Hautpanzer von *Dasyppus* und wo es, wie z. B. am Schwanz von *Myrmecophaga*, noch an einzelnen Organen sich erhalten hat, wonach also bei diesen Edentaten nicht nur dorsale, sondern allgemein integumentale Neotenie vorliegen würde und zwar in so weit greifender Art, daß die ursprüngliche proavomammale Hautbeschuppung, wenigstens bei *Manis*, uns von neuem, durch sekundäre Neotenie, vor das Auge gezaubert wäre, ist doch nach WEBER<sup>1)</sup> dessen Beschuppung durchaus mit der der Reptilien zu vergleichen. Danach wären die Edentaten, speziell die beschuppten, die denkbar echtsten larvalen Säugetiere, und diese Auffassung erleichtert uns das Verständnis ihrer niederen Organisation, insofern sie, obschon placental, doch eine primitive Ausbildung mehrerer Organe, besonders auch des Gehirnes zeigen, welches bei ihnen ebenfalls neotenen, larvalen Charakter zu zeigen scheint. Außerdem schließt der Sammelname „Edentata“ larvale Formen aus verschiedenen Säugetierordnungen in sich ein, die nur durch die Charaktere, welche sie zu persistenten larvalen Formen machen, miteinander vereinigt wurden; „bereits oberflächliche Untersuchung lehrt, dass es jedenfalls eine polymorphe Ordnung ist, deren Mitglieder in verschiedene natürliche Gruppen sich zerlegen lassen, wie dies schon A. MILNE-EDWARDS u. W. FLOWER darlegten.“<sup>2)</sup>

Endlich läßt die Auffassung der Edentaten, speziell der Maniden als larvaler, als sekundär zur Neotenie herabgesunkener Säugetiere den Umstand, daß man bis jetzt wenigstens noch kein hohes paläontologisches Alter für sie feststellen konnte, sondern im Gegenteil auf tertiäre und pleistocäne Funde beschränkt blieb, verständlich erscheinen; von dem Gedanken aber ausgehend, ihre altertümlichen Charaktere in Gebiß, Schuppenkleid und inneren Organen seien ursprünglicher Art, müßte man notwendig schon in mesozoischen Formationen wenn nicht gar im Karbon nach ihren Vorfahren suchen, womit aber ihre Placentalität im Widerspruche stände. Als „mammale Axolotlformen“ aber stellen sie wahrscheinlich paläontologisch junge Bildungen dar, wie auch die Cetaceen.

Die Polyodontie von *Dasyppus giganteus* ferner ist ein direktes

1) M. WEBER, Die Säugethiere, Jena, 1904, p. 420.

2) WEBER, l. c., p. 412.





Seite 326 Zeile 5 soll es heißen: dentale statt dorsale.

Analogon zu der der Zahnwale, die zahnlosen Edentaten bilden eine Analogie zu den zahnlosen Walen, und die stiftartige Beschaffenheit der Zähne der Edentaten entspricht der kegelförmigen der Zahnwale. Spezielle Neotenie ist in dem Umstand zu erblicken, daß bei den Edentaten das Schmelzorgan nicht mehr zur definitiven Ausbildung kommt.

Da nun also die Edentaten ebenfalls als neotene, larvale Bildungen aufgefaßt werden können, entsprechend den Haarmenschen, so hatte es auch wissenschaftliche Berechtigung, wenn CH. DARWIN, wie oben (S. 299 und 302) erwähnt, bei Betrachtung des Gebisses der Haarmenschen an das der Edentaten erinnert wurde, obschon er nicht zu der Vorstellung larvaler Säugetierformen gelangt war.

Die Frage, welche ich mir ferner vorlegte, ob auch in der Klasse der Reptilien neotene, larvale Zustände vorkommen, möchte ich bejahen, mich aber nur ganz kurz dahin äußern, daß entsprechend wie die Cetaceen ithyoide Säugetiere darstellen könnten, so auch die Ichthyosaurier ichthyoide Reptilien, und die Analogie zeigt sich noch besonders in dem Umstand, daß wie bei ersteren so auch bei letzteren Hautflossen auftreten.

Sollte nun endlich jemand vermuten, es müßte in dem ontogenetischen Stadium der Säugetiere, da die Haarbekleidung eines Vorfahren zum Vorschein kommt, auch der gesamte Embryo in seiner Form uns das Bild jener Vorfahrenform bieten, so wird ihn ein Blick auf den mit Haaren bekleideten menschlichen Fötus eines anderen belehren, zeigt doch derselbe beim Menschen ganz menschliche Form, wie beim Affen äffische und so auch bei anderen Säugetieren schon sehr nahe die des definitiven Zustandes; in dieser Beziehung erscheint Milchhaar und Milchgebiß heterochron, um einen Ausdruck HÄCKEL'S zu gebrauchen; aber in gewissem Sinne würde diese Heterochronie selbst dann nicht gemildert, wenn das embryonale Haarkleid noch früher auftreten würde; denn es ist eine merkwürdige Tatsache, daß der Embryo auf den definitiven Zustand gewissermaßen losstürmt, daß er schon sehr frühe, obschon im Grunde seines Wesens noch palinogenetisch, die morphologischen Kennzeichen des definitiven Zustandes zur Schau trägt, der letztere drückt gewissermaßen sein Siegel auf den Embryo, er reißt ihn zu sich empor, wenn er eine hohe Form ist, oder er zieht ihn zu sich hinab, wenn er eine parasitische oder außerhalb des Parasitismus zurückgehende Form ist. Diese frühe Verähnlichung mit dem definitiven Zustande nenne ich Prosikasie

(von *προσεικάζειν*, verähnlichen), die Ontogenese stellt sich dar als ein Ringen dieser Prosikasia mit der Palingenese, und es ist nur wunderbar, daß diese Macht des definitiven Zustandes, diese Macht der Erzeuger es im Laufe der Äonen doch nie vermocht hat, die Vorfahrengespenster der Palingenese ganz zu bannen und den Weg der Ontogenese zielentsprechend zu kürzen durch Elimination aller palingenetischen Metamorphosen.

---

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Cytologische Studien an Trypanosomen.

Von

**Alfred Kühn und W. v. Schuckmann.**

(Aus dem Institut für wissenschaftliche Krebsforschung in Heidelberg  
und dem Zoologischen Institut in Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 21 und 22.

---

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Methodik.

Untersuchungsergebnisse.

I. *Trypanosoma brucei*.

1. Der Zelleib.

2. Bau des ruhenden Kernes.

3. Kernteilung.

4. Blepharoplast und Saumgeißelapparat.

5. Teilung des Zellkörpers.

II. *Trypanosoma lewisi*.

## Einleitung.

In den letzten Jahren haben sich zahlreiche Forscher mit den Trypanosomen beschäftigt, da sie für Medizin und Zoologie in verschiedenster Hinsicht hervorragendes Interesse bieten. Die Schwierigkeiten, welche die Erforschung ihrer Entwicklungsgeschichte darbietet, führten zu verschiedenen theoretischen Versuchen. Allgemeines cytologisches Interesse gewannen die Probleme der Kernverhältnisse der Trypanosomen und anderer ihnen im Aufbau ihrer Zelle ähnlicher Flagellaten durch die theoretischen Vorstellungen;

die ihre „Geißelwurzel“ (Blepharoplast) als einen zweiten vollwertigen Kern („Kinetonucleus“) ansprachen.

Diese kerntheoretischen Fragen, die HARTMANN (1911) in seinem Vortrage „über die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre“ in helles Licht gerückt hat, stehen in engstem Zusammenhang mit den Anschauungen über den „Zeugungskreis“ der Trypanosomen. Die „Kernnatur“ des Blepharoplasten enthüllt sich vor allem in den „Ookinetenstadien“, also den Zygoten. Diese werden aber nie in dem Blut des Wirbeltierwirts der Trypanosomen gefunden. Nur aus dem Darm übertragender blutsaugender Wirbelloser wurde bei 2 Arten allerdings in erheblich verschiedener Form ein Geschlechtsvorgang beschrieben. Nach Analogie des Malariaparasiten sollen aber auch im Blut des Wirbeltiers die geschlechtlichen Differenzierungen sich schon vorbereiten: Neben „indifferenten“ Trypanosomen treten im Verlaufe der Infektion bei vielen Arten „extreme“ Formen auf, die durch Analogieschluß als männliche und weibliche angesprochen wurden. Schlanke, reservestoffarme Individuen, häufig mit relativ kleinem Kern versehen, faßte man als männliche, plumpe, gedrungene Individuen mit vielen Reservesubstanzen und großen Kernen als weibliche Trypanosomen auf. Die Vereinigung dieser „geschlechtlich differenzierten“ Formen bei *Trypanosoma lewisi* erschloß v. PROWAZEK (1905) aus allerdings nur wenigen Stadien, die er nicht im Leben, sondern nur im fixierten Präparat aus dem Darm der Rattenlaus (*Haematopinus*) erhielt. Aus dem Verschmelzungsprodukt entsteht nach PROWAZEK unter Neubildung des Bewegungsapparats wieder ein vegetatives Trypanosom.

Diese Beobachtung einer Copulation von Trypanosomen hat bisher noch bei keiner anderen Form eine ausreichende Bestätigung erfahren. Erheblich anders stellte sich der Geschlechtsakt nach SCHAUDINN (1904) bei einem Eulenparasiten dar: Hier ordnete er die früher zu den Hämogregariniden gestellten Formen von *Haemoproteus noctuae* in den Zeugungskreis eines Trypanosoms ein, das demnach einen Teil seines Entwicklungsganges als Zellparasit („Halteridium“) durchmachen würde. Die schon länger bekannte Bildung eines großen, unbeweglichen Makrogameten und zahlreicher dünner, langgestreckter Mikrogameten aus einer intracellulär herangewachsenen Mutterzelle stellen hiernach die Ausbildung der Geschlechtstiere des Trypanosoms dar. Erst die Zygote kehrt wieder zu der bekannten Trypanosomenform zurück. In entsprechender Weise wurde auch



*Leucocytozoon* in den Entwicklungskreis eines Trypanosoms mit einbezogen.

Die Berechtigung dieser Hypothese SCHAUDINN's erhält leider durch ARAGAO's (1908) Beschreibung des Entwicklungsverlaufs von *Haemoproteus columbae*, in dem nach diesem Autor ein Trypanosomenstadium nicht vorkommt, keine Stütze, ebensowenig durch die Kulturversuche, welche im Anschluß an NOVY von verschiedenen Forschern angestellt wurden. Auch in den Veröffentlichungen der hinterlassenen Arbeiten SCHAUDINN's wird eine überzeugendere Grundlage für sie nicht geschaffen. Exakte Kulturversuche, die in der parasitologischen Abteilung des Instituts für Krebsforschung angestellt wurden, um den Zusammenhang von Trypanosomen- und *Haemoproteus*-Infektion zu beweisen, worüber der eine von uns (v. SCHUCKMANN) eingehender an anderer Stelle berichten wird, haben auch gerade bei den Parasiten von *Athene noctua* keinen Erfolg gehabt. Dagegen tritt neuerdings M. MAYER (1911) wieder für eine Entwicklung von Flagellaten aus Halteridien des Waldkauzes in der Kultur und in Stechmücken ein.

Die Neubildung des Saumgeißelapparats erfolgt dann im Ookineten nach SCHAUDINN und v. PROWAZEK durch 3 heteropole Kernteilungen, durch welche zuerst ein neuer Blepharoplast, dann das Basalkorn, dann die Geißel als dauernde Centrodese zwischen Basalkorn und Endknopf der Geißel entstehen. Der Scharfsinn und die Energie sind zu bewundern, die von den Autoren an die Erforschung dieser schwierigen Verhältnisse gewandt wurden; aber trotzdem wird man bedauern müssen, daß gerade die wichtigsten und entscheidendsten Stadien dieses theoretisch vervollständigten Entwicklungsverlaufs nicht durch zahlreiche und zwingende Bilder sich belegen ließen, vor allem einer Kontrolle am lebenden Objekt bis jetzt sich unzugänglich erwiesen.

So warnte u. a. besonders DOFLEIN (1909, 1910) „solange nicht bessere Gründe gefunden sind, . . Form, innere Struktur, Bewegungsapparat, Reichtum an Reservesubstanzen usw. . . ohne weiteres zur Kennzeichnung der Trypanosomenindividuen als „Männchen“, „Weibchen“ oder „indifferente Formen“ (zu) verwenden“ (1910, p. 230). Er weist darauf hin, daß, wie besonders die Untersuchungen von R. KOCH, NOVY, BRUMPT zeigen, die Trypanosomen in allen Eigenschaften bedeutender Umwandlungen fähig sind. „Alle Formcharactere, welche man zur Unterscheidung der Arten heranziehen wollte, erwiesen sich als schwankend: die Dimensionen des Tieres,

seine Beweglichkeit, die Größe von Kern und Blepharoplast und vor allem die relative Lage von Kern und Blepharoplast. Alle diese Charaktere sind nicht nur im natürlichen Befund labil, „sie zeigen sich vor allem beeinflussbar durch Tierpassagen und durch künstliche Kultur“ (1900, p. 32). Besonders die Formen, welche verschiedene Trypanosomen in künstlichen Kulturen annehmen, erinnern in der Gestalt und der relativen Lage von Kern und Blepharoplast an die *Herpetomonaden* und *Crithidien*, die im Darm zahlreicher Wirbelloser vorkommen. Nun haben Novy und seine Schüler auch festgestellt, daß die *Herpetomonas*- und *Crithidium*-Arten auf künstlichen Nährböden manche Merkmale der Trypanosomen annehmen: ihr Körper wird beweglicher, der Blepharoplast wandert nach hinten, eine undulierende Membran bildet sich aus. Im Anschluß an diese Ergebnisse faßt DOFLEIN die Trypanosomenform als eine Anpassungsform an ein bestimmtes Medium, eben das Wirbeltierblut, auf und bezieht phylogenetisch unsere heutigen im Blutserum parasitierenden Trypanosomen auf derartige Darmparasiten blutsaugender Insecten (und anderer Wirbelloser). Er sieht sie als relativ neue Anpassungen an, deren Formveränderlichkeit noch auf die unvollständige Fixiertheit ihrer Artharaktere als echte Wirbeltierparasiten hindeutet. Von diesem Standpunkt aus gewinnen die verschiedenen Formen, welche eine Art als Abweichungen von der normalen Trypanosomenform annehmen kann, auch ein besonderes Interesse, das jedoch in andere Richtung wiese als die Anschauungen von SCHAUDINN und v. PROWAZEK.

Doch nicht nur über die Natur des Zeugungskreises der Trypanosomen, sondern auch über einige cytologische Fragen, die sich auf die vegetative Vermehrung der Blutparasiten beziehen, gehen die Ansichten der Autoren ganz erheblich auseinander. Für die Trypanosomen und ihnen formverwandte Flagellaten werden über Kernteilung, Verdopplung des Geißelapparats bei der Zellteilung die widersprechendsten Angaben gemacht. Doch ist gerade für diese Formen eine genaue Aufklärung der cytologischen Verhältnisse besonders zu wünschen, da HARTMANN die Trypanosomen als wichtige Belege seiner Energidentheorie heranzieht.

Für die einheitliche Deutung der Kernverhältnisse der Proctisten, wie sie HARTMANN in seiner weitblickenden Theorie anstrebt, macht sich noch eine Schwierigkeit besonders geltend. Eine große Zahl der bisher angestellten Untersuchungen war nicht so auf eine genaue Analyse des Kernbaues und des Verhaltens der einzelnen

Kernteile mit allen uns zu Gebote stehenden technischen Hilfsmitteln gerichtet, daß sie uns bei der außerordentlich großen Mannigfaltigkeit der Kernstrukturen bei den Protisten schon eine durchgehende Homologisierung der einzelnen Kernkomponenten erlaubten; besonders die eigenartigen Anordnungsverhältnisse der „Chromatin-substanzen“ der Einzelligen im Ruhekerne und in der Teilung erschweren eine Identifizierung gleichbedeutender Strukturelemente des Metazoen- und Protistenkernes, die noch zahlreiche vergleichende Untersuchungen nötig zu machen scheinen.

Unsere Untersuchungen sollen einen Beitrag zur Cytologie der Trypanosomen liefern. Sie erstrecken sich zunächst nicht auf den ganzen Lebenszyklus der Trypanosomen; die Frage nach dem Wirtswechsel und einem eventuell damit verknüpften Sexualakt blieb außerhalb des Rahmens unserer Betrachtung. Unsere Arbeit wurde begonnen in der parasitologischen Abteilung des Instituts für Krebsforschung in Heidelberg, und teils dort, teils im zoologischen Institut zu Freiburg weitergeführt. Einen vorläufigen Bericht über einen Teil unserer Resultate haben wir bereits in den Sitzungsberichten der Heidelb. Akad. der Wiss. (1911) gegeben.

Auch an dieser Stelle gedenken wir dankbarst des lebenswürdigen Entgegenkommens Sr. Exz. Herrn Geh. Rats CZERNY, das uns die Arbeit an ersterer Anstalt ermöglichte und der Anregungen und Unterstützungen, die uns Herr Professor v. WASIELEWSKI in jeder Weise zuteil werden ließ. Besonderen Dank schulden wir ihm auch dafür, daß er uns seine reiche Präparatensammlung zur Verfügung stellte, die uns ein wertvolles Vergleichsmaterial auch für die cytologischen Verhältnisse bei anderen Protozoen (besonders Amöben) bot. Ebenso gilt unser Dank Sr. Exz. Herrn Geh. Rat EHRLICH, der uns in lebenswürdigster Weise verschiedene Stämme von *Trypanosoma brucei* und *Trypanosoma lewisi* überließ.

Die Literatur über Entwicklung und cytologische Verhältnisse bei Flagellaten ist ungemein ausgedehnt. Wie weit aber die verschiedenen, in der Klasse der Mastigophoren vereinigten Formen eine einheitliche Betrachtung zulassen, steht dahin. Im einzelnen herrschen jedenfalls große Verschiedenheiten und es wird allgemein anerkannt, daß die Klasse keine geschlossene einheitliche Verwandtschaftsgruppe darstellt. Für unsere Untersuchung kann nur eine Vergleichung mit den Formen in Frage kommen, die den Trypanosomen am nächsten stehen, besonders wie sie einen echten Blepharoplasten besitzen, also nach unserer heutigen Kenntnis die Gattungen

*Trypanosoma, Crithidia, Herpetomonas, Prowazekia, Trypanoplasma* und in Anbetracht der theoretischen Vorstellungen von SCHAUDINN, HARTMANN, v. PROWAZEK die Flagellatenformen der Hämosporidien (vgl. HARTMANN, 1907).

### Methodik.

Gerade bei Protozoen haben die mikrochemischen Reaktionen von Zellplasma und Kern noch wenig methodische Bearbeitung gefunden, obwohl sich aus ihnen für die morphologischen und physiologischen Verhältnisse wichtige Aufschlüsse erwarten lassen. Wenn nun auch die üblichen Färbungsmethoden in ihrer großen Mehrzahl nicht als mikrochemische Reaktionen aufzufassen sind, so erscheint uns eine eingehende Untersuchung der Farbreaktionen doch eine wesentliche Vorarbeit für unser mikrochemisches Verstehen zu liefern. DOFLEIN betont gewiß mit Recht, daß es „keine berechtigte Forderung“ sei, „daß wir in jedem Moment die gleichen morphologischen Bestandteile durch die gleiche chemische Reaktion als identisch nachweisen können“ (Lehrbuch, 1909, p. 14). Aber sei es nun, daß es gelingt, die Spezifität einer bestimmten Färbung für ein gewisses Strukturelement festzustellen, oder daß es sich zeigt, daß die gleichen morphologischen Bestandteile des Protozoenkernes bei einer Art in verschiedenen Entwicklungsstadien verschieden reagieren, und daß umgekehrt verschiedenartige Elemente sich gleich verhalten können, auf jeden Fall wird eine Bearbeitung mit möglichst verschiedenartigen Methoden wünschenswert sein.

Wir wandten die neueren Modifikationen der ROMANOWSKY-Färbung, die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylinmethode mit verschiedenen Gegenfarben und die Färbung mit Methylgrün und Eosin resp. Fuchsin nach den Angaben von LIST und FISCHER an. Dabei suchten wir nach Möglichkeit die Wirkungsweise der färberischen Eingriffe unter dem Mikroskop zu kontrollieren.

Unseren cytologischen Beobachtungen legen wir nur Präparate nach feuchter Fixierung zugrunde. Die früher vorwiegend oder ausschließlich angewandten Trockenpräparate leisten zwar zu diagnostischen Zwecken gute Dienste, zur sicheren Beurteilung feinerer Strukturverhältnisse von Kern und Plasma sind sie jedoch ganz ungeeignet. Alle Zellteile, die eine leicht- oder zähflüssige Beschaffenheit haben, schrumpfen bei der so gewaltsamen Wasserentziehung stark; es entstehen irreguläre massige Fällungen, die Strukturen vortäuschen können, die vital nicht vorhanden sind. Besonders bemerk-



bar macht sich das an dem bei den meisten Protozoenformen offenbar in seiner Gesamtheit zähflüssigen Kern und dem Waben- oder Netzwerk des Zellplasmas. Viel besser erhaltbar im Trockenpräparat sind die festeren Strukturen des Zellkörpers, eine relativ starre Pellicula und damit die Zellform, die fibrillären Strukturen, besonders die Saumgeißel. Sie erscheint meist schmaler und intensiver im Farbton als nach Feuchtfixierung; beides läßt auch auf eine erhebliche Schrumpfung schließen. Die Minderwertigkeit der Trockenfixierung zeigt sich auch besonders deutlich in den häßlichen Bildern, die man erhält, wenn man versuchs halber Trockenausstriche nach HEIDENHAIN färbt. Hier führen die groben Dichtigkeitsveränderungen bei der Schrumpfung zu ganz unregelmäßigen Schwärzungen.

Wir fixierten mit Sublimatalkohol nach SCHAUDINN und mit reiner wässriger, konzentrierter Sublimatlösung. Mit beiden Mitteln erhielten wir gleich gute Fixierungen; auch in dem Ausfall der nachher angewandten Färbung finden wir keinen bemerkbaren Unterschied. Nach dem Vorgange von HEIDENHAIN (1908) und GIEMSA (1909) wurde stets mit Iod-Iodkalium und Natriumthiosulfat ausgewaschen, gleichgültig, ob danach die ROMANOWSKY- oder Eisenhämatoxylin- oder Methylgrünfärbung angewandt werden sollte. Die Blutausrichie wurden stets auf Deckgläsern in der üblichen Weise gemacht. Wir zogen solche für diese Zwecke den Objektträgerausstrichen vor, da so die mikroskopische Kontrolle der färberischen Einwirkungen auf die einzelne Zelle leichter ist.

Um die Präparate auch während der Färbung unter dem Mikroskop mit den starken Immersionssystemen beobachten zu können, wurden die Deckgläser mit der bestrichenen Seite nach unten in eine „Brücke“ eingesetzt: Die Ränder ruhen, mittels Wachs festgehalten, auf Glasstreifen, die quer auf einem Objektträger festgekittet, einen Raum schaffen, der an zwei Seiten offen ist. In ihm wird die betreffende Flüssigkeit mit einer Kapillarpipette gewechselt, und so der Ausstrich den verschiedenen Flüssigkeiten ausgesetzt. Dabei kann man die Oberfläche des Deckglases völlig sauber halten und ein einmal eingestelltes Objekt dauernd beobachten, eventuell in verschiedenen Färbungsphasen zeichnen. Auf diese Weise läßt sich das Zurückdifferenzieren der Eisenhämatoxylin- und GIEMSA-Präparate genau kontrollieren und kann abgebrochen werden, wenn ein bestimmtes, eben studiertes Strukturelement sich deutlich heraushebt.

Auf die Geschichte und das Wesen der ROMANOWSKY-



Färbung braucht hier nicht näher eingegangen zu werden<sup>1)</sup>, zumal da wir sie gegenüber den Angaben von GIEMSA in keiner nennenswerten Weise modifiziert haben. Zur Überführung in das Einschlußmedium wurde, wie schon SCHRIDDE (1905) für mit GIEMSA-Lösung gefärbte Schnitte angab, Aceton verwandt, und zwar im Anschluß an GIEMSA (1909) zur Differenzierung und Überführung die Reihe: Wasser, Aceton 95 + Xylol 5, Aceton 70 + Xylol 30, Xylol. Bei der Durchführung durch diese Reihe muß vorsichtig verfahren werden, da sonst ganz erhebliche Schrumpfungen der Trypanosomenzelle eintreten, besonders muß natürlich darauf geachtet werden, daß das rasch verdunstende Aceton auch keinen Augenblick den Ausstrich trocken zurückläßt. Als Farblösung verwandten wir eine Mischung von 2 Tropfen Stammlösung („GIEMSA-Lösung“ von GRÜBLER) und 2 ccm destilliertes Wasser in einer kleinen Farbschale. Wir erhielten mit der GIEMSA-Färbung so gute und gleichmäßige Bilder, daß wir uns das Mißtrauen zahlreicher neuerer Autoren gegen dieses Verfahren nicht recht erklären können. Allerdings zeigen sich auch bei uns bei Anwendung verschieden alter oder von verschiedenen Quellen bezogener Mischungen Verschiedenheiten in der Zeit, die für Färbung und Differenzierung eingehalten werden muß, oder die eine oder andere Farbkomponente kommt schneller und schärfer zur Geltung. Bei peinlicher Vermeidung der Fehlerquellen in der Technik der Anwendung, die man besonders von GIEMSA (1907, 1909) aufgeführt findet, und mikroskopischer Kontrolle des Vorschreitens und des Ausziehens der Färbung ließ sich aber stets eine gleichartige Reihe von Färbungsstufen beobachten, welche die Teile der Trypanosomenzelle durchlaufen, und die immer zum Hervortreten konstanter, in jedem Falle darstellbarer Strukturen führen. Wir halten daher die Methylenazur-, Methylenblau-Eosin-Färbemethode, seitdem sie nach ARGUTINSKY'S Vorgange nach Feuchtfixierung angewandt wird, und das Prinzip von ROMANOWSKY durch NOCHT, ZIEMANN u. A., vor allem GIEMSA, so erheblich verbessert wurde, für eine wichtige Methode zur morphologischen Untersuchung von Protistenzellen. Wir verweisen an dieser Stelle schon auf die schönen Bilder, die von WASIELEWSKI und HIRSCHFELD (1910) auf diese Weise auch nach Fixierung mit Osmiumsäure von Amöbenkernen erhielten.

---

1) Vgl. ARGUTINSKY (1902) und die neueren Veröffentlichungen von GIEMSA.

Hier sei auch ein Wort über die Haltbarkeit einer auf dem Prinzip der ROMANOWSKY-Färbung beruhenden Tinktion (Technik: v. WASIELEWSKI und SENN, 1900, p. 451 ff.) gesagt. Ein Urteil darüber ermöglichen uns die Präparate, die v. WASIELEWSKI und SENN als Grundlage ihrer Arbeit von 1900 dienen. Wir erstaunten über die Intensität und Schärfe, in der diese Präparate die Färbung 10 Jahre lang bewahrt haben. Abgesehen davon, daß die Präparate entsprechend der damaligen Übung trocken fixiert sind und sich deshalb für Kernstudien nicht eignen, könnten wir sie wie neue verwerten; Fig. 59 u. 62 sind völlig der Natur entsprechend nach solchen gezeichnet. In diesen Präparaten ist, wie meist auch von uns, Canadabalsam als Einschlußmedium verwandt worden; sie beweisen also durch ihren guten Erhaltungszustand, daß ein völlig säurefreier Balsam für die Konservierung der Färbung vollständig gleichwertig ist mit Cedernholzöl, vor dem er erhebliche praktische Vorteile voraus hat.

Methylgrün wurde im Anschluß an die von LIST (1885) und FISCHER (1899) angegebenen Kernfärbeverfahren angewandt. Bei der Färbung mit Methylgrün-Eosin wurde 15—20 Minuten vorgefärbt mit einer Lösung von 0,5 g Eosin + 100 ccm dest. Wasser + 300 ccm abs. Alk.; dann abgespült mit Leitungswasser und nachgefärbt mit einer 0,5 %igen wässr. Methylgrünlösung 2—24 Stunden. Methylgrün-Fuchsin wurde in gemischter Lösung zur Anwendung gebracht (10 ccm der 0,5 %igen wässr. Methylgrünlösung + 3 Tropfen 0,1 %ige wässr. Fuchsinlösung), Zeitdauer je nach dem Ergebnis der mikroskopischen Kontrolle. Bei Überfärbung wurde in 70 %igem Alkohol differenziert. Schwierigkeiten machte nur die Einbettung der Ausstriche, da die Farbe, besonders das Methylgrün, bei der Überführung durch die Alkohole oder Aceton sehr stark ausgezogen wird.

### I. *T. brucei*.

Wir untersuchten diesen Flagellaten im Blut der zahmen weißen Mäuse.

#### 1. Der Zelleib.

Die meisten Trypanosomen zeigen, je nach dem Medium, in dem sie sich aufhalten, dem Alter einer Kultur oder Infektion und individuellen Eigenschaften des betreffenden Stammes Schwankungen in Körperform und Größe. So fanden PLIMMER und BRADFORD (1899, 1902) bei *Trypanosoma brucei* je nach der infizierten Tierart

und nach dem Infektionsstadium verschiedene Formen. Dagegen geben LAVERAN und MESNIL (1904) nur ganz geringe Schwankungen in Größe und Proportionen der Tiere an. Wir fanden oft in derselben Blutprobe nicht unerhebliche Schwankungen in der Größe und im Verhältnis von Länge und Breite; wenn sie auch längst nicht die Differenzen zwischen den verschiedenen Formen von *Trypanosoma lewisi* erreichen. Wir fanden die angegebenen Verschiedenheiten in den Ausstrichen bei einer nach dem Aussehen der ganzen Zelle durchaus guten Fixierung; doch auch im lebenden Präparat lassen sich die Größenunterschiede erkennen, wenn auch natürlich bei der lebhaften Beweglichkeit eine genauere Größenvergleihung schwierig ist.

Scharf geschiedene Typen, lange und schmale im Gegensatz zu kurzen und dicken, wie sie von manchen Autoren in Beziehung zu geschlechtlichen Differenzierungen gebracht werden, lassen sich nicht unterscheiden. Einen erkennbaren Gegensatz in dem Vorhandensein von „Reservesubstanzen“ konnten wir bei *Trypanosoma brucei* zwischen den schlanken und plumpen Formen mit den von uns angewandten Färbungen nicht feststellen. Der Unterschied in der Form im fertigen Präparat beruht wohl mit auf dem augenblicklichen Bewegungszustand der Zelle bei der Fixierung. Viel mehr noch werden aber jedenfalls auch hier wie bei *Tryp. lewisi* Gestalt und Größe durch die Zeit bestimmt, die seit der letzten Teilung verflossen ist, sowie durch das Teilungstempo im ganzen. Zu gewissen Zeiten der Infektion scheinen die geteilten Individuen vor einem neuen Teilungsbeginn fast durchweg wieder zur ursprünglichen Größe heranzuwachsen, so daß man lauter annähernd gleichgroße Tiere findet wie LAVERAN und MESNIL, während dann wieder die Teilungen sich zeitlich mehr zusammendrängen und den Individuen keine Zeit bleibt, zwischen je zweien erheblich zuzunehmen. Daß für den Eintritt in die Teilung keine bestimmte Zellgröße erforderlich ist, zeigt ein Blick auf unsere bei einheitlicher Vergrößerung gezeichneten Figuren, in denen Trypanosomen von ziemlich verschiedenen Dimensionen in Teilung gefunden werden. Noch viel ausgesprochener finden sich, wie schon RABINOWITSCH und KEMPNER (1899) und v. WASIELEWSKI und SENN (1900) feststellten, diese Verschiedenheiten in den Fortpflanzungszuständen von *Tryp. lewisi*.

Der Bau des Plasmas erscheint alveolär, die feinen Granulationen der Wabenwände lassen sich nach Feuchtfixierung mit dem GIEMSA-Gemisch stets gleichmäßig blau differenzieren. Nur ganz selten finden sich im Plasma granuläre Einschlüsse, die rote Farbe inten-

siver festhalten; meist zeigt der ganze Körper eine leichte Rosafärbung der intergranulären Grundmasse (vgl. die Figuren). An der Zelloberfläche ist die Pellicula (Periplast), besonders bei intensiver GIEMSA-Färbung, als strukturloser roter Saum sichtbar (Fig. 1 u. a.).

Die Region des Körpers, die unmittelbar um den Kern und vor ihm gelegen ist, und das Körperende hinter dem Blepharoplasten weisen meist eine dichte und gleichmäßige Struktur auf. Die zwischen Kern und Blepharoplast befindliche Plasmapartie zeigt ein lockeres Gefüge; hier liegen große alveoläre Räume (Fig. 4, 16, 34, 41 u. a.); doch erhält man bei *Tryp. brucei* selten den Eindruck einer schärfer abgegrenzten Vakuole, wie sie von *Tryp. lewisi* beschrieben wurde.

Für manche Formen wurden der Pellicula anliegende Längsfasern angegeben, die das Trypanosom der ganzen Länge nach durchziehen; sie werden als kontraktile Fibrillen angesprochen. Bei einigen Präparaten zeigte uns die ROMANOWSKY-Färbung auch eine deutliche oberflächliche Längsstreifung des Trypanosomenkörpers (Fig. 34, 41). Hier ist sie besonders im vorderen Körperabschnitt deutlich, gegen das Hinterende zu konnten wir sie nicht mehr erkennen. Ebensovienig können wir angeben, ob die Streifen in einer bestimmten Anzahl vorhanden sind.

## 2. Bau des ruhenden Kernes.

Von den ersten Autoren, die trocken fixierte Präparate zugrunde legten, wurden recht verschiedenartige Kernbilder beschrieben, die sich bei sorgfältigerer Fixierung als Kunstprodukte erwiesen. RABINOWITSCH und KEMPNER (1899) beschrieben dichte massige Kerne; SCHAUDINN (1904), PROWAZEK (1905) faßten grobe, stark färbbare Klumpen im Kernraum als Chromosomen auf; ferner finden sie Chromatin in dem im Innern des Kernes liegenden Binnenkörper oder „Caryosom“. Ganz ähnlich beschreibt KEYSSELITZ (1906), der auch mit Trockenpräparaten (dann abs. Alk.) und GIEMSA-Färbung arbeitete, bei *Trypanoplasma borreli* in der Kernsaftzone in gewissen Stadien 8 distinkte Chromosomen, die bei der Kernteilung halbiert werden und nach den Polen rücken. Die neueren Autoren stimmen darin überein, daß der Trypanosomenkern aus einer äußeren Schale, „Kernsaftzone“ oder „Außenkern“ und einem kugligen oder ovalen Binnenkörper besteht; deren Struktur und Bedeutung wird jedoch noch sehr verschieden beurteilt. Das Vorhandensein von Chromosomen in der Kernschale wird von fast allen Forschern, die sich etwas eingehender mit der Cytologie der Trypanosomen beschäftigt



haben, bestritten (SALVIN-MOORE und BREINL, 1907 usw., ROSENBUSCH, 1909 u. A.). Der Außenkern ist nach einigen Autoren von einem chromatischen Netzwerk erfüllt, nach anderen homogen, chromatinfrei oder chromatinarm, während das „Caryosom“ Chromatin, Nucleolarsubstanz und ein Centriol enthält, so nach ROSENBUSCH (1909) und CHAGAS (1910). Danach sind die Kerne der Trypanosomen „typische Caryosomkerne“ mit einem „gering ausgebildeten rein somatischen Außenkern“ (HARTMANN, 1911, p. 21).

Diese Feststellungen bauen sich vor allem auf die Beobachtung der Entfaltung der Kernstrukturen bei der Teilung auf, und zwar wurde fast ausschließlich mit der für Kernuntersuchungen an Metazoen gebräuchlichen HEIDENHAIN'schen Eisenfärbung gearbeitet, zumal da der unsichere und schwankende Ausfall der früher viel angewandten ROMANOWSKY-Färbung manchen Autoren zu Klagen Anlaß gab. Dem Versuch einer färberischen Analyse des Kernes wurde wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

Uns haben die Eisenhämatoxylinmethode, das ROMANOWSKY-GIEMSA-Gemisch sowie die Färbung mit Methylgrün-Säurefuchsin resp. -Eosin eindeutige Resultate geliefert, die sich gegenseitig ergänzen.

Wir schildern zunächst die Bilder, die wir bei Tinktion mit einem GIEMSA-Gemisch erhielten. Nach intensiver Überfärbung erscheint der ganze Kern violettrot gefärbt und sehr dicht. In der roten Masse fallen hellere Lücken und intensiver gefärbte Brocken von verschiedener Gestalt und Zahl auf (Fig. 1). Fig. 2 und 3 zeigen dasselbe Individuum, das in Fig. 1 in starker Überfärbung dargestellt ist, in verschiedenen Differenzierungsstadien. Das Exemplar blieb in der Brücke dauernd unter dem Mikroskop eingestellt und wurde in Wasser gezeichnet, durch das die Differenzierungsflüssigkeit ersetzt wurde, um eine Zeitlang eine Stufe festzuhalten. Viele andere Bilder verschieden stark differenzierter Kerne findet man in den anderen Figuren. Beim Beginn der Entfärbung wird zunächst die äußere Zone des Kernes heller, die blauvioletten Töne verschwinden, ebenso die einzelnen unregelmäßigen Farbansammlungen: Innerhalb eines dunkelroten, ziemlich homogenen oder schwach alveolarisierten Hofes liegt nun ein rundlicher oder ovaler dunkelvioletter, bisweilen schwarzvioletter Körper: „Binnenkörper“ und „Kernrandschicht“ heben sich voneinander ab (Fig. 2). Dann lichtet sich die Kernrandzone noch mehr, während der Binnenkörper die roten Farbnuancen verliert und immer mehr zu Blauviolett oder reinem Blau übergeht. Zugleich wird ein farb-



loser Hof unmittelbar um den Binnenkörper sichtbar (Fig. 3). Dieser hat verschiedenen Umfang; bald erscheint er nur als ein schmaler Saum, bald als ein relativ breiter Kerninnenraum, um den die rote Kernrandschicht wie eine Schale, eine verdickte Kernmembran liegt. Diese Verschiedenheiten beruhen offenbar nicht auf vitalen Unterschieden, die etwa funktionellen Zuständen entsprächen, sondern werden erst durch verschiedene Fällung der lebenden Masse hervorgerufen. Das läßt sich daraus schließen, daß man ein gleiches Strukturbild immer auf größere Strecken hin im Ausstrich bei den verschiedenen Phasen der Kerne in entsprechender Weise findet. Auch zeigen nicht etwa die jeweils gleichzeitig entnommenen Blutproben ein in dieser Hinsicht konstantes Kernausssehen, so daß es sich etwa um eine cytologische Veränderung handeln könnte, die zu dem Infektionsstadium in Beziehung steht. Infolge nicht ganz übereinstimmender Fixierung kann der helle Hof vergrößert sein durch ein Schrumpfen des Binnenkörpers, der in solchen Präparaten vergleichsweise kleiner und intensiver färbbar, also dichter erscheint, und durch ein Schrumpfen und Sich-Abheben der Außenschicht, wie sich aus ihrem Dickenmaß und ihrer mehr oder weniger dichten Struktur erschließen läßt.

Die in unseren ROMANOWSKY-Präparaten stets rotgefärbte Kernrandschicht zeigt in den vorgeschritteneren Differenzierungsstadien meist deutlich einen alveolären Bau. In eine rote Grundmasse sind feine helle Bläschen eingelagert und verleihen ihr ein schaumiges Gefüge (Fig. 3, 7, 10, 11, 30, 38 u. a.). In einigen Präparaten stößt die alveoläre Randmasse direkt an den Binnenkörper an, ohne daß ein heller Raum zwischen beiden bleibt (Fig. 10, 38). Man darf wohl annehmen, daß solche Bilder dem vitalen Zustande am nächsten kommen. Eine Kernmembran an der Grenze zwischen Kernrandschicht und Zellplasma tritt nicht hervor.

Ganz ähnliche Kernstrukturen haben TH. v. WASIELEWSKI und L. HIRSCHFELD (1910) für „Strohamöben“ beschrieben. Auch dort ist eine „von dem Inhalt trennbare Kernhülle nicht deutlich“. Die nach dem ROMANOWSKY-Verfahren rotviolett gefärbte Randschicht „schließt fast immer einen in regelmäßigen Abständen angeordneten Kranz heller bläschenartiger Lücken ein“ (l. c., p. 15). „Die Randschicht ist nur bei sehr vorsichtiger Fixierung . . . gut darstellbar. Sobald Schrumpfungen eintreten, täuscht sie entweder eine Kernhülle vor, oder geht so unmerklich in die Körnung der Zellmasse über, daß sie ganz übersehen wird. Dann scheint der von einem

hellen angeblich achromatischen Hof — einem Kunstprodukt — umgebene Binnenkörper direkt an die Zellmasse zu grenzen“ (l. c., p. 16). Während bei diesen Amöben eine einfache Schicht heller Bläschen beschrieben ist, scheinen bei den Trypanosomen meist mehrere Schichten von Alveolen hintereinander zu liegen. Die interalveoläre Masse erscheint selten fein granuliert, meist homogen, was jedoch an der Grenze liegen kann, die unsere optischen Systeme hier einer weiteren Auflösung entgegensetzen. Besondere Verdichtungen der Alveolenwände, Körner oder Fäden, die sich als distinkte „Chromatinzüge“ oder „Chromosomen“ ansprechen ließen, haben wir bei gut fixierten Präparaten nicht gefunden. In Trockenpräparaten oder bei Exemplaren, deren ganze Körperstruktur für einen schlechten Erhaltungszustand spricht, treten allerdings häufig kompakte Brocken im Kern auf, die die Farbe intensiver festhalten. Ihre Form und Zahl ist jedoch wechselnd, und sie stellen sicher irreguläre Fällungen dar. Ab und zu kann man auch in Trockenpräparaten Kerne sehen, die den nach Feuchtfixierung gewonnenen genau entsprechen (Fig. 8).

Der Binnenkörper ist in den GIEMSA-Präparaten homogen; ein spezifisch färbbares „Binnenkorn“ konnten wir nicht entdecken; auch zeigt er keine feineren Strukturen mehr, die bei ihm einen „Kernbau“, wie er für „Caryosome“ anderer Protisten beschrieben wurde, wahrscheinlich machten.

Wie ist nun die Farbdifferenz zwischen Kernrandschicht und Binnenkörper aufzufassen? Wir erhielten sie mehr oder weniger scharf ausgeprochen mit GIEMSA-Gemischen verschiedener Provenienz gleichermaßen, und sie kommt in den Figuren entsprechend den Präparaten zum Ausdruck. Vor allem ist hervorzuheben, daß wir im Gegensatz zum Binnenkörper die Randschicht niemals in blauen Tönen erhielten, sondern stets rot. Es handelt sich offenbar nicht nur um ein zäheres Festhalten des blauen Farbstoffes durch den dichteren Binnenkörper als durch die lockere Außenzone, sondern um eine spezifische Affinität desselben zu der blauen Komponente des Gemisches, die er mit dem Plasma resp. dessen feinen Granulationen teilt. Das wird auch erwiesen durch die Kontrolle der progressiven Färbung: zuerst nimmt der ganze Plasmakörper und der Binnenkörper eine rein blaue Farbe an, während die Kernrandschicht zunächst ungefärbt bleibt, dann eine allmählich stärker werdende Rosafärbung annimmt. Später tritt dann bei weiterer Einwirkung des Farbgemisches die gleichmäßige, alle feineren Strukturen ver-

deckende Überfärbung ein. Fig. 4 stellt ein Trypanosom im Beginn progressiver Färbung dar. Bei der Rückdifferenzierung hält dann der Binnenkörper die Farbe weit intensiver fest als das Plasma, das meist zuerst wieder völlig entfärbt wird. Auch die Kernrandschicht hält ihren roten Farbton lange nicht so fest wie der Binnenkörper den seinen. Es sei an dieser Stelle erwähnt, daß auch v. WASIELEWSKI und HIRSCHFELD (l. c.) bei Stroh- und Lohamöben, bei letzteren auch in der zugehörigen Flagellatenform, den Binnenkörper „durch seine blaue Farbe deutlich von der ihn einschließenden Randschicht unterschieden“ sahen.

Bei *Trypanosoma brucei* fiel uns in zahlreichen ROMANOWSKY-Präparaten noch eine weitere Struktur im Kern auf. Ist die Aufhellung der Kernrandschicht bis zu einem gewissen Grade gelangt, so erscheint in ihr in vielen Fällen ein scharf und regelmäßig umschriebener kugliger Körper von roter Farbe (Fig. 7, 9, 10, 11, 14 u. a.). Nicht nur durch seine scharfe Abgrenzung in der alveolarisierten Masse der Randzone, sondern auch durch seine Färbung hebt er sich heraus: während die Randschicht einen stumpfen, etwas schmutzigen roten Ton zeigt, erscheint er stets leuchtend und reinrot. Der rote Körper kann ganz außen an die Kerngrenze anstoßen oder weiter innen, gleichsam in einer Nische der Randschicht liegen, und somit an den hellen Hof um den Binnenkörper heranreichen und in dessen nächster Nachbarschaft liegen (Fig. 7). Stets ist das rote Korn erheblich kleiner als der Binnenkörper.

Es ist schwer über die Natur und Bedeutung dieses roten Kornes etwas Genaueres auszusagen. Die große Konstanz, mit der wir den Körper in einer Anzahl entsprechend differenzierter Präparate fanden und die verschiedenen Bilder, die sich zu einer einheitlichen Entwicklungslinie während der Kernteilung zusammenfügen, machen es uns sehr wahrscheinlich, daß wir es mit einem natürlichen Strukturelement zu tun haben und nicht mit einem Kunstprodukt.

v. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD fanden ebenfalls ein solches rotes Korn bei der Amöben- und Flagellatenform der „Lohamöben“. Durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. v. WASIELEWSKI sind wir in den Stand gesetzt, zum Vergleich 2 bisher unveröffentlichte Figuren von diesen Objekten zu geben (Figg. 74 u. 77). Die Autoren bezeichnen das rote Körperchen als „Randkörper“; diesen

Ausdruck, der ebenso wie „Binnenkörper“ den Vorzug der Indifferenz besitzt, werden wir auch im Folgenden anwenden.

Weit weniger differente Bilder erhält man mit Eisenhämatoxylin. Bei starker Überfärbung ist der ganze Kern stark geschwärzt. In der Differenzierung hellt sich zunächst der Außenkern auf. Es werden hellere Stellen in ihm sichtbar, zuerst in der Umgebung des Binnenkörpers. Allmählich schreitet die Entfärbung nach außen. Manchmal zeigt sich ähnlich wie bei GIEMSA-Färbung die alveoläre Randschicht in hellerer Tönung (Fig. 47); doch nie erhält man so klare Bilder wie dort. Chromosomen treten auch bei der Hämatoxylinfärbung im Außenkern nicht hervor, wie ROSENBUSCH (1909) schon hervorgehoben hat. Bei einigermaßen weitgehender Differenzierung, wie sie zur Herausarbeitung der übrigen Zellstrukturen erforderlich ist, ist aus der Kernrandschicht das Hämatoxylin völlig ausgezogen, und sie erscheint als heller Hof um den Binnenkörper. Die Gegenfarbe, die zur Plasmafärbung benützt wurde, nimmt die Kernrandschicht nur schwach oder gar nicht an. Mit Eosin färbt sie sich gleichmäßig blaßrot (Fig. 25).

Der Binnenkörper färbt sich intensiv mit Eisenhämatoxylin und hält seine dunkle Tönung sehr zäh fest. Auch mit dieser Methode konnten wir bisher weder durch fortschreitende Rückdifferenzierung noch durch Beobachtung der Progression im Binnenkörper eine weitere Struktur darstellen.

Den Randkörper konnten wir in manchen Präparaten auch nach HEIDENHAIN-Färbung nachweisen, doch durchaus nicht mit der Regelmäßigkeit wie mit der ROMANOWSKY-Färbung. Er wird ebenfalls grau bis schwarz imprägniert, entfärbt sich aber viel rascher als der Binnenkörper und erscheint daher meist heller als dieser (Fig. 12, 13).

Schließlich sei noch die Farbreaktion bei Anwendung von Methylgrün in Kombination mit Säurefuchsin oder Eosin angeführt. Bei langsamer Progressivfärbung nehmen Plasma und Binnenkörper zuerst die rote Farbe an (Fig. 5); später färbt sich die Kernrandschicht grünlich (Fig. 6). Bei weiterer Färbung wird der Farbton des Binnenkörpers sehr dunkel. Ob zu dem anfänglichen Rot auch noch Methylgrün aufgenommen wird, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Im Außenkern kann auch der Randkörper in etwas unreinem Farbton sichtbar werden. Eine so schöne Darstellung des Außenkernes wie mit der GIEMSA-Färbung gelang uns jedoch mit Methylgrün nicht. Wenn wir in der Methylgrün-



färbung auch keine mikrochemische Reaktion sehen dürfen, so ist doch immerhin beachtenswert, daß sich mit Methylgrün bekanntermaßen Nucleine färben. Jedenfalls zeigt auch diese Färbung einen charakteristischen Unterschied in dem Verhalten des Binnenkörpers und der Kernrandschicht.

Wieweit lassen sich nun diese Färbungsergebnisse für ein Urteil über die Natur der Kernbestandteile verwerten? Die Erfahrungen an der Metazoenzelle lehren, daß uns in den angewandten Farben spezifische Reagentien auf die einzelnen Komponenten des Kernes, besonders sein „Chromatin“ nicht zu Gebote stehen. Noch viel weniger können wir für die Protistenzelle die Möglichkeit einer ganz einfachen färberischen Analyse erwarten, wo so mannigfache Kerntypen sich gegenüberstehen und wir nicht im selben Umfang Vergleichsmaterial zur Verfügung haben wie für die relativ monoton gebauten Metazoenkerne. Die Unsicherheit der Angaben wird noch erhöht durch die Unbestimmtheit des Chromatinbegriffes, der bald nur sehr äußerlich eine Tinktionsfähigkeit mit gewissen Farben bezeichnet, bald mikrochemisch umgedeutet, sich auf das Vorhandensein von Nucleoproteiden bezieht (vgl. HEIDENHAIN'S Diskussion des Chromatinbegriffs, 1907, p. 119), oder aber auf die normale färberische Repräsentation gewisser morphologischer Strukturteile, der „Chromosomen“, sich aufbaut. Im ersten Falle haben wir gar keine Garantie, daß die „chromatischen“ Substanzen der Autoren ihrer chemischen Natur nach oder in ihrer Bedeutung für das Zellenleben irgend etwas Gemeinsames haben. Ihr Verhalten den angewandten Farbstoffen gegenüber kann auf ganz unwesentlichen Nebenerscheinungen beruhen (Acidität, Dichte etc.). Im letzten Falle ist ein „Chromatin“, das sich nicht „chromatisch“ färbt, durchaus nicht widersinnig; die Entscheidung, ob „Chromosomensubstanz“ oder nicht, wird dann lediglich durch die morphogenetische Untersuchung des Kernes erbracht, durch die Beobachtung seiner Veränderungen, besonders bei der Teilung, bei der sich bei den Metazoenkernen stets die Chromosomen konstituieren. Diese morphogenetische Analyse bleibt nun vollends der einzig sichere Weg bei Untersuchungen über die Konstitution von Protistenkernen, wo die Verhältnisse dadurch noch viel verwickelter werden, daß „idiogenerative“ und „locomotorisch-generative“ Komponente (HARTMANN) meist in einem Kerngefüge vereinigt sind.

Trotzdem scheint es uns aber von großer Wichtigkeit, stets eine färberische Analyse der Kerne mit den verschiedensten Agen-



tien zu versuchen. Zwar kann färberisches Gleich- oder Verschiedenverhalten nicht allein schon über die biochemische Natur und den morphogenetischen Wert eines Strukturelements Aufschluß geben; aber es ist ohne Zweifel von großem Vorteil bei der Verfolgung der einzelnen Kernkomponenten durch die Entwicklungsgeschichte des Kernes, wenn verschiedene, möglichst scharfe Differenzfarben für jene zu Gebote stehen, die konstante Resultate ergeben. Besonders müssen wir im Auge behalten, daß eben manche Kernbestandteile sich mit vielen Färbungen schlecht oder gar nicht darstellen lassen. Ihre Verfolgung wird natürlich überhaupt erst durch ein ihnen entsprechendes Tinktionsverfahren ermöglicht. Das dürfte für die Kernrandschicht der Trypanosomenkerne und mancher Amöbenkerne (vgl. v. WASIELEWSKI und HIRSCHFELD) im allgemeinen der Fall sein.

Konstante Gegensätze in der färberischen Reaktion auf das GIEMSA-Gemisch wurden in neuerer Zeit auch von Kernen anderer Protozoen mitgeteilt.

LOEWENTHAL (1909) erhält mit GIEMSA-Färbung, deren Anwendung allerdings von der unseren etwas verschieden ist (Techn. auf p. 117: Fixier. mit Sublimat oder Sublimatalkohol; Diff. in 70—80 % ig. Alk.), bei *Opalina* eine scharfe und konstante Farbendifferenz: es tritt „ausschließlich an den im Kerninnern befindlichen Chromatinkügelchen die Rotreaktion ein“, ein kugliger Körper jedoch, der nach LOEWENTHAL aus dem Innern der im Kernzentrum angesammelten „chromatischen Masse“ zur Encystierungszeit heraustritt, „färbt sich rein blau“. v. LEYDEN und LOEWENTHAL haben „die rein deskriptive Unterscheidung als Erythrochromatin und Cyanochromatin vorgeschlagen“ indem sie „die Möglichkeit offen ließen, daß sich die beiden so bezeichneten Modifikationen mit funktionell unterschiedenen Chromatinmodifikationen decken könnten“.

Untersuchungen an Infusorien (Balantidien und Infusorien aus dem Netzmagen und Pansen von Rind und Schaf) zeigten, daß „entweder überhaupt nur der Micronucleus rot wurde und der Macronucleus blau, oder wenigstens der Micronucleus ein deutlicheres Rotviolett zeigte als der Macronucleus“.

Beiden von uns untersuchten Trypanosomen zeigen jedenfalls alle angewandten Färbungen, daß zwischen Kernrandschicht und Binnenkörper während der Kernruhe ein starker und konstanter Gegensatz der Färbungsfähigkeit besteht, der auf gewissen qualitativen Verschiedenheiten beruhen muß. Wir können daher nicht

annehmen, daß sie aus demselben Chromatin zusammengesetzt sind. In welchem von beiden wir „Chromatin“ als Homologon der Chromosomensubstanz der Metazoenkerne zu sehen haben, oder ob wir zwei verschiedene Chromatine hier im ruhenden Kern gesondert haben (vgl. HEIDENHAIN'S „Basi“- und „Oxychromatin“ im ruhenden Metazoenkern) läßt sich noch nicht entscheiden.

Verfolgen wir nun das Verhalten von Kernrandschicht, Binnenkörper und Randkörper bei der Kernteilung.

### 3. Kernteilung.

Über die Teilungsvorgänge am Trypanosomenkern liegen recht weit auseinander gehende Beschreibungen vor. Nimmt man die Bilder, die von verwandten Flagellaten gegeben wurden. hinzu, so wird die Mannigfaltigkeit noch größer.

SCHAUDINN (1904) beschrieb bei *Haemoproteus noctuae* (als Geschlechtsgeneration eines Trypanosoms) die Kernteilung im „Ookineten“ als eine primitive Mitose des Außenkernes. Die unter Substanzzug aus dem chromatinhaltigen Binnenkörper ausgebildeten Chromosomen teilen sich und wandern an die Pole. Der Rest des Binnenkörpers (Zentralkorn) schnürt sich hantelförmig durch. Damit stimmen im wesentlichen überein die Angaben von PROWAZEK (1904) für *Trypanosoma lewisi*; und einen ähnlichen Teilungsmodus gibt KEYSSELTZ (1906) für *Trypanoplasma borreli*. Auch BOSE (1905) beschrieb in einer allerdings etwas unbestimmten Mitteilung mitotische Teilungen der Trypanosomenkerne. Im Gegensatz dazu fanden LAVERAN und MESNIL (1904) eine amitotische Kernteilung. Mit einer ganz erheblich verfeinerten Technik — Feuchtfixierung, mannigfaltigere Färbungen — untersuchten später SALVIN-MOORE, BREINL und HINDLE (1907, 1908) von neuem die Cytologie der Trypanosomenzelle. In mehreren Arbeiten stellten sie bei zahlreichen Arten, bei *Trypanosoma gambiense*, *Trypanosoma brucei*, *Trypanosoma equinum*, *Trypanosoma equiperdum*, *Trypanosoma lewisi* eine rein amitotische Kernteilung fest.

FRIEDRICH (1909) beschreibt für *Trypanoplasma helicis* ein „Durchschnüren des Mutterkernes nach Art der einfachsten Protozoenkerteilung“, eine reine „Amitose, die durch das Fehlen eines Innenkörpers bedingt ist“ (l. c., p. 386 f.). Bei *Trypanoplasma congeri* dagegen fand C. H. MARTIN (1910) Amitosestadien mit Streckung und hantelförmiger Durchschnürung des Binnenkörpers, die ganz den von

SALVIN-MOORE, BREINL und HINDLE entsprechen. Eigentümliche Kernspindeln, deren Pole die als „Centrosomen“ fungierenden Blepharoplaste einnehmen, illustrieren die schönen Bilder von DOBELL (1909, tab. 2 fig. 5—10 u. 17—25) für *Trichomastix batrachorum* und *Trichomonas batrachorum* und von MARTIN und ROBERTSON (1911, tab. 11 fig. 16—23) für *Trichomonas gallinarum*. Auch bei gewissen Trypanosomen scheint eine solche Beziehung des Blepharoplasten zu den Teilungspolen des Kernes zu bestehen (*Trypanosoma rotatorium* aus *Hyla arborea* nach FRANÇA und ATHIAS, 1906). Die Kernverhältnisse bei Trypanosomen wurden neuerdings wieder untersucht von ROSENBUSCH (1909) und CHAGAS (1910); da die Arbeit von ROSENBUSCH unter allen neueren über unseren Gegenstand erschienenen die ausführlichsten Angaben bringt und sie durch zahlreiche, offenbar sehr objektgetreue Abbildungen belegt, sei auf sie etwas ausführlicher eingegangen. Der Autor untersuchte *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*,<sup>1)</sup> *Trypanosoma lewisi*, *Tryp. brucei*, *Tryp. equinum*, *Tryp. equiperdum* und fand sie prinzipiell übereinstimmend. Er schildert die „Hauptkernteilung“ folgendermaßen: „Anfangs ist das Caryosom auf ein kleines Korn im Zentrum des Kernes beschränkt, ... nach und nach wächst es heran, sodaß die Kernsaftzone immer schmaler wird.“ In seiner Mitte wird das Centriol als ein dunkleres Körnchen erkennbar. „Das Chromatin der Kernsaftzone sowie die Chromatinkomplexe verschwinden, die Kernsaftzone ist nur als ein breiter Saum erkenntlich. Dieser Vorgang der Chromatinansammlung im Caryosom ist die Vorbereitung zur Teilung.“ Nun entsteht der ganze Teilungsapparat aus dem Caryosom. „Zuerst teilt sich das Centriol hantelförmig, rückt an zwei entgegengesetzte Seiten des Caryosoms“; es nimmt eine richtige Spindelform an, „an der man aber gar keine Struktur erkennen kann, auch keine Centriole mehr; sie ist gleichmäßig diffus gefärbt. Erst nachträglich differenzieren sich nun die Chromosomen, die eine Äquatorialplatte bilden, und die kleinen Polkappen, in die die Centriole eingeschlossen sind“. „Nach der Spaltung der Äquatorialplatte entstehen die Tochterplatten, welche nach den Polen sich verschieben; die Chromosomen verschmelzen von neuem zu einer einheitlichen Masse mit den Polkörpern, in denen die Tochtercentriole liegen. Der achromatische

---

1) Der Autor sieht den Zusammenhang der aus dem Vogelblut gezüchteten Flagellaten mit diesen Hämogregariniden als sicher an, ohne beweisende Kulturversuche anzuführen.

Apparat kollabiert scheinbar, dabei imprägniert auch er sich mit Chromatin, so daß das Bild einer hantelförmigen Teilung eines gleichmäßig gefärbten Caryosoms entsteht. Dieses Bild gewährt den Eindruck einer scheinbaren Amitose, sei es, daß man es als eine einfache hantelförmige Durchschnürung annimmt oder auch die Kernmembran und Kernsaftzone mit in Betracht zieht, und das hantelförmige Caryosom als eine Art Centrosom ansieht, das die äußeren Teile des Kerns gewissermaßen zerstremt.“ Nach der Rückbildung der Spindel erfolgt Einschnürung und Durchtrennung von Membran und Kernsaftzone. „Die Stadien der Äquatorial- und Tochterplatten wurden von MOORE und BREINL übersehen“ (ROSEBUSCH l. c.).

Eine entsprechende Form der Binnenkörpermitose, bei der allerdings die Kernsaftzone während der ganzen Kernteilung von Chromatin erfüllt bleibt, ja sogar das Caryosom „einen Teil des in ihm aufgespeicherten Chromatins an das Außenchromatin“ abgibt (p. 310), stellt BERLINER (1909), allerdings nur nach einem Befund „an einigen wenigen Präparaten“, für *Copromonas major* n. sp. fest. JOLLOS (1911) gibt für *Trypanoplasma helicis* eine ROSEBUSCH's Befund an Trypanosomen entsprechende Mitose des „Hauptkerns“ an.<sup>1)</sup>

Wenn wir es also nach den älteren Angaben von SCHAUDINN u. A. sowie nach diesen neuen mit einer „Mitose“ zu tun hätten, so liegt die Art und Weise, wie sie nach der einen und anderen Schilderung erfolgt so weit auseinander, daß die eine nicht ohne weiteres als Bestätigung der anderen angesprochen werden kann. Wir gestehen offen, daß wir an unsere Untersuchung mit der sicheren Erwartung herantraten, daß wir eine mitotische Teilung finden würden; uns reizte jedoch der Versuch, mit verschiedenen Techniken, besonders mit einer sorgfältigen Anwendung der ROMANOWSKY-Färbung eine Analyse der feineren Verhältnisse zu versuchen, zumal da diese Färbung bei Amöben prachtvolle und ganz konstante Bilder von mitoseartigen Kernteilungsfiguren ergibt, wie die Arbeit von v. WASIELEWSKI und HIRSCHFELD mitteilt und wir uns auch durch Einsicht der ihr zugrunde liegenden Präparate überzeugen konnten. Um so mehr waren wir erstaunt, erheblich andere Verhältnisse zu finden.

Wir fanden in unseren Präparaten eine große Menge in Teilung befindlicher Individuen; in Blutproben, die in besonders günstigen

---

1) Die zahlreichen mehr gelegentlichen Angaben über Teilungsbilder von Trypanosomenkernen, die sich in der Literatur finden, können nicht alle Erwähnung finden.



Infektionsstadien entnommen waren, konnten diese bis zu einem Drittel aller Trypanosomen ausmachen.

Wir beschreiben zunächst unseren Befund an Eisenhämatoxylinpräparaten, die in neuerer Zeit ja hauptsächlich bei cytologischen Protozoenuntersuchungen Verwendung finden. Innerhalb der blassen „Kernsaftzone“ streckt sich der Binnenkörper in die Länge (Fig. 31). Er wird länglich oval, dann stabförmig; und zwar findet nach unseren Präparaten die Streckung des Binnenkörpers stets in der Längsrichtung der Trypanosomenzelle statt, in Übereinstimmung mit den dann folgenden Veränderungen bei der Kernteilung, welche die Streckungsachse in der Längsrichtung der Zelle beibehalten. ROSENBUSCH (l. c., p. 273) beschreibt Verlängerung des Caryosoms in der Querrichtung der Zelle der *Haemoproteus*-Trypanosomen. Das mag mit dem Bau der ganzen Zelle zusammenhängen. Bei jenen Formen ist die Längsstreckung des Körpers nicht so scharf ausgeprägt; es fehlt die undulierende Membran, die am Körper seitlich nach hinten zieht, nach dem im hinteren Körperabschnitt liegenden Blepharoplasten. Bei unseren Trypanosomen haben wir stets nur eine Kernteilung in der Längsrichtung der Zelle gesehen. Dasselbe beschreibt auch MARTIN (1910) für ein *Trypanoplasma*. Ohne daß sich im Eisenhämatoxylinpräparat eine Veränderung in der Kernsaftzone nachweisen ließe, streckt sich nun der Binnenkörper weiter (Fig. 22), bis er schließlich ein recht langer und ziemlich dünner, gerader Stab geworden ist (Fig. 25). Die Kernrandschicht färbt sich in diesen Stadien wie im Ruhekern ganz schwach oder — bei dieser Methode — gar nicht mit Lichtgrün, leicht und gleichmäßig mit Eosin (Fig. 25). Ganz allmählich verdicken sich nun die Enden des Binnenkörpers; es bilden sich kleine Anschwellungen, die nach der Mitte zu in einen sie verbindenden Stab übergehen (Fig. 26). So kommt schließlich eine typische Hantelfigur zustande. Die erst keulenförmigen Binnenkörperenden setzen sich schärfer ab und der sie verbindende mittlere Teil wird zu einem gleichmäßig dünnen Faden (Fig. 27a). Die helle Kernsaftzone hat sich unterdessen um die Mitte des gestreckten Binnenkörpers sanduhrförmig eingeschnürt (Fig. 25, 26) und in zwei helle Höfe um die Binnenkernenden geteilt (Fig. 27a). Wenn die Schilderung von ROSENBUSCH auch für die uns vorliegenden Teilungsformen Geltung hätte, so müßten sich zwischen Fig. 21 und Fig. 26 die Stadien der Binnenkörpermitose einschalten. Wir konnten in allen unseren HEIDENHAIN-Präparaten davon nichts entdecken. Je nach Intensität der Färbung resp.



Differenzierung war der Binnenkörper heller oder dunkler; aber niemals zeigten sich an ihm Differenzierungen wie eine Äquatorialplatte von Chromosomen oder Polkappen; er erschien immer homogen.

Wenden wir uns nun zu den GIEMSA-Präparaten. Sie boten, wie wir sahen, für den ruhenden Kern den Vorzug, daß sie auch den Außenkern gefärbt und daß sie Außenkern und Binnenkörper spezifisch verschieden gefärbt zeigen. Sie gestatten uns, auch während der Teilung das Verhalten beider Kernteile deutlicher zu beobachten. Auch hier sehen wir den blau gefärbten Binnenkörper in der roten Kernrandschicht langsam von annähernd kugliger Gestalt zum länglichen Oval (Fig. 18) und zur Stabform (Fig. 19) übergehen. Dieser Formveränderung folgt die Kernrandschicht, ohne daß die Struktur ihrer alveolären Grundmasse eine Änderung erfähre. Der ganze Kern ist nun in der Längsrichtung der Zelle gestreckt. Eine Änderung in der Farbreaktion hat an keinem Teil stattgefunden; so haben wir also keinen Anlaß, einen erheblichen Substanz austausch, eine Ansammlung von Chromatin aus der Kernsaftzone im Binnenkörper (ROSENBUSCH) oder eine Chromatinabgabe vom Binnenkörper an die Außenschicht (BERLINER) anzunehmen. Diese Identität der Farbreaktion mit dem Ruhekern bleibt auch erhalten, wenn nun die Streckung des stabförmig gewordenen Binnenkörpers weitergeht (Fig. 23, 24). Weder in dem schwach (Fig. 23) noch in dem stärker differenzierten Präparat (Fig. 24) ist etwas von den chromatischen Strukturen einer Mitose zu sehen. Was in der Stadienserie Fig. 18—25, die doch alle Phasen in der Binnenkörperstreckung zeigt, besonders deutlich gegen das Vorhandensein einer „Binnenkörperspindel“ spricht, ist auch die Form dieses Körpers: wir sahen ihn nie spindelförmig, seine Pole sind von der ovalen bis zur Stabform stets abgerundet. Während der fortschreitenden Streckung des Binnenkörpers vollzieht sich nun auch eine Veränderung im Außenkern, nicht in seiner Struktur, aber in der Verteilung seiner Masse. Die rote alveolarisierte Substanz scheint langsam nach den Polen hin abzufließen (Fig. 23, 24). Sie sammelt sich um die Binnenkörperenden an, während sie aus den äquatorialen Teilen schwindet. Wenn man der Kernrandschicht eine gewisse zähe Konsistenz zuschreibt, könnte man bildlich auch sagen, sie wird vom sich streckenden Binnenkörper auseinander gestemmt. In den äquatorialen Regionen wird die Kernrandschicht immer dünner (Fig. 27), bis die äußere Kerngrenze die Mitte des Binnenkörpers erreicht hat und die Außenschicht sich in zwei gleichgroße „Tropfen“, welche um die beiden

Hantelenden liegen, zerteilt (Fig. 28, 53). Die Tochterbinnenkörper werden allmählich kuglig; der zwischen ihnen bestehende, nach wie vor blau gefärbte Verbindungsfaden wird immer dünner und länger (Fig. 28, 29), wobei er sich häufig verbiegt. Dann schmilzt er durch und zwar meist zuerst an den innerhalb der Tochterkerne gelegenen Stellen, so daß er nun nicht mehr bis zum Binnenkörper herreicht. Von Tochterkern zu Tochterkern kann man aber den dünnen blauen Faden noch recht lange ziehen sehen (Fig. 30). MARTIN (1910) hat ihn bei *Trypanoplasma congeri* noch in völlig losgelösten Tochterflagellaten als geraden dunklen Stab vom Kern ausgehen sehen (l. c., fig. 9).

Auf die mit der Methylgrünfärbung erhaltenen Präparate gehen wir hier nicht mehr ein, auch sie zeigen, daß die Farbreaktion von Außenkern und Binnenkörper während der Kernteilung sich in keiner wesentlichen Weise verändert.

Ein eigentümliches Verhalten zeigt während der Kernteilung der rote Randkörper. Wir haben ihn oben schon mit dem „Randkörper“ verglichen, den v. WASIELEWSKI und HIRSCHFELD bei Lohamöben beschrieben haben; so ist es von Interesse, was jene Autoren über sein Verhalten dort angeben: „Anscheinend beginnt die Kernteilung mit einer Teilung des Randkörpers, welcher sich streckt und dann in der Mitte durchschnürt. Dann weichen die Teilstücke auseinander und treten an die Pole des eiförmigen Kernbläschens“ (1910, p. 24). Auch hierfür können wir 2 Figuren von v. WASIELEWSKI geben (Fig. 75 u. 76). Mit diesem Verhalten finden wir eine weitgehende Übereinstimmung. In entsprechend differenzierten GIEMSA-Präparaten findet man häufig 2 Randkörper an entgegengesetzten Kernpolen und zwar an dem nach vorn und nach hinten in der Zelle gerichteten (Fig. 19, 20). Außerdem kamen uns viele Stadien zu Gesicht, die wir als Teilung des roten Kernes deuten müssen. Man sieht den sonst kugligen oder ovalen (Fig. 7 bis 10) Randkörper sich in die Länge strecken (Fig. 11, 13, 14) und zu einem stabförmigen Gebilde werden. Entsprechend seiner Lage in der Kugelschale, die der Außenkern darstellt, krümmt er sich beim Längerwerden (Fig. 15, 16). Dann verdicken sich seine Enden; es entsteht eine Hantelfigur (Fig. 16, 17), ganz ähnlich wie bei der Binnenkörperteilung. Der Verbindungsfaden zwischen den knopfförmig angeschwollenen Enden wird länger und dünner; die schon stark gestreckte Hantel stellt sich in der Längsrichtung des Körpers ein (Fig. 17) zu einer Zeit, da am Binnenkörper sich noch

keine Veränderung zeigt, die auf eine bevorstehende Teilung hinweist. Der Mittelfaden schwindet nun und man sieht die beiden kleinen Körner an den Polen des Binnenkörpers liegen, der sich jetzt zu strecken beginnt (Fig. 18, 19, 20). An den Kernpolen finden sich die roten Körner auch in den folgenden Kernteilungsstadien; hier liegen sie in der Nachbarschaft der Endanschwellungen des Binnenkörpers (Fig. 28) und gelangen in die Tochterkerne (Fig. 29), wo ihre Lage zum Binnenkörper ganz der im Mutterkern entspricht.

Demnach teilt sich also der Randkörper vor der Teilung des Gesamtkernes, seine Hälften rücken an die Teilungspole des Kernes und gelangen hier in die Tochterkerne.

Diese eigentümlichen Teilungsbilder veranlassen uns mithin hauptsächlich, in dem roten Korn innerhalb der Randschicht des Kernes von *Trypanosoma brucei* nicht ein bei der Fixierung entstehendes Fällungsprodukt, sondern eine natürliche Struktur zu sehen. Über ihre morphologische und physiologische Bedeutung in der Trypanosomenzelle läßt sich jedoch kaum schon etwas Sicheres sagen. Ist seine Teilung eine „Selbstteilung“ eines selbständigen lebenden Elements? Spielen die beiden Teilkörner in ihrer Lagerung an den Streckungspolen des Kernes irgendeine „aktive“ Rolle, indem sie etwa an der Streckung und Endverdickung des Binnenkörpers und dem Substanzzufluß nach den Polen im Außenkern ursächlichen Anteil nehmen — oder wird auch die Verteilung der Randkörpersubstanz an die Teilungspole von anderen Momenten veranlaßt, die auch die übrigen Vorgänge der Kernteilung bestimmen? Haben wir in dem Randkörper etwa ein „Nucleocentrosom“ zu sehen, den integrierenden Bestandteil der „locomotorisch generativen Komponente“ des Kernes oder einen im Vergleich mit dem Binnenkörper mehr akzessorischen Teil, der etwa mit Stoffwechselvorgängen im Kern in Beziehung steht? Eine morphologische oder genetische Beziehung des Randkörpers zum Binnenkörper haben wir nie gefunden, etwa einen Austritt oder eine Abschnürung. Ein rotes Korn im Innern des Caryosoms, wie KEYSSELITZ (1906) es bei *Trypanoplasma borreli* manchmal sah, kam uns, wie früher erwähnt, nie zu Gesicht. Uns für eine der oben angeführten Möglichkeiten zu entscheiden, scheint uns nach den Beobachtungen an einem einzelnen Objekt noch nicht geboten.

Nun noch einige Worte über den Charakter der hier vorliegenden Kernteilung im allgemeinen. Zu welchem Typus gehört sie?

Nach der allgemein üblichen Bezeichnung würden wir, entsprechend FLEMING's (1882) Definition von einer „Amitose“ sprechen, da Chromosomen und eine Spindel nicht vorhanden sind. Nun ist aber kein Zweifel, daß zwischen der bei Metazoen gelegentlich vorkommenden meist ziemlich unregelmäßig verlaufenden „direkten“ Teilung und den Teilungen der Protozoenzellen ein prinzipieller Gegensatz besteht in der Bedeutung, die der Akt der Verteilung so wichtiger Zellbestandteile hier und in jenen Ausnahmefällen hat. Dieser Unterschied kommt offenbar auch in den strukturellen Veränderungen an den Kernen zum Ausdruck, und je genauer wir die Kernteilungen bei Protozoen kennen lernen, desto mehr festigt sich die Anschauung, daß eine einfache direkte Teilung bei Protozoen nicht vorkommt, daß immer mehr oder weniger komplizierte Einrichtungen vorhanden sind, die für einen ganz geregelten Verlauf der Kernteilung sorgen. Das hat HARTMANN dadurch zum Ausdruck gebracht, daß er für die gesetzmäßigen Teilungen von Protistenkernen durch seinen Schüler NÄGLER den Terminus „Promitose“ vorschlagen ließ (NÄGLER, 1909, p. 46; HARTMANN, 1911, p. 7). Er legt dabei das Hauptgewicht auf das Vorhandensein eines Teilungsapparats, und definiert daher die Promitose „als eine Kernteilung, die weder ausgesprochene Mitose, noch Amitose ist und sich charakterisiert durch die Teilung eines Nucleocentrosoms, des Caryosoms“ (NÄGLER, p. 46). Wir halten mit HARTMANN für sehr wahrscheinlich, daß alle Protistenkerne neben der „idochromatischen“ eine „locomotorische“ Komponente besitzen, möchten aber, da noch so mannigfache Zustände, Reaktionsweisen und Veränderungen an Binnenkörpern beschrieben werden, den praktischen Begriff der Promitose nicht fest mit dem „Caryosombegriff“ verknüpfen.

Mag nun im Binnenkörper oder dem Randkörper die locomotorische Komponente liegen, jedenfalls scheint es uns richtig, den von uns beschriebenen gesetzmäßigen Teilungsvorgang des Trypanosomenkernes als „Promitose“ in dem Sinne HARTMANN's zu bezeichnen.

In einer anderen Beziehung steht aber die Kernteilung der Trypanosomen der Amitose mancher Metazoenkerne näher als der mitotischen Teilung: Es treten keine spezifischen Teilungsstrukturen der chromatischen Substanz, keine Chromosomen, auf. Darin liegt ein ganz wesentlicher Unterschied in dem Aussehen der Teilungsfiguren und nach der herrschenden Vorstellung von der Konstitution des ruhenden Metazoenkernes in der Verteilungsart der idochromatischen Substanz bei diesen. Für die Protistenkerne braucht das



nicht gleichermaßen zu gelten. Vielleicht kann man gerade in der Möglichkeit einer durch mehrere Generationen sich fortsetzenden amitotischen resp. promitotischen Teilung, bei der die chromatische Substanz die „Kernruhestruktur“ beibehält, ein Moment sehen, das für HARTMANN'S Hypothese spricht, „daß die ganze Chromosomenplatte der einwertigen Protistenkerne einem einzigen Chromosom des Metazoenkernes entspricht“ (1911, p. 19).

Gegenüber den Bildern von ROSENBUSCH können wir nur sagen, daß wir solche Zustände des Binnenkörpers nie in unseren Präparaten fanden und auch in die völlig geschlossene Reihe der Teilungsvorgänge nirgends einzuordnen wüßten. Wir wollen damit keineswegs die Richtigkeit der von dem Autor gegebenen Figuren bestreiten. Wir halten es nicht für ausgeschlossen, daß neben dem von uns und anderen Autoren gesehenen „amitotischen“ Teilungsprozeß, noch ein anderer Kernteilungsmodus bei derselben Art vorkommen kann.

Daß die Kernteilung bei Protozoen einer Art verschieden ablaufen kann, ist mehrfach beschrieben worden; so vollzieht sich nach JANICKI (1909) der Teilungsprozeß im vegetativen Zustand von *Entamoeba blattae* „amitotisch und mitotisch, ohne daß es bis jetzt möglich gewesen wäre einzusehen, unter welchen Umständen der eine oder der andere Teilungsmodus platzgreift“ (p. 385). NÄGLER (1909) berichtet von zwei verschiedenen Kernteilungsmodi bei Amöben. HARTMANN und CHAGAS (1909) führen neben dem als Norm angesprochenen, am Caryosom sich abspielenden mitotischen Teilungsprozeß eine „abgekürzte“ Kernteilung bei *Prowazekia cruzi* an.

Ja wir haben selbst bei *Trypanosoma brucei* einen Befund zu verzeichnen, der als Hinweis darauf angesehen werden kann. Wir fanden in einem GIEMSA-Präparat aus einer Blutprobe, die relativ wenige in Teilung befindliche Tiere enthielt, ein Exemplar, dessen Kernbild kaum anders denn als Teilungsspindel gedeutet werden kann. Wir haben es in Fig. 31 wiedergegeben. Man sieht ein blasses, bläulichviolettes Oval, dessen beide Enden zugespitzt sind; hier liegen, scharf abgehoben zwei kleine rote Körner. Die Längsstreckung der Figur, die man auch als Doppelkegel bezeichnen kann, fällt in die Längsachse der Zelle. Um den Äquator ist ein Ring tieferer Substanz gelagert; ob er kontinuierlich herumläuft oder aus einzelnen Brocken besteht, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Dieses Bild entspricht recht weitgehend nach Substanzverteilung und Farbreaktion der einzelnen Teile den mitoseähnlichen Teilungen von manchen Amöbenkernen. So haben v. WASIELEWSKI



und HIRSCHFELD für Strohamöben beschrieben und in den Farben des GIEMSA-Präparats abgebildet, wie bei der Kernteilung die Kernrandschicht sich in eine äquatoriale „Mutterplatte“ vereinigt, die sich in zwei rote Tochterplatten teilt, welche nach den Polen rücken. Wenn der Vergleich mit unserem Falle gestattet ist, so ergibt sich daraus — was ja auch ganz übereinstimmt mit der Farbreaktion der Teile des Trypanosomenkernes in allen von uns beobachteten Stadien — daß nicht der Binnenkörper, sondern der Außenkern die „idiochromatische Komponente“ des Kernes darstellt, daß keine Caryosommitose vorliegt, sondern daß die Kernrandschicht die Äquatorialplatte liefert. Bei den erwähnten Amöben ist das sicher der Fall und wir sind daher dort durchaus berechtigt, die Masse der Kernrandschicht als „Chromatin“ im Sinne von Homologon der Chromosomensubstanz der Metazoenkerne anzusprechen; nach v. WASIELEWSKI und HIRSCHFELD lassen sich sogar rotgefärbte „Chromosomen“ in der Äquatorialplatte voneinander unterscheiden. Leicht möglich, daß hier die Eisenhämatoxylinfärbung täuschende Bilder liefert, indem sie die Substanz der Kernrandschicht nur in ihrer starken Verdichtung als Äquatorialplatte darstellt, wie das tatsächlich bei den Amöben der Fall ist. Ob das für die Bilder von ROSENBUSCH zutrifft, können wir natürlich nicht entscheiden. Wir wollten jedoch diese Fragen nicht unberührt lassen, da sie deutlich zeigen, wie wünschenswert eine möglichst sorgfältige Untersuchung aller Stadien in den Kernzyklen mit möglichst verschiedenen Farbreaktionen ist.

Das Exemplar der Fig. 31 läßt sich jedenfalls nicht in die Stadienreihe Fig. 17—30 einreihen; wir sehen hier in allen allmählich ineinander übergehenden Phasen die Kernrandschicht in völliger Kontinuität auf der Kernoberfläche, stets die Pole umhüllend.

Jedenfalls kommt also in der Vermehrung der indifferenten Formen von *Trypanosoma brucei* eine amitotische Teilung (im allgemeinen Sinn) des Kernes vor, eine Verteilung der Substanz des Außenkernes ohne Herausbildung von Chromosomen, eine hantelförmige Durchschnürung des Binnenkörpers und des Randkörpers.

#### 4. Blepharoplast und Saumgeißelapparat.

In einer normalen Trypanosomenzelle fällt bei der Untersuchung gefärbter Präparate außer dem Kern noch ein zweiter intensiv färb-

barer Körper auf, der sogenannte Blepharoplast, über dessen Natur und Bedeutung die Ansichten heute noch geteilt sind, und der infolgedessen von den verschiedenen Autoren in der mannigfachsten Weise gedeutet worden ist.

RABINOWITSCH und KEMPNER (1899) faßten den Kern des von ihnen untersuchten Rattentrypanosoms (*Trypanosoma lewisi*) und diesen Körper „als ein zusammengehöriges Ganzes“ auf, „das dem Kern der andern Flagellaten entspricht“ (l. c., p. 260). Das Gebilde, das nach unserer heutigen Kenntnis den eigentlichen Kern der Trypanosomenzelle darstellt, soll nach Ansicht der genannten Autoren ein „chromatinartiges Gerüst“ sein, während der bisweilen weit davon entfernt liegende stark färbare Körper, der aus dem Chromatingerüst hervorgehen soll, einen „Nucleolus“ repräsentiert. Diese Auffassung des in Rede stehenden Körpers als eines „extranucleären Nucleolus“, die hauptsächlich auf seine intensive Färbbarkeit gegründet war, stimmte jedoch mit den allgemeinen cytologischen Vorstellungen zu wenig überein, als daß sie Anklang hätte finden können.

Eine ebenfalls aus dem Jahre 1899 stammende vorläufige Notiz sowie eine ausführlichere Arbeit (1902) von PLIMMER und BRADFORD über den Nagana-Parasiten, dem die beiden Autoren den Namen *Trypanosoma brucei* beilegte, enthalten Anschauungen, die in gewissem Sinne an in neuster Zeit vertretene Vorstellungen über die Trypanosomenzelle anklingen. Die genannten beiden Autoren sind nämlich der Ansicht, daß die Trypanosomen zweikernige Zellen sind, und zwar unterscheiden sie, wie bei den Ciliaten, einen Macro- und einen Micronucleus. Der Micronucleus würde dem heutzutage meist als Blepharoplast bezeichneten Gebilde entsprechen. Eine genauere Untersuchung des fraglichen Gebildes der Trypanosomenzelle hat jedoch ergeben, daß das Schicksal desselben in keiner Beziehung dem des Micronucleus bei den Ciliaten gleicht. Die Bezeichnung des in Rede stehenden Körpers als „Micronucleus“, die auch noch in einer neueren Arbeit (Bosc, 1905) häufig Verwendung findet, gibt leicht Anlaß zu Verwechslungen und falschen Homologisierungen und läßt sich deshalb nicht rechtfertigen.

Daß der an der Geißelbasis der Trypanosomenzelle gelegene Körper weder einem „Nucleolus“ noch einem „Micronucleus“ entsprechen könne, erkannten bereits v. WASIELEWSKI und SENN (1900). Nach Ansicht dieser Autoren ist der fragliche Körper kein endoplasmatisches Gebilde, sondern ein „zum Periplast gehörendes Organ,

das mit der undulierenden Membran in inniger Beziehung steht“. Ähnliche Gebilde wurden schon von STRASSBURGER (1899) bei den Schwärmosporen und Gameten einiger Fadenalgen sowie von HOYER (1899) bei *Colpidium colpoda* beschrieben. Letzterer bezeichnet die an der Basis der Cilien von *Colpidium* gelegenen Körperchen als „Geißelwurzel“, und diese indifferente Bezeichnung sowie den von WEBBER (1897) geprägten Ausdruck „Blepharoplast“ schlugen v. WASIELEWSKI und SENN (l. c., p. 466) auch für den an der Basis der Trypanosomengeißel gelegenen Körper vor. Diese beiden Bezeichnungen finden auch heute noch am meisten Verwendung, und zwar wohl hauptsächlich deshalb, weil sie den Vorteil der Indifferenz haben und über Wesen und Bedeutung des durch sie bezeichneten Körpers, über dessen Natur, wie schon erwähnt, auch heute noch die Meinungen geteilt sind, nichts aussagen wollen.

Einen Zusammenhang zwischen Geißel und „Blepharoplast“ der Trypanosomen stellten auch LAVERAN und MESNIL (1900, 1901a, 1901b, 1904) fest. Hinsichtlich der Bedeutung des Blepharoplasten vertreten sie die Ansicht, daß er ein Centrosom sei, das in diesem Falle zwar keine Rolle bei der Kernteilung mehr spielt, wohl aber das Zentrum für die Bewegungen des Trypanosomenkörpers abgebe. Die beiden Autoren begründen diese ihre Auffassung mit dem Hinweis auf das Centrosom der männlichen Geschlechtszellen bei Tieren und Pflanzen, sowie auf die Verhältnisse bei *Noctiluca*, bei welcher die Geißel sich nach vollendeter mitotischer Kernteilung aus der „Attraktionssphäre“ entwickelt (ISHIKAWA, 1899).

Der Anschauung von der Centrosomennatur des Blepharoplasten schlossen sich hinsichtlich der Flagellaten und der Schwärmstadien verschiedener anderer Protozoen mehrere Autoren an, so LEGER (1901), SCHAUDINN (1902) u. A. Auch in neueren Arbeiten (BOSC, 1905. SALVIN-MOORE und BREINL, 1907, 1908) wird der Blepharoplast häufig als Centrosom bezeichnet.

Im Anschluß an diese Auffassung entwickelte sich dann die Ansicht einer ganzen Reihe von Autoren, die die Trypanosomenzelle für zweikernig halten, indem sie den Blepharoplasten für einen zweiten, vollwertigen Kern ansprechen. Von SCHAUDINN und ebenso von LAUTERBORN war bereits 1896, gelegentlich der Erörterungen über die Phylogenie des Centrosoms, zuerst die Annahme ausgesprochen worden, daß es sich im Centrosom um das Homologon eines echten Kernes, um einen spezialisierten und in mancher Hinsicht reduzierten Kern handle. Da lag es denn nahe,

daß SCHAUDINN, der ja von der Centrosomennatur des Blepharoplasten überzeugt war, diesen ebenfalls für einen Kern ansprach (1905). Der Blepharoplast ist nach SCHAUDINN'S Ansicht funktionell dem während des vegetativen Lebens untätigen Micronucleus der Ciliaten nicht gleichzusetzen, wohl aber lassen sich die beiden Gebilde darin vergleichen, daß sie beide an der Befruchtung aktiv beteiligt sind. Es verschmilzt nach SCHAUDINN'S Schilderung in diesem Vorgang bei den Trypanosomen Kern mit Kern und Blepharoplast mit Blepharoplast, dann rückt der Blepharoplast in den Kern, wodurch ein sog. Synkaryon (SCHAUDINN, 1905) oder Amphikaryon (HARTMANN und PROWAZEK, 1907) entsteht. Wenn so, nach SCHAUDINN, einerseits in gewissem Sinne die Möglichkeit einer Vergleichung zwischen dem Blepharoplast der Trypanosomen und dem Micronucleus der Ciliaten besteht, so ist andererseits der beim Übergang in den Ruhezustand zugrunde gehende Locomotionsapparat der Trypanosomen, der ja aus dem Blepharoplasten entstehen soll, dem Macronucleus der Infusorien vergleichbar. Nun hat aber ferner das Syn- oder Amphikaryon der Trypanosomen die Fähigkeit, einen generativen Kern, den Blepharoplasten, sowie zu gewissen Zeiten vegetative, im Plasma zugrunde gehende Chromidien zu produzieren. „Man ist also“, nach SCHAUDINN (1905), „berechtigt, die Chromidien mit dem Makronucleus, den Kern selbst mit dem Mikronucleus zu vergleichen.“ „Wir können somit“, fährt SCHAUDINN fort, „das Resultat abstrahieren, daß in der Trypanosomenzelle ein doppelter Kerndimorphismus verwirklicht ist; es sind gewissermaßen zwei differente Infusorienkernapparate miteinander verbunden.“ Wie verhalten sich nun aber Kern und Blepharoplast der Trypanosomenzelle, die ja, nach SCHAUDINN, beide in gewissem Sinne dem Micronucleus der Ciliaten vergleichbar sind, zueinander? Der Dimorphismus dieser beiden Kerne ist, nach SCHAUDINN'S Auffassung, ein Geschlechtsdimorphismus, der darin besteht, daß beide Kerne zwar im Grunde zwitterig sind, der „Hauptkern“ aber vorwiegend weibliche, der Blepharoplast dagegen vorwiegend männliche Eigenschaften enthält. Bei der Copulation der Trypanosomen verschmilzt dann „der kräftigere ♀ Kern des Makrogameten mit dem geschwächten ♀ des Mikrogameten und der geschwächte ♂ Kern des Weibchens mit dem kräftigen ♂ Kern des Männchens“, worauf jeweils das ♂ Synkaryon in das ♀ Synkaryon hineinrückt. Das Wesen der Doppelbefruchtung bei den Trypanosomen besteht also nach SCHAUDINN (1905) darin, daß die Vermehrungsfähigkeit



der Zelle hemmende Kerndifferenz wieder ausgeglichen wird und somit wieder vermehrungsfähige indifferente Formen entstehen.

Außer auf das Verhalten des Blepharoplasten, wie es sich nach SCHAUDINN's Ansicht bei der Befruchtung von *Haemoproteus noctuae* darstellt, offenbart sich nach den Untersuchungen desselben Autors über die Herkunft des Blepharoplasten beim Übergang des Ookineten in das *Haemoproteus*-Trypanosom die Kernnatur des Blepharoplasten dadurch, daß dieser aus dem der Zygote, dem Amphicaryon, durch heteropole Mitose hervorgeht. Hiermit nimmt der Kerndimorphismus wieder seinen Anfang. Außer auf seine eigenen Untersuchungen konnte sich SCHAUDINN (1905) auch auf Arbeiten PROWAZEKs berufen, durch welche nach seiner Ansicht ebenfalls „die Kernnatur des Blepharoplasten erwiesen“ wurde. In späteren Arbeiten, zumal von HARTMANN und PROWAZEK (1907) wird dann die Herleitung des Blepharoplasten speziell auf das Karyosom des Amphikaryons übertragen, das als Träger der „locomotorisch-generativen“ und „idio-generativen“ Komponente angesprochen wird (HARTMANN 1911).

Als weitere Argumente für die Kernnatur des Blepharoplasten werden dann von HARTMANN, PROWAZEK und ihren Schülern hauptsächlich die Struktur und der Teilungsmodus des Blepharoplasten ins Feld geführt. Hinsichtlich seiner Struktur soll der Blepharoplast dem „Hauptkern“ der Trypanosomen gleich sein, d. h. einen somatischen Außenkern, ein Caryosom und in diesem ein Centriol aufweisen (RCSENBUSCH, 1909 u. A.). Die Teilung des Blepharoplasten ferner soll ebenfalls in genau der gleichen Weise vor sich gehen wie die des Hauptkernes, auf mitotischem Wege unter Ausbildung einer deutlichen Spindel (BOSC 1905, ROSENBUSCH, 1909).

Im Anschluß an SCHAUDINN's Arbeit über den „Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*“ wurde die Annahme der Doppelkernigkeit auch auf andere Blutparasiten ausgedehnt, so namentlich auf die verschiedenen Formen des Malaria-parasiten (HARTMANN, 1907, HARTMANN und JOLLOS, 1910). Alle diese Blutparasiten, die bisher teils zu den Flagellaten, teils zu den Sporozoen gerechnet wurden, faßte HARTMANN in der Flagellatenordnung „Binucleata“ zusammen und leitet sie sämtlich von Trypanosomen-artigen Flagellaten ab, wobei er eine stufenweise Rückbildung des Locomotionsapparats annimmt.

Mit dem Blepharoplasten steht die Saumgeißel der Trypanosomen in enger Beziehung. Nach den Untersuchungen von SCHAUDINN und v. PROWAZEK bildet sie sich ja sogar aus ihm bei dem Übergang



des eines Bewegungsapparats entbehrenden Ookineten in die Trypanosomenform. So seien auch kurz die Anschauungen der Autoren über das Verhalten der Trypanosomengeißel bei der Zellteilung erwähnt. Es stehen sich bezüglich dieser Frage zwei Ansichten gegenüber, von denen die eine besagt, daß die Geißel sich vor der Teilung der Trypanosomenzelle der Länge nach teile, während nach der anderen Ansicht das eine Tochterindividuum die alte Geißel erhält, für das andere aber vom Blepharoplasten aus eine neue Geißel gebildet wird.

So geben RABINOWITSCH und KEMPNER (1899) sowie v. WASIELEWSKI und SENN (1900) für *Trypanosoma lewisi* an, daß keine Längsspaltung der Geißel stattfindet, sondern daß die neue Geißel sich durch einfaches Vorwachsen vom geteilten Blepharoplasten aus bilde. Nach ROSENBUSCH (1909) entsteht bei den vegetativen Teilungen der Trypanosomen die neue Geißel nach vorangehender Mitose des Blepharoplasten in genau der gleichen Weise, wie es SCHAUDINN (1904) für die „Ookineten“stadien der „*Haemoproteus*-Trypanosomen“ beschrieben hat, d. h. durch eine zweimalige Mitose, indem aus dem einen Blepharoplasten das Basalkorn und aus diesem dann die Geißel hervorgeht.

Nach dieser Übersicht über die hauptsächlichsten bisher hinsichtlich des Locomotionsapparates der Trypanosomen veröffentlichten Untersuchungsergebnisse und Anschauungen gehen wir zur Beschreibung unserer Befunde bei *Trypanosoma brucei* über.

Der Blepharoplast liegt bei diesem *Trypanosoma* stets nahe dem stumpfen, geißellosen Hinterende. In den nach GIEMSA gefärbten Präparaten erscheint er als leuchtend und rein rot gefärbtes Korn von beträchtlich kleinerem Umfange als der Kern, das in den nicht in Teilung befindlichen Stadien eine annähernd kugelförmige Umgrenzung aufweist (Fig. 1—3, 32, 34). Die Figg. 1—3, welche ein und dasselbe Trypanosom auf verschiedenen Stadien der Differenzierung darstellen, zeigen deutlich, daß in keinem der verschiedenen Färbungsgrade der Blepharoplast auch nur eine Spur von Blaufärbung aufweist. Nach der Eisenhämatoxylinfärbung zeigt der Blepharoplast eine dunkelgraue bis schwarze Farbe (Fig. 33, 35). Er stimmt in diesen Präparaten also hinsichtlich der Färbung mit dem Binnenkörper des Kernes überein, während in den GIEMSA-Präparaten stets ein deutlicher Färbungsgegensatz zwischen dem die blaue Farbkomponente enthaltenden Caryosom und dem rein rot

gefärbten Blepharoplasten besteht, wie das die meisten unserer nach GIEMSA-Präparaten gezeichneten Figuren erkennen lassen. Meist reicht das blau gefärbte Wabenwerk des Zellplasmas bis an den Blepharoplasten heran.

ROSENBUSCH beschreibt nach Hämatoxylin-Präparaten den Blepharoplasten als stark färbbaren Körper, der von einem hellen, gegen das Plasma durch eine feine Membran abgegrenzten Hof umgeben ist. Er schließt daraus, daß der Blepharoplast eine dem Kern entsprechende Struktur habe, indem er das intensiv färbbare Korn dem Caryosom, den hellen Hof der Randzone des Hauptkernes homologisiert. Dieser Ansicht können wir uns auf Grund unserer Befunde nicht anschließen. Wo in unseren Präparaten sich ein heller Saum um den Blepharoplasten zeigt, was nur selten der Fall ist, ist er niemals scharf abgegrenzt, sondern geht unmerklich in das Plasma über. Niemals sieht man in ihm eine rote Substanz wie in der Randschicht des Kernes. Wo ein kleiner Hof um den Blepharoplasten vorhanden ist, glauben wir ihn auf Schrumpfungerscheinungen zurückführen zu müssen, die an der Grenze, wo zwei Strukturelemente von verschiedener Dichte zusammenstoßen, leicht auftreten.

Es sei in diesem Zusammenhang auch auf den von uns ebenfalls untersuchten blepharoplastlosen Stamm von *T. brucei* hingewiesen. Durch Behandlung von Nagana-kranken Mäusen mit Pyronin gelang es WERBITZKI (1910), den Blepharoplast der Trypanosomen zum Verschwinden zu bringen, und diese Blepharoplastlosigkeit ließ sich viele Generationen hindurch erhalten. Auch in dem von uns untersuchten blepharoplastlosen Stamm fanden wir lange Zeit hindurch nur Individuen, in denen weder GIEMSA- noch HEIDENHAIN-Färbung einen Blepharoplasten ergab, doch können wir auch die Beobachtung WERBITZKI's bestätigen, daß nach einer Reihe von Generationen unter den Individuen ohne Blepharoplast auch wieder Trypanosomen mit einem solchen auftreten können (Fig. 13). Leider gelang es bis jetzt noch nicht, etwas Sicheres darüber zu ermitteln, auf welche Weise der Blepharoplast verschwindet. Ob er in den von der Einwirkung betroffenen Individuen zugrunde geht oder seine Teilungsfähigkeit gelähmt wird — darüber können nur Vermutungen geäußert werden. Es müßte äußerst merkwürdig erscheinen, wenn ein Gebilde von der komplizierten Struktur und der funktionellen Wichtigkeit eines Kernes sich aus der Zelle sollte einfach ausschalten lassen, ohne daß an dem morphologischen und physiolo-

gischen Verhalten der Zelle sonst irgendwelche Veränderungen bemerkbar werden, wie das bei den Trypanosomen tatsächlich nicht der Fall ist.

Als erstes Anzeichen einer Teilung des Blepharoplasten findet man eine Längsstreckung des vorher meist kreisrunden Körpers (Fig. 15, 36, 40), der jedoch stets kleiner bleibt als der Kern. Es erfolgt dann eine einfache Durchschnürung dieses länglichen Gebildes (Fig. 17, 18, 37, 38). Wenn die beiden Körner weiter auseinander rücken, entstehen Hantelfiguren; sie bleiben eine Zeitlang durch einen dünnen, nach GIEMSA rot gefärbten Faden in Verbindung (Fig. 8, 39, 42). Nach Durchtrennung dieser Verbindung sind zwei in ihrem Aussehen dem ursprünglichen Blepharoplasten vollkommen gleiche Körper in der Trypanosomenzelle vorhanden, wie das mehrere der von uns abgebildeten Teilungsstadien zeigen (Fig. 43 ff.). Der eine von ihnen liegt nahe dem Hinterende des Trypanosoms, während der andere weiter nach vorn gelegen ist.

Da nach ROSENBUSCH (1909) „die Teilungsvorgänge, die an dem Blepharoplasten zu beobachten sind, als ein endgültiger Beweis der Kernnatur des Blepharoplastenkernes“ gelten müssen, so sei hier noch etwas näher auf die Beschreibung, die ROSENBUSCH von der Teilung des Blepharoplasten giebt, eingegangen: Bei den „*Haemoproteus*-Trypanosomen“ entsteht, nach dem genannten Autor (l. c., p. 275), „aus dem Blepharoplast-Innenkorn eine komplette Spindel mit Centrosomen und Aequatorialplatte. . . . Die Aequatorialplatte teilt sich dann in zwei Tochterplatten, die hierauf mit den Centrosomen zu den Tochterblepharoplasten verschmelzen. . . . Die Tochterblepharoplaste stehen anfangs noch durch eine breite achromatische, faserige Brücke in Verbindung. Bei den abgekugelten Formen wird dieselbe zu einem feinen Faden ausgezogen, während sie sich gewöhnlich sofort durchschnürt.“ Eine im wesentlichen gleiche Beschreibung gibt ROSENBUSCH von der Blepharoplastenteilung bei *Trypanosoma equinum*, dem Erreger des Mal de Caderas (l. c., p. 288).

Das einzige, was wir von dieser Beschreibung ROSENBUSCH'S in unseren Präparaten bestätigt finden, ist eine Verbindung zwischen den beiden Tochterblepharoplasten, die sich aber nicht als breit und achromatisch, sondern, wie bei den von ROSENBUSCH erwähnten abgekugelten Formen, als ein feiner Faden erweist, der sich nach GIEMSA ebenso rot färbt, wie die Blepharoplaste selbst. Irgendwelche Andeutung einer Spindel, die für eine mitotische Teilung des Blepharoplasten, genauer des „Blepharoplast-Innenkörpers“ spräche,

konnten wir in unseren Präparaten weder nach GIEMSA- noch nach HEIDENHAIN-Färbung jemals entdecken. Wir glauben auch nicht, die Stadien der Äquatorialplatte und Tochterplatten übersehen zu haben, sondern sind vielmehr der Meinung, eine ziemlich lückenlose Reihe von Stadien der einfachen Durchschnürung des Blepharoplasten aus unseren Präparaten gegeben zu haben. Auch waren die Teilungen des Blepharoplasten in unseren Präparaten durchaus nicht etwa selten, so daß wir wohl hoffen dürfen, alle wichtigen Phasen dieses Vorganges gesehen zu haben.

Wir sind mithin auf Grund unserer Präparate nur in der Lage, bei *Trypanosoma brucei* das Vorkommen einer Teilung des Blepharoplasten auf dem Wege der einfachen Durchschnürung mit Sicherheit zu behaupten, während sich uns für die Annahme einer mitotischen Teilung des Blepharoplasten keinerlei Anhaltspunkte ergaben.

Neuerdings stellte auch MARTIN (1910) bei *Trypanoplasma congeri* eine Teilung des Blepharoplasten durch einfache Durchschnürung („by a simple transverse constriction“, l. c., p. 494) fest, und NERESHELMER (1911) bemerkt hierzu: „Die Bilder, die MARTIN giebt, sehen allerdings durchaus nicht darnach aus, als sei hier nur durch mangelhafte Technik eine amitotische Teilung des Blepharoplasten vorgetäuscht.“ Auch die Beschreibungen und Abbildungen, die ältere Autoren von der Teilung des Blepharoplasten gegeben haben, sprechen wohl, mit wenigen Ausnahmen (Bosc, 1905), für einen amitotischen Teilungsmodus des Blepharoplasten.

Die Saumgeißel und die undulierende Membran der Trypanosomen, die ja mit dem Blepharoplasten in enger Beziehung stehen, sind so oft und so genau in morphologischer Hinsicht beschrieben worden, daß es überflüssig ist, hier nochmals eine Beschreibung dieser Bewegungsorganellen der Trypanosomen zu geben. In der Mehrzahl der Fälle läßt sich an dem dem Blepharoplasten benachbarten Geißelende ein Basalkorn sowohl nach GIEMSA- als auch nach HEIDENHAIN-Färbung deutlich erkennen. Mit dem Blepharoplasten sahen wir es nicht in einer fibrillären Verbindung, wie das für manche Flagellaten beschrieben wird. Auch bei dem blepharoplastlosen Stamme ist das Basalkorn vorhanden. Es setzt sich von der Geißel nicht scharf ab, sondern stellt mehr eine birn- oder zitronenförmige Verdickung dar, in welche der dünne Faden allmählich übergeht (Fig. 18, 27 a, 32, 33 u. a.).

Das Basalkorn färbt sich, ebenso wie der Blepharoplast und die



Saumgeißel nach GIEMSA rot, nach Eisenhämatoxylin-Färbung schwarz (Fig. 32, 33), während die undulierende Membran nach GIEMSA-Färbung einen hellrosa Ton annimmt und in HEIDENHAIN-Präparaten die Färbung der Gegenfarbe aufweist, d. h. nach Lichtgrün-Färbung leicht grünlich, nach Eosin-Gegenfärbung dagegen rosa erscheint. An dem freien Geißelende haben wir eine konstante Verdickung, ein „Endknöpfchen“ nicht gefunden.

Viel weniger übereinstimmend als die Morphologie der undulierenden Membran und der Geißel bei der nicht in Teilung befindlichen Trypanosomenzelle lauten die Angaben der Autoren über das Verhalten des Saumgeißelapparats bei der Teilung der Trypanosomen.

Wir schildern zunächst die Befunde, die uns unsere Präparate von *Trypanosoma brucei* in dieser Hinsicht ergaben: Wenn eine Trypanosomenzelle sich zur Teilung anschickt, so bemerkt man, noch ehe Blepharoplast und Kern irgendwelche Anzeichen der beginnenden Teilung erkennen lassen, eine Verdoppelung des Basalkornes der Geißel (Fig. 34, 35), die wohl auf dem Wege einfacher Durchschnürung zustande kommt; Anzeichen einer mitotischen Teilung, wie Bosc (1905) sie auch für das Basalkorn beschreibt, konnten wir jedenfalls nicht entdecken. Gleichzeitig sieht man, daß auch das basale Geißelende ein Stück weit gespalten ist (Fig. 34, 35). Diese Aufspaltung der Geißel schreitet allmählich immer weiter fort, während nun die Teilung des Blepharoplasten erfolgt (Fig. 36ff.). Es kommt vor, daß die Aufspaltung der Geißel schon beträchtlich weit vorgeschritten ist, während der Blepharoplast noch in dem der Teilung vorausgehenden Stadium der Streckung sich befindet (Fig. 40). Die undulierende Membran spaltet sich ebenfalls auf, was man wohl daraus schließen darf, daß, wie man an günstig gelegenen Trypanosomen sehen kann, jedes der beiden basalen Geißelenden schon in einem ziemlich frühen Stadium der Geißelaufspaltung am Rande einer undulierenden Membran verläuft (Fig. 39—41). Auch wenn schon 2 Geißeln von sehr beträchtlicher Länge vorhanden sind, ist ihr Verlauf auffallend parallel. Die eine undulierende Membran mit ihrem Randfaden wiederholt ganz genau die Windungen der anderen (Fig. 39, 42, 45, 46 u. a.). Die Aufspaltung der Geißel kann unter Umständen fast bis zum Vorderende des Trypanosoms fortschreiten, ohne daß eine Trennung der einen Geißel von der anderen erkennbar wird (Fig. 53, 54). Häufig aber reißt schon auf einem früheren Stadium der Aufspaltung die eine Geißel, und zwar



die von dem zunächst am Hinterende gelegenen Blepharoplasten ausgehende, von der anderen los, so daß jetzt 2 getrennte Geißeln vorhanden sind: eine längere, die von dem weiter nach vorn gelegenen Blepharoplasten ausgeht und sich vorn in das freie Ende der ursprünglichen Geißel fortsetzt; und eine kürzere, die zunächst nicht frei über den Trypanosomenkörper hinausragt, sondern ein Stück weit hinter dem Vorderende des Trypanosoms, ganz nahe der anderen Geißel endet (Fig. 44, 45). Das Vorderende der abgespaltenen kürzeren Geißel wächst dann mit seiner undulierenden Membran dicht neben der anderen selbständig weiter vor. Außer diesem Wachstum gegen das Ende des Trypanosomenkörpers zu findet auch in dem proximalen Abschnitt ein Längenzuwachs statt: Mit dem Auseinanderrücken der Tochterblepharoplasten wird auch der Abstand der Basalkörner in der Längsrichtung der Zelle ein größerer; die ursprünglich nur durch einen engen Spalt getrennten Anfangsabschnitte der Tochtergeißeln (Fig. 39) werden auseinander gezogen (Fig. 42f.), und die proximale Verlängerung der vom hinteren Blepharoplasten ausgehenden Geißel führt dahin, daß sie hinten eine Windung mehr besitzt als die andere (Fig. 43, 45, 46). Bisweilen zeigt die vom vorderen Blepharoplast ausgehende Geißel nicht nur dadurch, daß sie kontinuierlich bis zum freien Geißelende durchläuft, sondern auch durch etwas größere Dicke eine gewisse Dominanz gegenüber der anderen Geißel. In der Mehrzahl der Fälle jedoch erscheinen beide Geißeln als völlig gleichwertige Gebilde.

Die Aufspaltung der Geißel kann den übrigen Teilungsvorgängen derart vorausseilen, daß die 2 neuen Geißeln bereits, ehe sie am Vorderende voneinander getrennt sind und die entsprechende Zellteilung erfolgt ist, von neuem beginnen sich aufzuspalten (Fig. 48). In dem von uns abgebildeten Falle sind bereits 4 Geißeln vorhanden resp. angelegt, während nur 2 Blepharoplaste an der Basis der Geißeln liegen, die von einer Teilung oder auch nur der Vorbereitung zu einer solchen noch nichts erkennen lassen. Eine solche Beschleunigung der Geißelteilungen entspricht bei *Tryp. brucei* nicht den normalen Verhältnissen, während bei *Tryp. lewisi* infolge eines solchen normalerweise stattfindenden Vorausseilens der Geißel-, Blepharoplast- und Kernteilungen vor den Zellteilungen große vielkernige Protoplasmamassen mit zahlreichen Geißeln, und aus diesen Massen dann die sogenannten Rosetten entstehen.

Die bisherige Schilderung der Geißelentstehung bei der Teilung bezog sich ausschließlich auf normale mit einem Blepharoplast ver-

sehene Trypanosomen. Nun stand uns aber, wie schon oben erwähnt, für unsere Untersuchungen auch ein blepharoplastloser Stamm von *Trypanosoma brucei* zur Verfügung, der auf experimentellem Wege erzeugt worden war. Auch an diesem Stamm konnten wir den Vorgang der Geißelaufspaltung in all seinen Stadien verfolgen und feststellen, daß er sich in genau der gleichen Weise abspielt, wie es oben bei den normalen Trypanosomen geschildert wurde. Eine nochmalige Beschreibung des Vorganges erübrigt sich daher wohl, es sei nur auf die Figg. 49—54, sowie auf viele unserer übrigen Abbildungen verwiesen, die blepharoplastlose Trypanosomen in verschiedenen Stadien der Teilung darstellen.

Aus unseren Beobachtungen und namentlich aus den am blepharoplastlosen Stamm gewonnenen Untersuchungsergebnissen geht wohl so viel mit Sicherheit hervor, daß bei den vegetativen Teilungen von *Trypanosoma brucei* die neue Geißel nicht unter Mitwirkung des Blepharoplasten entsteht. Bei dem blepharoplastlosen Stamm ist eine solche Entstehungsart ja von vornherein unmöglich. Auch in dem von WERBITZKI (1910) für ausgeschlossen erachteten Fall, daß der Blepharoplast nicht verschwindet, sondern sich nur nicht mehr färberisch nachweisen läßt, würde doch wohl die Herleitung stark färbbarer Gebilde, des Basalkornes und der Geißel, von einem nicht färbbaren, dem Blepharoplast auf Schwierigkeiten stoßen. Aber auch bei den normalen, mit einem Blepharoplasten versehenen Trypanosomen konnten wir keinerlei Anzeichen dafür entdecken, daß die neue Geißel auf die von ROSENBUSCH (1909) geschilderte Weise ihren Ursprung nimmt. Während nach diesem Autor sich zunächst der Blepharoplast in 2 Tochterblepharoplaste teilen und der eine von diesen wieder durch heteropole Mitose ein Basalkorn hervorbringen soll, aus dem dann durch nochmalige Mitose die Geißel entsteht, fanden wir im Gegenteil in weitaus der Mehrzahl der Fälle die Geißel bereits ein Stück weit gespalten, ehe noch am Blepharoplasten auch nur eine Andeutung der bevorstehenden Teilung erkennbar war.

Bosc (1905) hat außer der Teilung der Geißel noch 4 andere Entstehungsarten der Geißel beschrieben, nämlich 1. durch Neubildung vom „Centrosom“ (= Blepharoplast) aus, 2. durch Vereinigung von stark färbbaren Körnern, die längs des hinteren Geißeldrittels liegen, 3. von einer rhizoplastartigen Bildung aus, und endlich 4. aus Chromidialkörnern. Wir haben für das Vorkommen dieser Entstehungsarten neben der Teilung keine Anhaltspunkte finden können.

Von älteren Autoren geben namentlich LAVERAN und MESNIL (1904), sowie SALVIN-MOORE und BREINL (1907) das Vorkommen einer Längsteilung der Geißel und undulierenden Membran an. Aber auch neuere Arbeiten über Trypanosomen und diesen nahestehende Flagellaten sprechen ebenfalls zugunsten der Ansicht, daß die Geißel und undulierende Membran sich längs aufspaltet; so z. B. die Bilder, die DOBELL (1909, fig. 17 u. a.) von *Trichomonas batrachorum* gibt. Nach PATTON (1908) findet auch bei der Gattung *Crithidia* eine Längsteilung der Geißel statt. Ferner beschreibt MARTIN (1910) die Teilung des Basalkornes und die unmittelbar darauffolgende Aufspaltung der beiden Geißeln sowie der undulierenden Membran von *Trypanoplasma congeri*. Im Gegensatz dazu gibt JOLLOS (1911) eine mitotische Teilung des „Kinetonucleus“ von *Trypanoplasma helicis* an. Die Geißeln sollen hier häufig während oder schon kurz vor der Teilung des Blepharoplasten zugrunde gehen, „um alsbald nach der Abgrenzung des neuen Blepharoplasten oder erst nach Durchschnürung der Zelle von neuem gebildet zu werden“. Nach WOODCOCK (1910) erfolgt eine Aufspaltung der Geißel auch bei einem Vogeltrypanosom (*Trypanosoma fringillarum* n. sp.). Bei *Trichomonas eberthi* entstehen nach MARTIN u. ROBERTSON (1911) die 3 freien Geißeln durch Abspaltung von der am Rande der undulierenden Membran verlaufenden Saumgeißel. Eine Spaltung der Geißelbasis beschreibt endlich auch SWELLEN-GREBEL (1911a) bei *Herpetomonas calliphorae*; doch geht diese Spaltung nicht vom Basalkorn, sondern von einem „Randkorn“ aus, das an der Stelle liegt, wo das freie Geißelende beginnt. Während der genannte Autor die Aufspaltung des zwischen Basal- und „Randkorn“ gelegenen „Rhizoplasten“ feststellen konnte, ließ sich für eine Spaltung des distal vom „Randkorn“ gelegenen freien Geißelendes kein sicherer Anhaltspunkt finden.

Wir kommen auf Grund unserer Untersuchungen zu dem Schluß, daß in den vegetativen Teilungen von *Trypanosoma brucei* der Blepharoplast sich durch hantelförmige Durchschnürung teilt, und daß die neue Geißel und undulierende Membran nicht einer Neubildung vom Blepharoplasten aus ihren Ursprung verdanken, sondern durch eine Längsteilung der alten Geißel und undulierenden Membran resp. eine Abspaltung von ihnen und folgendes selbständiges Längenwachstum entstehen.

## 5. Die Teilung des Zellkörpers.

Von fast allen neueren Autoren wird übereinstimmend eine Längsteilung der Trypanosomen und der ihnen nahe verwandten Flagellaten angegeben, nur Bosc (1905) ist wieder auf die Behauptung einer Querteilung zurückgekommen. Wir haben ebenfalls lediglich Längsteilung beobachtet, wobei die Tochtertiere in der oft beschriebenen Weise am längsten mit den Hinterenden aneinander hängen bleiben, während die Geißeln in entgegengesetzter Richtung schlagen. Wir haben die Geißel eines in Teilung befindlichen Tieres nie bis zum vordersten freien Ende doppelt gesehen. An der Stelle, wo die undulierende Membran zu Ende geht und der Endabschnitt des Flagellums frei vom Körper abgeht, löst sich immer die Geißelspitze des Tochtertieres, dessen Blepharoplast dem Hinterende näher liegt, vom Körper des anderen ab und beginnt frei zu schlagen (Fig. 46). Zwischen den beiden undulierenden Membranen wird der Zwischenraum immer größer. Die Kerne liegen nun nicht mehr genau in der Längsrichtung hintereinander, sondern etwas schief, der eine der einen, der andere der anderen undulierenden Membran mehr genähert (Fig. 29, 45, 46, 54). Dann tritt, oft bevor das freie zweite Geißelende zu sehen ist, ein heller Längsstreifen am Körper des Tieres auf (Fig. 46, 54), eine Einfaltung der Pellicula, unter der das dunkle Endoplasma auseinanderweicht. Längs dieser Linie entsteht nun ein Spalt, der die beiden Tochtertiere voneinander trennt. Langsam wird er von vorn nach hinten durchgeführt (Fig. 47).

## II. *Trypanosoma lewisi*.

Das im Jahre 1850 von CHAUSSAT entdeckte, aber erst 1877 von LEWIS wieder aufgefundene Rattentrypanosom, das als *Trypanosoma lewisi* bezeichnet wird, eignet sich einmal deswegen, weil es überall leicht lebend zu haben ist, dann aber auch, weil es in gewissen Infektionsstadien von ziemlich beträchtlicher Größe ist, ganz besonders als Objekt für Untersuchungen über die Morphologie und Biologie der Trypanosomen. So kam es wohl auch, daß die ersten eingehenden Untersuchungen über Trypanosomen sich mit dem Rattentrypanosom beschäftigten. Bis zum Jahre 1899 war über Bau und Lebenserscheinungen der Trypanosomen nur wenig bekannt. Die Arbeit von RABINOWITSCH u. KEMPNER (1899) aber eröffnete eine ganze Reihe



ähnlicher Arbeiten, die zum großen Teil das Rattentrypanosom zum Objekt hatten (v. WASIELEWSKI u. SENN, 1900, LAVERAN u. MESNIL, 1901, SALVIN-MOORE, BREINL u. HINDLE, 1908 E. A. MINCHIN 1909). Auch für die ersten Versuche, Trypanosomen auf künstlichen Nährböden zu züchten, wurde *Trypanosoma lewisi* als Versuchsobjekt verwendet (MCNEAL u. NOVY, 1903). In neuerer Zeit hat man dann, im Anschluß an SCHAUDINN'S Arbeit über die Blutparasiten von *Athene noctua* (1904) versucht, auch bei dem Rattentrypanosom geschlechtliche Vorgänge und die mit ihnen verbundenen morphologischen Veränderungen festzustellen, und ist dabei zu dem Resultat gelangt, daß *Trypanosoma lewisi* einen Teil seines Entwicklungszyklus in der Rattenlaus (*Haematopinus spinulosus*) durchmacht, und daß in diesem Zwischenwirt sich auch geschlechtliche Vorgänge an dem Trypanosom abspielen (PROWAZEK, 1905, BALDREY, 1909). Neuerdings fand SWELLENGREBEL (1910, 1911) auch im Rattenfloh (*Ceratophyllus fasciatus*) verschiedene Entwicklungsstadien von *T. lewisi* („*Crithidia*“- und „*Herpetomonas*-ähnliche“ Formen), doch keine geschlechtlichen Vorgänge.

Infolge dieser eingehenden und zahlreichen Untersuchungen ist denn auch heutzutage der Lebenszyklus von *Trypanosoma lewisi*, wenigstens soweit er sich im Rattenblut abspielt, ziemlich genau und lückenlos bekannt. Es sei im Folgenden eine kurze Übersicht nach den Ergebnissen der früheren Autoren über das Verhalten des Flagellaten im Rattenkörper gegeben, während die in den blutsaugenden Insecten sich abspielenden Vorgänge hier unberücksichtigt bleiben sollen.

Bei wilden Ratten, *Mus rattus* sowohl als auch *Mus decumanus*, findet man verhältnismäßig häufig eine Infektion mit *Trypanosoma lewisi*, unter der die Tiere aber augenscheinlich wenig oder gar nicht zu leiden haben. Durch einfache intraperitoneale Blutüberimpfung mittels PRAVAZ-Spritze läßt die Infektion sich auch auf zahme Ratten, bei denen sie spontan nur selten gefunden wird, übertragen; namentlich junge zahme Ratten sind auf diese Weise leicht zu infizieren, während ältere Individuen sich zuweilen refraktär verhalten. Irgendwelche Krankheitssymptome sind auch bei den auf diese Weise infizierten zahmen Ratten in der Regel nicht festzustellen.

Die mit dem Blut eines infizierten Tieres in die Bauchhöhle eines gesunden Tieres gelangten Trypanosomen beginnen etwa 24—36 Stunden nach der Injektion sich zu vermehren. Diese Periode der intraperitonealen Vermehrung erreicht etwa am 3. Tag nach



der Impfung ihren Höhepunkt, bald darauf verschwinden die Trypanosomen aus der Bauchhöhle. Der Übertritt der Trypanosomen in die Blutbahn findet zu verschiedenen Zeiten statt: er kann bereits in den ersten 24 Stunden, ja sogar schon 5—6 Stunden nach der Injektion erfolgen (LAVERAN und MESNIL, 1904), bisweilen aber findet man erst zwischen dem 3. und 7. Tag der Infektion Trypanosomen im Blut (RABINOWITSCH und KEMPNER, 1899, v. WASIELEWSKI und SENN, 1900).

Die ersten im Blut auftretenden Formen sind augenscheinlich bei der Impfung übertragene, mittelgroße Formen. In der nun folgenden Periode der Vermehrung im Blut wachsen diese Individuen rasch zu den großen noch einkernigen „Vermehrungsformen“ heran. Solche treten schon während der ersten intraperitonealen Vermehrungsperiode auf, und zwar dort in relativ noch größerer Anzahl als im Blut. Aus den Vermehrungsformen gehen dann infolge rasch aufeinanderfolgender Teilungen des Kernes und Blepharoplasten, sowie Verdoppelung der Geißel und undulierenden Membran große, plumpe, vielkernige mit mehreren Geißeln versehene Protoplasmamassen hervor, und aus diesen wiederum durch die nun erfolgenden Zellteilungen kleine Einzelindividuen mit je einem Kern und einer Geißel, wobei häufig die sogenannten Rosetten auftreten. Diese Periode der Vermehrung im Blut dauert bis etwa zum 8. Tag der Infektion.

Die aus dieser Vermehrungsperiode hervorgehenden kleinen Trypanosomen sollen nach einigen Autoren (LAVERAN u. MESNIL, 1904) nicht mehr teilungsfähig sein, während andere Autoren (SALVIN-MOORE, BREINL u. HEINDLE, 1908) Teilungen solcher Formen beobachtet haben.

Die Dauer einer Infektion mit *Trypanosoma lewisi* beträgt bei jungen Ratten mindestens etwa 20 Tage, in der Regel jedoch länger, etwa 2 Monate, bisweilen sogar 4 Monate und mehr. Die Trypanosomen verschwinden schließlich, manchmal ganz plötzlich, aus dem Blut, und die Ratte ist nun einer Neuinfektion mit *Trypanosoma lewisi* gegenüber immun. Bei alten Ratten, bei denen die Infektion bereits nach 8—10, ja sogar schon nach 2 Tagen erlöschen kann, tritt ebenfalls, trotz der kurzen Dauer der Infektion, Immunität ein.

Für unsere Untersuchungen standen uns zur Verfügung: 1. eine in Heidelberg bei einer wilden Ratte aufgefundene und auf zahmen Ratten weitergeimpfte Spontaninfektion, 2. eine von Herrn Geh. Rat. EHRLICH Exz. uns überlassene infizierte zahme Ratte, 3. von Herrn

Prof. v. WASIELEWSKI angefertigte Präparate mehrerer Spontanstämme.

Die eigentümliche Form, von *T. lewisi*, besonders die Zuspitzung des Hinterendes, die diese Form zu einer der bestcharakterisierten unter den Warmblütlertrypanosomen macht, ist oft beschrieben worden. Der Plasmabau ähnelt im ganzen dem von *T. brucei* beschriebenen, doch zeigen sich im einzelnen verschiedene Abweichungen. Unmittelbar hinter dem Kern zeigt der Plasmakörper, sowohl bei GIEMSA- als auch bei HEIDENHAIN-Färbung eine auffallend intensive Färbbarkeit. In den GIEMSA-Präparaten wird diese Stelle eingenommen von einer stets blau gefärbten, sehr fein granulierten Masse (Fig. 55, 56). Ihre Abgrenzung gegen das umgebende Plasma ist nie scharf. Nach Eisenhämatoxylin-Behandlung zeigt sich diese Zellregion unregelmäßig geschwärzt; bisweilen finden sich hier grobe dunkle Brocken (Fig. 57), in anderen Exemplaren wieder feinverteilte Granulationen (Fig. 58). Diese Einschlüsse lassen sich vor allem in den mittelgroßen Wachstums- und Teilungsformen deutlich darstellen. Nach dem Befund im Eisenhämatoxylin-Präparat könnte man auf den Gedanken kommen, daß es sich hier um ein „Chromidium“ handle, wie solche bei anderen Flagellaten beschrieben wurden (z. B. von *Bodo lacertae*). Die Farbenreaktion im GIEMSA-Präparat, ebenso wie das Schicksal dieser Masse, soweit wir es verfolgen konnten, sprechen aber nicht zugunsten einer Beziehung derselben zum Kern. Wir sind eher geneigt an eine Reservesubstanz zu denken, die sich im Laufe der Entwicklung im Plasma bildet und aufbraucht. Zwischen der eben beschriebenen Stelle und dem Blepharoplasten liegt ein vacuolärer Raum, der von verschiedenen Autoren schon beschrieben und abgebildet wurde. Er ist bei den in Teilungsrufe befindlichen mittelgroßen Individuen immer vorhanden (Fig. 55—58). Seine äußere Begrenzung fanden wir bald mehr bald weniger scharf.

Auch am Kern von *T. lewisi* lassen sich mit der GIEMSA-Lösung ein die blaue Farbkomponente vorwiegend aufnehmender Binnenkörper und eine alveolarisierte rot färbbare Randschicht darstellen. In letzterer konnte bei mehreren Exemplaren auch ein roter Randkörper differenziert werden (Fig. 56, 70). Die Hämatoxylin-Bilder stimmen mit denen von *T. brucei* völlig überein (Fig. 57, 58). Die Kernteilung haben wir bei *T. lewisi* nicht genau verfolgt und gehen daher nicht näher darauf ein. Es sei nur erwähnt, daß die Bilder, die wir davon zu Gesicht bekamen, denen von *T. brucei* ent-

sprachen, und uns nicht Anlaß geben zu glauben, daß hier ein wesentlich anderer Teilungsmodus herrscht. SALVIN-MOORE, BREINL und HINDLE (1908) haben die Kernteilung von *T. lewisi* als Amitose beschrieben und auf ihre Figuren (l. c., tab. 3, figg. 18, 19, 22) sei hier verwiesen.

Der Blepharoplast — auch hier nach GIEMSA stets rot gefärbt — ist stets relativ zur ganzen Zelle größer als bei *Trypanosoma brucei* und stellt ein längliches Gebilde dar, dessen Längsachse meist senkrecht zur Längsachse des Trypanosoms steht. Wie bei *T. brucei* fanden wir auch hier den von ROSENBUSCH als Außenkern des Blepharoplasten angesprochenen achromatischen Hof nicht. Daß auch hier der Blepharoplast kein völlig unentbehrlicher Bestandteil der Trypanosomenzelle ist, zeigen die Beobachtungen von KUDICKE (1911), dem es gelang, auch von *T. lewisi* blepharoplastlose Stämme zu erhalten. Leider ist es auch hier nicht sicher bekannt, auf welche Weise der fragliche Körper verloren wird.

Das proximale Ende der Geißel schwillt zu einem deutlichen Basalkorn an (Fig. 56, 62 u. a.). Zwischen ihm und dem Blepharoplasten läßt sich keine verbindende Struktur erkennen. Das distale Ende zeigt keinerlei Verdickung.

Unsere Schilderung der Vermehrungsweisen möge von den mittelgroßen Individuen ausgehen, die im Beginn einer Infektion auftreten (Fig. 55—58). Diese wachsen allmählich zu den erwähnten großen „Vermehrungsformen“ heran. Während der Phasen dieses Wachstumsprozesses können die Individuen auch Längsteilungen durchmachen (Fig. 59). Dabei verdoppelt sich der Saumgeißelapparat auf dieselbe Weise, wie das für *T. brucei* von uns beschrieben wurde. Auch hier fällt wieder der parallele Verlauf der Randgeißel bis gegen das Ende der Zelle hin auf. Ein Hintereinanderrücken der Blepharoplasten wie bei *T. brucei* findet hier nicht statt, sondern die Tochterkörner rücken in der Querrichtung der Zelle auseinander (Fig. 59). Wenn die Zellen herangewachsen sind, setzt ein anderer Teilungsmodus ein, der allmählich zur „Vielteilung“ hinführt. In der stark verbreiterten, plumpen Zelle rückt der Kern von dem Vorderende mehr nach hinten in die Nachbarschaft des Blepharoplasten (Fig. 60). Der Teilung von Kern und Geißelapparat folgt nicht sofort eine gleichmäßige Teilung des Plasmakörpers. Die aus der Teilung hervorgehenden Geißelapparate erscheinen nicht mehr als gleichwertige Gebilde. Nur der basale Abschnitt der Saumgeißel spaltet sich (Fig. 60). Die Blepharoplaste rücken nun ebenso

wie die Teilkerne in der Längsrichtung der Zelle weiter auseinander als dies sonst bei *T. lewisi* üblich ist. Die hintere Spalzhälfte der Geißel reißt von der undulierenden Membran los (Fig. 61) und wächst frei nach außen vor. Die nach hinten zu gelegene Plasmamasse kann sich nun mit einem Kern und Blepharoplast und der einstweilen noch kurzen Geißel abschnüren, wodurch zwei ungleichgroße Sprößlinge entstehen. Diesen Prozeß der „Knospung“ haben besonders LAVERAN und MESNIL (1901) beschrieben und abgebildet (l. c., pl. 11 fig. 3 u. 4).

Die Teilung des Zelleibes nach der Zweiteilung der erwähnten Organellen kann zunächst auch ganz unterbleiben; es tritt die sogenannte „Vielteilung“ ein. Kern, Blepharoplast und Geißel teilen sich weiter, so daß große vielkernige Plasmamassen mit zahlreichen Geißelapparaten entstehen, die in ihrer Form immer weniger an die schlanke Gestalt des Trypanosoms erinnern. Sie sind schon öfters abgebildet worden; wir geben nur in Fig. 62 ein solches Stadium. Die ursprüngliche Geißel mit ihrer undulierenden Membran ist hier noch deutlich zu erkennen. Die Gruppierung der Kerne weist noch auf ihre Teilungsfolge hin.  $k_1$  und  $k_2$  stammen von dem nach der ersten Kernteilung nach dem vorderen Ende gerückten Kern ab, während  $k_3$  und  $k_4$  dem entsprechenden nach hinten gelagerten Kern ihre Entstehung verdanken. In der Nachbarschaft jedes Kernes ist ein Blepharoplast gelagert. Gestalt und färberisches Verhalten dieser Teilblepharoplaste sind gleich wie bei den gewöhnlichen einkernigen Formen. Auch sahen wir nie, daß ein Blepharoplast in einen Kern hineingewandert wäre.<sup>1)</sup> Bei jedem Blepharoplasten liegen in dem Individuum der Fig. 62 zwei in ihrer Länge ungleiche Geißeln. Die Verdoppelung des Geißelapparats eilt also hier wie bei den Zweiteilungen von *T. brucei* der Teilung des Blepharoplasten und Kernes voraus — ein Beweis dafür, daß auch hier die Geißelbildung nicht durch heteropole Teilung des Blepharoplasten vor sich geht.

Indem sich nun um je einen Kern mit zugehörigem Geißelapparat eine Plasmaportion abgrenzt, kommen die sogenannten „Rosetten“ zustande (Fig. 63). Die einzelnen Plasmabezirke schnüren sich dann voneinander ab, wodurch kleine Individuen von kurzer Spindelform entstehen. Nicht immer braucht die Teilung an allen Kernen und zugehörigen Geißelapparaten gleichzeitig abzulaufen.

1) Auch in keinem anderen Stadium haben wir ein solches, neuerdings von SCHILLING (1910) als „Autogamie“ beschriebenes Verhalten gesehen.



Das wird durch Fig. 64 illustriert, wo sich die einzelnen Sprößlinge in verschieden weit vorgeschrittener Ausbildung zeigen. Während *a* im Begriffe ist sich löszulösen, sind *b* und *c* noch nicht voneinander abgegrenzt und in *c* beginnt gerade mit der Aufspaltung des basalen Geißelabschnitts eine neue Teilung. Der hier geschilderte Verlauf der sogenannten Vielteilung zeigt, daß es sich nicht um eine „Schizogonie“ mit dem Auftreten von geißellosen, vielkernigen Stadien handelt, sondern, wie schon v. WASIELEWSKI und SENN (1900) nachwiesen, um eine Zusammendrängung mehrerer sukzessiver Zweiteilungsprozesse, in denen alle konstanten Organellen der Zelle jeweils eine normale Verdoppelung erfahren.

Die kleinen Individuen unterscheiden sich außer durch ihre Form auch durch die relative Lage von Kern und Blepharoplast zueinander und den Plasmabau von den mittleren und großen Individuen. Der immer noch langgestreckte Blepharoplast liegt in der Regel vor oder neben dem Kern. Häufig sieht man in dem sonst gleichmäßig strukturierten Plasma eine helle Stelle, meist in der Nähe von Kern oder Blepharoplast; daß jedoch eine Vacuole bei diesen kleinen Formen konstant vorkäme, können wir nicht sicher behaupten. Jedenfalls glauben wir nicht, daß sie sich als selbständiges Organell mitteilt. Im Gegensatz zu LAVERAN und MESNIL (1904) finden wir die kleinen Formen auch noch teilungsfähig (Fig. 65—67), Geißel, Blepharoplast und Kern teilen sich nacheinander, worauf die Längsteilung des Zellkörpers folgt. Bilder der Blepharoplastteilung sind in diesen Stadien häufig. Sie weisen wie bei *T. brucei* nur auf eine Streckung des Blepharoplasten in seiner Längsrichtung (Fig. 64) und darauffolgende hantelförmige Durchschnürung (Fig. 66) hin.

In verschiedenen Stadien der Infektion fanden wir auch Individuen, die hinsichtlich ihrer Größe zwischen den anfangs auftretenden mittelgroßen und den aus den multiplen Teilungen resultierenden kleinen Formen stehen. In Form und relativer Lage von Kern und Blepharoplast gleichen sie den ersteren (Fig. 70—72). Wie sie in den Entwicklungsverlauf einzuordnen sind, ist nicht völlig sicher zu entscheiden. Sie könnten entweder durch fortgesetzte Zweiteilung aus Formen, wie in Fig. 59 abgebildet, hervorgegangen sein oder aber sie stellen heranwachsende Typen dar, welche ihren Ausgang von kleinen Formen nahmen. Exemplare wie das in Fig. 69 dargestellte, die recht häufig sind, scheinen für die zweite Auffassung zu sprechen. Es wäre dann anzunehmen, daß in einem kleinen



Trypanosom der Blepharoplast nach hinten rückt, der Körper wächst und sich streckt. Auch die Vacuole und der dunkle Fleck, den wir als Ansammlung von Reservesubstanzen anzusehen geneigt sind, treten wieder auf (Fig. 71). Jedenfalls sind diese Formen auch imstande sich zu teilen. In diesen Stadien fanden wir, besonders bei einem der von uns untersuchten Heidelberger Spontanstämme, ein starkes Vorseilen der Kernteilung vor der der übrigen Zellelemente (Fig. 72, 73).

Wir haben nur den Formenkreis von *T. lewisi* im Rattenblut untersucht, dabei aber niemals einen Hinweis auf eine geschlechtliche Differenzierung gefunden. Alle Formen, auch die in ihrer Gestalt am meisten „extremen“, erwiesen sich als teilungsfähig. Ob der Wechsel in Form und Teilungsart ein in der Natur des Flagellaten begründeter Zyklus ist oder eine Reaktion auf im Verlauf der Infektion veränderte Zustände des Wirtsorganismus darstellt — etwa analog der Formveränderung in der Kultur — steht dahin.

Freiburg i. Br., Oktober 1911.

### Literaturverzeichnis.

---

- ARAGAO, H. DE BEAUREPAIRE, Über den Entwicklungsgang und die Übertragung von *Haemoproteus columbae*, in: Arch. Protistenk., Vol. 12, 1908.
- ARGUTINSKI, Malaria-Studien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 59, 1902.
- BALDREY, F. S. H., Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung von *Trypanosoma lewisi* in der Rattenlaus, *Haematopinus spinulosus*, in: Arch. Protistenk., Vol. 15, 1909.
- BERLINER, E., Flagellatenstudien, *ibid.*, Vol. 15, 1909.
- BOSC, F. J., Recherches sur la structure et l'appareil nucléaire des Trypanosomes, *ibid.*, Vol. 5, 1905.
- CHAGAS, C., Über eine neue Trypanosomiasis des Menschen, in: Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 1, 1910.
- DOBELL, C. CL., Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads, in: Quart. Journ. micr. Sc. (N. S.), Vol. 53, 1909.
- DOFLEIN, F., Probleme der Protistenkunde. I. Die Trypanosomen, Jena, 1909a.
- , Lehrbuch der Protozoenkunde, Jena, 1909b.
- , Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. VI. Experimentelle Studien über die Trypanosomen des Frosches, in: Arch. Protistenk., Vol. 19, 1910.
- FISCHER, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899.
- FLEMMING, W., Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig, 1882.
- FLU, P. C., Über die Flagellaten im Darm von *Melophagus ovinus*, in: Arch. Protistenk., Vol. 12, 1908.
- FRANÇA u. ATHIAS, Recherches sur les Trypanosomes des Amphibiens. II. Le *Trypanosoma rotatorium* de *Hyla arborea*, in: Arch. Inst. Bact. Cam. Pest., Vol. 1, 1907.
- FRIEDRICH, L., Über Bau und Naturgeschichte des *Trypanoplasma helices*, in: Arch. Protistenk., Vol. 14, 1909.

- GIEMSA, G., Eine Vereinfachung und Vervollkommnung meiner Methylenazur-Methylenblau-Eosin-Färbung, in: Ctrbl. Bakt. Abt. 1, Orig., Vol. 37, 1904.
- , Beitrag zur Färbung der Spirochaete pallida (SCHAUDINN) in Ausstrichpräparaten, in: Dtsch. med. Wochschr., No. 17, 1907.
- , Über die Färbung von Feuchtpräparaten mit meiner Azur-Eosinmethode *ibid.*, No. 40, 1909.
- HARTMANN, M., Das System der Protozoen, in: Arch. Protistenk., Vol. 10, 1907.
- HARTMANN u. PROWAZEK, Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Ein Beitrag zu der Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle, in: Arch. Protistenk., Vol. 10, 1907.
- HARTMANN u. CHAGAS, Flagellatenstadien, in: Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Vol. 2, 1910.
- HARTMANN u. JOLLOS, Die Flagellatenordnung „Binucleata“, in: Arch. Protistenk., Vol. 19, 1910.
- HARTMANN, M., Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre, Jena 1911.
- HEIDENHAIN, M., Plasma und Zelle, 1. Lief., Jena 1907.
- , Über die Haltbarkeit mikroskopischer Präparate, insbesondere über die Nachbehandlung jodierter Gewebe mit Natriumbiosulfat, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 25, 1908.
- HOYER, H., Über das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors Colpidium colpoda, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 54, 1899.
- JSHIKAWA, C., Further observations on the nuclear division of Noctiluca, in: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, Vol. 12, 1899.
- V. JANICKI, C., Über Kern und Kernteilung bei Entamoeba blattae (BÜTSCHLI), in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, 1909.
- JOLLOS, V., Bau und Vermehrung von Trypanoplasma helices, in: Arch. Protistenk., Vol. 21, 1911.
- KEYSSELITZ, Generations- und Wirtswechsel von Trypanoplasma borreli (LAVERAN u. MESNIL), in: Arch. Protistenk., Vol. 7, 1906.
- KUDICKE, R., Die Wirkung orthochinoider Substanzen auf Rattentrypanosomen, in: Ctrbl. Bakt. Abt. I. Orig., Vol. 59, 1911.
- KÜHN u. v. SCHUCKMANN, Über den Bau und die Teilungserscheinungen von Trypanosoma brucei (PLIMMER u. BRADFORD), in: SB. Heidelberger Ak. Wiss., 1911.
- LAUTERBORN, R., Discussionsbemerkung zu SCHAUDINN's Vortrag: „Über das Centalkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage“, in: Verh. dtsch. zool. Ges., 1896a.
- , Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen, Leipzig 1896b.
- LAVERAN u. MESNIL, Recherches morphologiques et expérimentales sur le Trypanosome des Rats (Trypanosoma lewisi Kent), in: Ann. Inst. Pasteur, Vol. 15, 1901a.

- LAVERAN u. MESNIL, Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur des Trypanosomes, in: CR. Soc. Biol., 1901b.
- , Recherches morphologiques et expérimentales sur le trypanosome du Nagana ou maladie de la mouche Tsétsé, in: Ann. Inst. Pasteur, Vol. 16, 1902.
- LAVERAN u. MESNIL, Trypanosomes et Trypanosomiasés, Paris 1904.
- LÉGER, Les éléments sexuels et la fécondation chez les Stylorhynchides, in: CR. Akad. Sc., Vol. 132, 1901.
- LIST, J. H., Zur Färbetechnik, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 2, 1885.
- LÖWENTHAL, W., Das Auftreten eines Mikronucleus-artigen Gebildes bei *Opalina ranarum*, in: Arch. Protistenk., Vol. 3, 1904.
- , Notizen über *Opalina ranarum* nebst Bemerkungen über die Unterscheidung von Erythro- und Cyanochromatin, in: Arch. Protistenk., Vol. 13, 1909.
- MARTIN, C. H., Observations on *Trypanoplasma congeri*. I. The division of the active form, in: Quart. Journ. mikr. Sc., N. S., Vol. 55, 1910.
- MARTIN u. ROBERTSON, Further observations on the caecal parasites of fowls, with some reference to the Rectal Fauna of other Vertebrates, in: Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Vol. 57, 1911.
- MAYER, M., Über ein Halteridium und Leucocytozoon des Waldkauzes und deren Weiterentwicklung in Stechmücken, in: Arch. Protistenk., Vol. 21, 1911.
- MINCHIN, E. A., The structure of *Trypanosoma lewisi* in relation to microscopical technique, in: Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 53, 1909.
- NÄGLER, K., Entwicklungsgeschichtliche Studien an Amöben, in: Arch. Protistenk., Vol. 15, 1909.
- NERESHEIMER, Die Gattung *Trypanoplasma*, in: PROWAZEK's Handb. path. Protoz., Lief. 1, 1911.
- NOVY u. MCNEAL, On the cultivation of *Trypanosoma lewisi*, in: Contrib. to medic. researches dedicated to V. C. Clarence, Chicago 1903.
- PATTON, W. S., The life cycle of a species of *Crithidia* parasitic in the intestinal tract of *Gerris fossarum* Fabr., in: Arch. Protistenk., Vol. 12, 1908.
- , The life cycle of a species of *Crithidia* parasitic in the intestinal tracts of *Tabanus hilarius* and *Tabanus* sp.? in: Arch. Protistenk., Vol. 15, 1909.
- PLIMMER u. BRADFORD, Vorläufige Notiz über die Morphologie und Verbreitung der in der Tsetsekrankheit (Fly disease oder Nagana) gefundenen Parasiten, in: Ctrbl. Bakt. etc., Abt. 1, Orig., Vol. 26, 1899.
- , The *Trypanosoma brucei*, the organisme found in Nagana, or Tsetse-fly disease, in: Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Vol. 45, 1902.
- v. PROWAZEK, S., Die Entwicklung von *Herpetomonas*, einem mit den Trypanosomen verwandten Flagellaten, in: Arb. Kais. Ges.-Amt, Vol. 20, 1904.
- , Studien über Säugetier-Trypanosomen I., in: Arb. Kais. Ges.-Amt, Vol. 22, 1905.

- RABINOWITSCH u. KEMPNER, Beitrag zur Kenntnis der Blutparasiten, speziell der Rattentrypanosomen, in: Ztschr. Hygiene, Vol. 30, 1899.
- ROSENBUSCH, F., Trypanosomen-Studien, in: Arch. Protistenk., Vol. 15, 1909.
- SALVIN-MOORE u. BREINL, The cytology of the trypanosomes, in: Ann. Trop. Med. Parasit., Vol. 1, 1907.
- SALVIN-MOORE, BREINL u. HINDLE, The life history of *Trypanosoma lewisi*, in: Ann. Trop. Med. Parasit., Vol. 2, 1908.
- SCHAUDINN, F., Über das Centrankorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1896.
- , Studien über krankheitserregende Protozoen. I. *Cyclospora caryolytica*, der Erreger der perniciosen Enteritis des Maulwurfs, in: Arb. Kais. Ges.-Amt, Vol. 18, 1901.
- , Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*, *ibid.*, Vol. 20, 1904.
- , Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen, in: Verh. deutsch. zool. Ges., Breslau 1905.
- SCHILLING, H., Das Vorkommen von Autogamie bei *Trypanosoma lewisi*, in: Arch. Protistenk., Vol. 9, 1910.
- SCHRIDDE, H., Die Darstellung der Leucocytenkörnchen im Gewebe, in: Ctrbl. Allg. Path. Anat., Vol. 16, 1905.
- STRASSBURGER, E., Über Reductionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildung im Pflanzenreich, Jena 1899.
- SWELLENGREBEL u. STRICKLAND, The development of *Trypanosoma lewisi* outside the vertebrate host., in: Parasitology, Vol. 3, 1910.
- SWELLENGREBEL, N. H., Note on the morphology of *Herpetomonas* and *Crithidia* with some remarks on „physiological degeneration“, Parasitology, Vol. 4, 1911a.
- SWELLENGREBEL u. STRICKLAND, Some remarks on Dr. SWINGLE's paper „The transmission of *Trypanosoma lewisi* by rat fleas“ etc., in: Parasitology, Vol. 4, 1911b.
- V. WASIELEWSKI u. SENN, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenbluts, in: Ztschr. Hygiene, Vol. 33, 1900.
- V. WASIELEWSKI u. HIRSCHFELD, Untersuchungen über Kulturamöben, in: SB. Heidelberger Akad. Wiss., 1910.
- WEBBER, H. J., Development of the antherozoids of *Zamia*, in: Bot. Gaz., Vol. 23 u. 24, 1897.
- WERBITZKI, Über blepharoplastlose Trypanosomen, in: Ctrbl. Bakt., etc., 1. Abt. Orig., Vol. 53, 1910.
- WOODCOCK, H. M., Studies on Avian Haemoprotozoa. I. On certain parasites of the Caffinch (*Fringilla coelebs*) and the Redpoll (*Linota rufescens*), in: Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Vol. 55, 1910.



### Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparats entworfen; die Trypanosomenbilder Fig. 1—73 bei ca. 2400facher Vergrößerung mit apochr. Imm. 1,5 und Comp. Oc. 12 auf der Höhe des Objekttisches, die Bilder von „Lohamöben“ Fig. 74—77 bei ca. 1000 facher Vergrößerung. Sämtlichen Bildern liegen, soweit nicht anders bemerkt ist, feuchtfixierte Präparate zugrunde.

#### Tafel 21.

##### *Trypanosoma brucei.*

Den Figg. 4, 7, 10, 11, 12, 13, 20, 24, 27a, 30 liegen Individuen aus einem experimentell erzeugten blepharoplastlosen Stamm zugrunde.

Fig. 1—3. Drei verschiedene Stadien der Rückdifferenzierung der GIEMSA-Färbung an demselben Exemplar.

Fig. 4. Beginn der Progression der GIEMSA-Färbung.

Fig. 5. Methylgrün-Fuchsin-Färbung, Beginn.

Fig. 6. Methylgrün-Fuchsin-Färbung, vorgeschrittenes Stadium.

Fig. 7—11. Regressive GIEMSA-Präparate, Kernstruktur. Fig. 8 Trockenpräparat.

Fig. 12, 13. Eisen-Hämatoxylin-Lichtgrün.

Fig. 14—17. Teilungsbilder des roten Randkörpers, GIEMSA.

Fig. 18—31. Teilungsbilder des Kernes. Fig. 18—20, 23, 24, 27, 28—31 GIEMSA; 21, 22, 26, 27a, Eisen-Hämatoxylin-Lichtgrün; 25 Eisen-Hämatoxylin-Eosin. Fig. 18—30 Amitotische, resp. „promitotische“ Kernteilungsbilder; Fig. 31 Spindelfigur.

Fig. 32. GIEMSA-, 33. Eisen-H.-Lichtgrün-Präparat; auf Blepharoplast und Saumgeißelapparat differenziert.

Fig. 34—41. Verdoppelung des Saumgeißelapparats und des Blepharoplasten bei dem normalen *T. brucei*.

Fig. 35, 40. Eisen-H.-Lichtgrün, sonst GIEMSA.

Fig. 34 und 41 zeigen oberflächliche Längsstreifen der Zelle.

Tafel 22.

Fig. 42—54. *Trypanosoma brucei*.

Fig. 42—48. Verdoppelung des Saumgeißelapparats und des Blepharoplasten bei dem normalen *T. brucei*.

Fig. 47. Beginn der Trennung der Tochterzellen. Eisen-H.-Lichtgrün.

Fig. 48. Vorseilen der Geißelteilung vor der Zellteilung.

Fig. 49—54. Verdoppelung des Saumgeißelapparats bei einem experimentell erzeugten blepharoplastlosen Stamm. Fig. 50 und 52 Eisen-H.-Lichtgrün, sonst GIEMSA.

Fig. 55—73. *Trypanosoma lewisi*.

Fig. 55, 56. Mittelgroße Individuen, GIEMSA.

Fig. 57, 58. Mittelgroße Individuen, Eisen-Hämatoxylin-Lichtgrün.

Fig. 59—73. GIEMSA-Präparate.

Fig. 59. Große Form, Längsteilung; Trockenpräparat.

Fig. 60—64. „Multiple Teilungen“ der großen „Vermehrungsformen“.

Fig. 60. Beginn der Geißelverdoppelung.

Fig. 61. Losreißen der hinteren Geißel und Beginn des freien Auswachsens.

Fig. 62. Vierkerniges Stadium,  $k_1$  und  $k_2$  Abkömmlinge des nach der ersten Teilung nach vorn,  $k_3$  und  $k_4$  des nach hinten gerückten Kernes. Geißelapparate in Vorbereitung zur nächsten Teilung.

Fig. 63. Achtkerniges Stadium, Beginn der Abgrenzung der Plasmabezirke, Übergang zur „Rosette“.

Fig. 64. Ablösung der kleinen Trypanosomen, ungleiches Teilungstempo, in *c* Beginn einer neuen Geißelteilung.

Fig. 65—67. Teilung der kleinen Trypanosomen.

Fig. 68, 69. Sehr kleine Trypanosomen, verschiedene Lagerung des Blepharoplasten im Verhältnis zum Kern.

Fig. 70, 71. Zwischenformen zwischen den kleinen aus multipler Teilung hervorgegangenen und den mittelgroßen Durchschnittsformen.

Fig. 72, 73. Teilungsstadien, Vorseilen der Kernteilung vor der Geißelteilung im Gegensatz zu Fig. 65, 66.

Fig. 74—77. Lohamöben, zum Vergleich für die Kernverhältnisse.

Fig. 75, 76. Teilung des „Randkörpers“, der an die Kernpole rückt (Fig. 76).

Fig. 77. Flagellatenform der Lohamöben.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# The appendicular muscles of *Necturus maculosus*.

By

**Harris Hawthorne Wilder,**

Professor of Zoology in Smith College, Northampton, Mass., U. S. A.

With Plates 23—27.

Problems relating to the origin of the hand type of Vertebrate limb (Chiridium), especially that of its separate parts, are rendered extremely difficult from the outset through the failure of the usual records upon which we are accustomed to rely; the adult anatomy of the lower forms, and the earlier developmental stages in the higher. The earlier forms of Vertebrates with a chiridial appendage have been entirely lost, and thus far, with the exception of a few slight indications, palaeontology is equally silent in the matter. Nor does embryology furnish much more, for it is well-known that, owing to the greatly accelerated development of these parts in all the higher Vertebrates, the earlier stages are either dropped out altogether or are hastened over so rapidly, and with so little attention to details that the cells of which the limb-buds are composed are seen to arrange themselves from the outset into the form of the adult organs, and give few indications of the earlier conditions.

It becomes thus of the greatest importance to investigate carefully and put on record the anatomical details of the adult limbs in the lowest tetrapod Vertebrates we still possess, and in this connection the lower Urodeles are seen to be of first importance. Here again, however, the fate investing the early history of the

chiridium is seen to continue, since of the few living representatives of the group, every one has suffered some modification of the free limbs, usually in the form of reduction. Thus *Proteus* and *Amphiuma* have, in some cases two, in others three digits; *Siren* has lost the posterior limbs entirely, and *Necturus* has but four digits on each foot, instead of five, generally supposed to be the typical number. *Cryptobranchus*, long the favorite of the investigator because of its large size and the usual pentadactylous condition of the hind feet, is naturally higher than any Perennibranch and may not be supposed to show a much more primitive condition than one of the higher salamanders.

Our best choice would thus seem to be *Necturus*, in spite of the apparent loss of a digit, since this animal would presumably show more primitive relationships than would any Derotreme, and in the number of its toes more nearly approaches the number assumed to be the normal one than any other Perennibranch. In addition to this, the exact correspondence of the two free limbs in the matter of skeleton leads one to hope that this correspondence may extend also to the other parts, the muscles especially, and thus furnish the ground upon which a scientific serial homology may be based.

It is with these points of theoretical importance in mind that the investigation here presented was undertaken, and it is hoped that the written and pictured description of this, our earliest available tetrapod, may be of value in many questions of comparative myology. One thing becomes at least clear, and that is, the cumbersomeness of our present nomenclature in giving two distinct names to parts clearly the same, as in the case of the majority of the muscles of the free limb. That the most of these differences, like Humero-metacarpalis vs. Femoro-metatarsalis, or Extensor radialis vs. Extensor tibialis, are due to a keeping up of the double nomenclature of the skeletal parts strengthens the appeal for a rationalizing of the terms, at least upon such safe grounds as carpus and tarsus, where the homology is sure.

The difficulties of our present nomenclature are constantly apparent, and in cases where the two limbs are compared the results are often extremely cumbersome. As an illustration of the present necessary mode of expression where comparisons of this nature are dealt with I may cite the opening sentence from a paper on the arteries of the hand and foot (BAUM, in: Anat. Anz., Vol. 31, p. 428), in which the result is wholly the fault of the nomenclature,

as the author could express his ideas in no better way: „Die zur Versorgung der Hand (des Vorderfusses der Tiere) und des Fusses (des Hinterfusses der Tiere) bestimmten Arterien zeigen bekanntlich eine charakteristische Anordnung insofern, als sowohl an der dorsalen, wie volaren (plantaren) Seite des Metacarpus und Metatarsus entsprechend den Interstitien zwischen den einzelnen Metacarpal- (bezw. Metatarsal-) Knochen Arterien herablaufen, die sich dann an den Metacarpo- (bezw. Metatarso-) Phalangealgelenken oder in deren Nähe je in zwei für die einander zugekehrten Flächen zweier benachbarter Finger (Zehen) bestimmte Aeste teilen.“

Of course one must be very sure of homologies before attempting to reform the nomenclature upon that basis, and thus our only hope of relief is through anatomical investigation, collecting and recording all the available facts upon which a scientific nomenclature may be founded. Among such the myology of all types of Urodeles would appear to be of first importance, as presenting conditions the most primitive of any now available.

The muscles treated in this paper include both those of the girdles and the free limbs, and are as follows:

A. Muscles between the trunk (or head) and the shoulder-girdle.

1. Dorso-lateral aspect

- Latissimus dorsi (*ld*)
- Dorsalis scapulae (*ds*)
- Omohyoideus (*oh*)
- Trapezius (*t*)
- Levator anguli scapulae (*ls*)
- Serratus anterior (*sa*)

2. Ventral aspect.

- Pectoralis (*p*)

B. Muscles between the shoulder-girdle and the free limb.

- Supracoracoideus (*sc*)
- Procoracohumeralis (*ph*)
- Rectus superficialis hypobranchialis posterior (*rhp*)
- Anconeus (= Triceps)
  - Anconeus scapularis (*ac*)
  - Anconeus humeralis lateralis (*ahl*)
  - Anconeus humeralis medialis (*ahm*)
  - Anconeus coracoideus (*ac*)



Coracobrachialis longus (*cbt*)

Coracobrachialis brevis (*cbt'*)

Scapulohumeralis (*sh*)

Humeroantebrachialis (*ha*)

C. Muscles of the distal portion of the anterior limb.

1. Dorsal aspect of forearm and hand.

Humerometacarpalis (*hm, hm'*)

Extensor radialis (*er*)

Extensor radialis superficialis (*ers*)

Extensor radialis profundus (*erp*)

Supinator (*s*)

Extensor ulnaris (*eu*)

Extensores breves 2-5 (*eb 2-5*)

2. Volar aspect of forearm and hand.

Palmar fascia (*fp*)

Palmaris superficialis (*ps*)

Palmaris profundus (*pp*)

Ulnaricarpalis (*uc*)

Flexor ulnaris (*fu, fu'*)

Flexor radialis (*fr*)

Pronator (*p*)

Flexores breves superficiales (*fbs*)

Flexores breves profundi (*fbp*)

Flexor interphalangeus digiti quarti (*fi*)

Carpometacarpales (*b, cd, ef, gh*, of the four digits respectively)

Intermetacarpales (*im 1-3*)

D. Muscles of the pelvic girdle and the proximal portion of the free limb.

1. Ventral aspect of the pelvic girdle.

Puboischiotibialis (*pit*)

Puboischiofemoralis externus (*pife*)

Pubotibialis (*pt*)

Ischiofemoralis (*isf*)

2. Caudal muscles attached to the posterior appendicular skeleton.

Ischiocaudalis (*isc*)

Caudalifemoralis (*cf*)

Caudalipuboischiotibialis (*cpit*)

## 3. Dorsal aspect of pelvic girdle.

Puboischiofemorialis internus (*piifi*)

## 4. Lateral aspect of girdle and limb.

Iliotibialis (*it*)

Ilioextensorius (*ie*)

Iliofibularis (*if*)

Femorofibularis (*ff*)

## E. Muscles of the distal portion of the posterior limb.

## 1. Dorsal aspect of the leg and foot.

Femorometatarsalis (*fm, fm'*)

Extensor tibialis (*et*)

Supinator (*s*)

Extensor fibularis (*efb*)

Extensores breves 2—5 (*eb 2—5*)

## 2. Volar aspect of leg and foot.

Plantar fascia (*fp*)

Plantaris superficialis (*ps*)

Plantaris profundus (*pp*)

Fibularitarsalis (*fbt*)

Flexor fibularis (*ffb rud. 1, rud. 2*)

Flexor tibialis (*ft*)

Pronator (*p*)

Flexores breves superficiales (*lbs*)

Flexores breves profundi (*fbp*)

Flexor interphalangeus digiti quarti (*fi*)

Tarsometatarsales (*b, cd, ef, gh*, of the four digits respectively)

Intermetatarsales (*im 1—3*)

Interosseus (*io*)

In the selection of the abbreviations, which here follow the names of the muscles and are used in lettering the figures, while they are, in general, those suitable to the anatomical names, an attempt has been made, where possible, to employ the same letters for corresponding muscles in the two limbs. Thus, in such cases as Pronator, Flexores breves superficiales, etc., both name and abbreviation are the same in both, while in cases like the two Palmares, as compared with the Plantares, the names are sufficiently similar to allow the use of identical abbreviations. Far from causing a confusion thereby, it is intended to simplify matters,

and suggests some of the conveniences which would result from a more complete correspondence in the nomenclature of the two limbs.

The description of the separate muscles follows:

## A. Muscles between the trunk (or head) and the shoulder-girdle.

### 1. Dorso-lateral aspect.

*M. latissimus dorsi* (*ld*). This muscle, the most posterior of the group, is in the form of a broad fan-shaped sheet, covering the sides of the body between the fifth and the eighth myocommata, and completely concealing *M. serratus anterior*, which lies beneath it. The more anterior fibers, about one half of the muscle, take their origin in a very thin, perfectly transparent aponeurosis, which lines the under side of the skin in that region, so that the fibers seem to be attached to the skin directly. The remaining half is in its origin divisible into two slips, which arise from myocommata 7 and 8 respectively. The slip from myocomma 8 runs almost horizontally forward and its fibers are the most posterior of the sheet; those of the slip from myocomma 7 run more obliquely and the most anterior of these are directly continuous with the most posterior fibers of the anterior half.

From this extensive origin the fibers converge to the glenoid fossa, where they become inserted along the proximal side of a stout tendon common to it and to *M. anconeus scapularis*. This tendon, which furnishes insertion for the latissimus but origin for the anconeus, is attached to the antero-lateral lip of the glenoid fossa, and serves to reinforce the capsular ligament of the shoulder joint.

*M. dorsalis scapulae* (*ds*). This is a narrow, fan-shaped muscle, which covers the lateral (outer) surface of the scapula and suprascapula. It thus belongs in the same series with the procoracohumeralis and supracoracoideus, which together cover the three divisions of the shoulder-girdle. However, instead of arising from a large part of the area which it covers, as is the case with the two just named, the dorsalis scapulae arises from a narrow, curved line upon the suprascapula, parallel with the free margin and quite near to it; throughout the remainder of its course it is free from the skeletal part which it covers. It converges to its insertion into

the outer (lateral) surface of the cartilaginous proximal epiphysis of the humerus.

*M. omohyoideus (oh)*. With some hesitancy this name may be given to a narrow slip which extends obliquely from the region back of the external gills to the notch between the scapula and the procoracoid, crossing in its course the dorsolaryngeus, and adjacent at its insertion to that of the trapezius, with which it there becomes parallel. It arises from the third epibranchial, or from the connective tissue in its vicinity, and extends obliquely from an antero-dorsal to a postero-ventral position. It inserts into the anterior margin of the shoulder-girdle in the deep notch between the scapula and procoracoid, adjacent to the insertion of the trapezius.

*M. trapezius (t)*. This muscle is a thin sheet, which tapers down from a broad origin to a narrow band, and continues thus in the direction of the most posterior fibers. Like the *latissimus dorsi* its fibers arise from a transparent aponeurosis, which is closely applied to the under side of the skin, so that the fibers appear to rise directly from this latter surface. The origin is in great part covered by the *Mm. levatores arcuum* and *dorsolaryngeus*, which need to be dissected free and turned down in order to expose it. Unlike the corresponding muscle of the higher Urodeles, no fibers arise from any portion of the head, but the entire origin, in the relationship above described, extends between the second and fourth myocommata, and covers laterally the dorsal trunk muscles. The trapezius is inserted into the anterior margin of the osseous scapula along nearly its entire length.

*M. levator anguli scapulae (ls)*. This is a very narrow band of muscle, which extends horizontally from the skull to the suprascapula, and lies mainly in the interval between the dorsal mass of trunk muscles and the visceral system, but belongs with the former. It arises by an extremely fine tendon from the posterior edge of the exoccipital bone, lateral to the condyle, the tendon being somewhat expanded at its origin. This tendon extends for a distance about equal to the width of a myotome, where it becomes continued as a narrow fleshy slip, which runs posteriorly in the interval between the dorsal trunk muscles and the branchial arches; after emerging from which it is still covered by *Mm. levatores arcuum*, *dorsolaryngeus*, and *trapezius*. The insertion takes place by means of fleshy fibers into the anterior angle of the suprascapula, just within the margin and thus upon the medial (inner) surface, and closely

associated with the fibers of insertion of the most ventral slip of *M. serratus anterior*. The tendon of this muscle is extremely difficult to follow to its origin in the occipital bone, and is best seen in a specimen from which the entire floor of the mouth and pharynx, together with the gill arches, has been cut away. The muscle may then be found at its scapular end and followed forward.

*M. serratus anterior (sa)*. This muscle is entirely covered externally by the *latissimus dorsi*, and consists of a series of flat slips (serrations) which arise posteriorly from myocommata, or from the distal ends of the ribs developed in them, and insert anteriorly into the medial (inner) surface of the suprascapula. There are three of these slips, the most ventral one from myocomma 7, the middle one from myocomma 6, and the most dorsal one from myocomma 5. The two anterior of these arise from the cartilaginous tips of the myocommatous ribs; the posterior from the myocomma itself. They insert into the medial surface of the suprascapula in an order corresponding to their origins, the one from myocomma 7 being the most posterior and so on. The most anterior of these slips becomes associated at its insertion with that of the *levator anguli scapulae*.

## 2. Ventral aspect.

*M. pectoralis (p)*. This muscle in *Necturus* is in the form of a single large sheet, not divided into separate slips or portions as in higher forms. It covers the entire pectoral region between the fifth and ninth myocommata. Its anterior edge is coincident with the middle fibers of *M. supracoracoidens*, which it overlaps; and as the fibers of the two have the same general direction at this place, and the *pectoralis* is very thin here, the two are easily taken for parts of a continuous sheet.

The origin of the *pectoralis* is a very extensive one and includes the ventral portion of the ninth myocomma as well as the entire *linea alba* from the point at which the ninth myocomma meets it as far forward as the point described above, that is, to about the level of myocomma 5. Although this line of origin consists of two parts which meet each other at nearly right angles, the fibers form an uninterrupted series, thus making a continuous sheet of converging fibers. In direction the fibers composing this sheet differ from one another by a little more than 90°; the most lateral of these arising from the myocomma are nearly longitudinal, those crossing the mid-coracoid region are transverse and form a right angle with



the linea alba while those of the extreme anterior margin are inclined slightly downwards as they pass out to the insertion. The lateral myocommatous fibers are reinforced from beneath (on the dorsal side of the sheet) by small slips from myocommata 7 and 8, but these reinforcements are not seen when the muscle is viewed from its ventral aspect and become visible only by freeing the sheet from its underlying connective tissue and reflecting it.

From the above extensive origin the fibers converge to a restricted fleshy insertion into the crista lateralis of the humerus, at its apex and slightly upon the medial side.

### B. Muscles between the shoulder girdle and the free limb.

*M. supracoracoideus* (*sc*). This muscle and the next, together with *M. dorsalis scapulae*, are the three muscles that cover the outer surfaces of the three subdivisions of the shoulder girdle, arising from these surfaces and inserting into the proximal epiphysis of the humerus. This muscle is incompletely divisible into two portions, of which the larger, or main, portion arises by a fleshy origin covering the middle third of the outer surface of the cartilaginous coracoid, and leaving free from muscular attachment a portion about the free anterior margin, as well as the basal third, that is, the part lying nearest the glenoid fossa. The second portion of the muscle is continuous with the first along its antero-lateral aspect and arises from the margin of the deep sinus between coracoid and procoracoid, running up somewhat upon the base of the latter. The two parts are blended along their entire extent, and insert as a single muscle into the crista lateralis of the humerus, just proximal to the insertion of the pectoralis.

*M. procoracohumeralis* (*ph*). This is the third and last of the muscles that cover the outer surface of the separate elements of the shoulder girdle. It lies upon and nearly covers the ventral aspect of the procoracoid, leaving exposed only the free anterior end of the cartilage. The surface of origin includes approximately the anterior half of this piece, extending laterally and medially from edge to edge. The distal half of this muscle, that lying towards its insertion, is not attached to the cartilage and is separated from it by the two slips of the rectus superficialis hypobranchialis posterior, which differentiate from the trunk musculature upon either side of the cartilage and run over its free edges to insert into its

outer surface. A semi-detached slip, apparently belonging to the procoracohumeralis, lies in the form of a narrow ribbon along its dorsal border, at first between it and the lateral slip of the superficial rectus and then between it and the dorsal portion of the supracoracoideus. Its origin is beneath the rest and nearer the glenoid fossa; its insertion appears quite separate and associated rather with the accessory portion of the dorsalis scapulae than with the procoracohumeral.

*M. rectus superficialis hypobranchialis posterior* (*rhp*). Three more or less separate elements belonging to this system of trunk muscles become differentiated from the general mass and are inserted upon the external surface of the shoulder girdle. They consist primarily of a medial and a lateral portion, which embrace the procoracoid between them as they pass to their insertion, but the lateral slip is again capable of division into two because of a double origin. The details of these slips are as follows:

a) medial slip. This slip arises in the form of a thin sheet from the third myocomma, the origin including the lateral half of the distance between the procoracoid cartilage and the mid-ventral line. From this origin the fibers converge to a narrow insertion upon the external surface of the shoulder girdle, just anterior to the glenoid fossa, and thus on neutral ground between the shoulder pieces although at the base of the procoracoid.

b) lateral slip. This portion is double at its origin and consists of two heads, medial and lateral, although both soon unite and pass around the lateral side of the procoracoid as a single slip. The medial head arises from the third myocomma as a continuation laterally of the medial lateral slip (a), but passing laterally soon joins the lateral slip (b). Thus this head and the entire slip (a) represent a continuous superficial sheet that arises from myocomma 3 and is parted into two unequal portions by the procoracoid cartilage. The lateral head is much the larger, and arises from the posterior aspect of the first ceratobranchial cartilage and runs posteriorly, picking up on the way the small medial head. The combined bundle passes around the lateral margin of the procoracoid, and inserts upon the dorsal margin of this cartilage, in the region of and including the slightly projecting angle found there. The lateral head, which arises from the hyobranchial skeleton, is called by DRÜNER, *M. procoracohyoideus* (better *M. hypoprocoraccideus*); the medial head is plainly a semi-detached portion of the medial slip (a).

The homologising of this muscle, which with some variation is a fairly constant one in urodeles, has caused much trouble. HOFFMANN, in his careful summary of amphibian muscles, names the ventral mass of myotomic muscles lying between the sternal rudiments and the hyobranchial apparatus the "thoracicohyoideus" and treats these slips as auxiliary fibers, in which he and others are inclined to see the equivalent of the omohyoideus. DRÜNER does not find a separate omohyoideus, or, as he prefers to call it, a "pectori-scapularis", in either *Necturus* or *Proteus*, but thinks that in spite of the difference of insertion, the omohyoid elements may be found somewhere in these slips. Although in his description of this muscle in *Necturus* he says of the two slips arising from myocomma 3 that "ihr Ansatz unterscheidet sich so sehr wesentlich von dem des M. omo-hyoideus" (p. 606) under *Proteus* he wishes to see some connection between the two. "Da ein M. omohyoideus (pectori-scapularis) bei *Proteus* fehlt, liegt der Gedanke nahe, diese Muskeln, deren Verlauf und Habitus eine gewisse Ähnlichkeit mit jenem nicht verkennen läßt, mit ihm in Verbindung zu bringen" (p. 591).

M. *anconeus* (= triceps). This muscle occupies the entire dorsal or extensor surface of the humerus and is the homolog of the muscle found in the same locality in all tetrapod vertebrates, and usually called the "triceps" from the name given to it in Man, where it normally has three heads. In all cases the muscle arises from several points of origin, and is thus composed of several slips, which unite distally to form a stout tendon that inserts into the olecranon process of the ulna.

In *Necturus* there are four heads, as follows:

- anconeus scapularis* (*as*),
- anconeus humeralis lateralis* (*ahl*),
- anconeus humeralis medialis* (*ahm*),
- anconeus coracoideus* (*ac*).

Of these the two first are visible superficially from the lateral aspect, the first and the fourth from the medial aspect, while the third, which is the largest and deepest, is covered by the others. They may now be taken up in order:

*anconeus scapularis* (*as*). This muscle forms the dorsal (extensor) contour of the upper arm. It is a large muscle, the proximal half forming a rounded belly, while the distal half becomes flattened towards the olecranon. It arises from the antero-lateral lip of the glenoid fossa by means of a broad, firm ligament, that serves as a portion of the capsular ligament of the shoulder joint. The latissimus dorsi inserts by a tendon into the same ligament, and thus the origin of the former and the insertion of the

latter are somewhat confusedly blended. Indeed, it may be almost better to ascribe to the latissimus the tendon that inserts into the lip of the glenoid fossa, and consider that the fibers of the anconeus scapularis take their origin from the distal edge of this tendon. Viewed from the inner aspect, however, the two muscles appear to hold the common tendon between them, the fibers on the one side being those of the insertion of the latissimus, the fibers upon the other those of origin for the scapular anconeus.

The point of attachment of this common tendon is a very definite one, namely, into the antero-dorsal lip of the glenoid fossa, including both a projecting portion and a slight notch behind it, where the lip of the fossa is almost deficient.

*anconeus humeralis lateralis (ahl)*. This portion, the smallest of the four slips that make up the muscle, is a thin band of parallel fibers lying obliquely across the lateral (outer) side of the upper arm. It arises from the outer side of the shaft of the humerus at its proximal edge, almost at the boundary between the bone and cartilage. It is closely associated with the anconeus humeralis medialis, from which it is separated by the large vessels which pass between the two.

*anconeus humeralis medialis (ahm)*. This portion, which may be distinguished as the profundus, is the deepest, and perhaps the largest, of the four slips. It arises by fleshy fibers from almost the entire dorsal face of the shaft of the humerus, covered by the two preceding portions.

*anconeus coracoideus (ac)*. This is a medium sized band, obliquely placed, and extended across the medial aspect of the humerus, dorsal to *M. coracobrachialis longus* and nearly covering *M. scapulohumeralis*. It arises from the posterior tuberosity of the coracoid, just posterior to the glenoid fossa, runs as a distinct slip as far as the distal third of the humerus, where it blends with the inner edge of the anconeus scapularis.

The four heads above described unite to form a very stout tendon, which is of about the same caliber as the projecting olecranon process of the ulna, to which it is attached, and thus may almost be said to become continuous with it rather than to be inserted into it.

*M. coracobrachialis longus (cbl)*. This muscle and the humeroantibrachialis inferior are the two long muscles of the flexor surface of the upper arm, the former lying upon the medial (inner),



the latter upon the lateral (outer) aspect. The two thus correspond in general position to *Mm. biceps brachii* and *brachialis anterior* of higher animals, and may be homologous with these, wholly or in part.

The *coracobrachialis longus* arises from the posterior tuberosity of the coracoid, medial to and in contact with *M. anconeus coracoideus*, but the two are wholly distinct. Proximally it is also in contact with *M. coracobrachialis brevis*, the origins of the two muscles being along the same margin and close to one another. The muscle inserts into the distal half of the shaft of the humerus, above the internal condyle.

*M. coracobrachialis brevis (cbb)*. This is a very deep muscle, almost entirely covered by others. It lies between the *supracoracoideus* on the lateral, and the *coracobrachialis longus* on the medial, side. It is in the form of a small triangular sheet, and covers an area that includes about the proximal third of the humerus. It arises, in contact with the foregoing muscle, from the posterior margin and tuberosity of the coracoid, the two lines of origin being parallel though not coincident. From this origin the fibers converge to their insertion along the medial aspect of the proximal third of the shaft of the humerus.

*M. scapulohumeralis (sh)*. This is a band-like muscle, passing obliquely from the posterior margin of the scapular region, between *Mm. anconeus coracoideus* and *anconeus scapularis*, to the humerus. It arises from the margin of the deep sinus between the scapula and the tuberosity of the coracoid, and includes a small portion of the osseous scapula as well as the adjacent cartilage. It inserts along a line which runs lengthwise along the medial side of the shaft of the humerus and includes approximately the middle third of the osseous shaft of that bone.

*M. humeroantibrachialis (ha)*. This muscle lies along the flexor side of the upper arm and, while seen superficially from the lateral aspect, is equally well seen from the medial after the removal of the two *coracobrachiales*; in fact, the origin and insertion are better shown from the latter aspect. It arises from the *crista lateralis* of the humerus along its distal aspect, and extends along the entire shaft of the humerus. Crossing the angle of the elbow this muscle enters the antibrachial region on the radial edge between the flexor and extensor masses, and inserts by a flattened tendon into the lateral (radial) edge of the radius at the point



where the epiphysis joins the shaft, including in its field of attachment both cartilage and bone.

### C. Muscles of the distal portion.

#### 1. Dorsal aspect of forearm and hand.

*M. humerometacarpalis* (*hm*). This is the large superficial muscle, triangular in shape, that covers the central part of the dorsal surface, between *Mm. extensor radialis superficialis* and *extensor ulnaris*. It arises from the lateral condyle of the humerus and diverges fan-like to about the level of the distal row of carpal bones, where it becomes divided into three main slips, corresponding to the intervals between the digits. Closely associated with the outer one of the three main slips there is situated an accessory slip, which continues the series upon the ulnar side. It arises by a tendon of its own that lies upon the ulnar side of the main muscle in the form of a fine thread, and gives rise, not only to the fibers that form the accessory slip, but also to a few of the most ulnar fibers of the main bundle adjacent to it. The tendon lies closely approximated to that of the ulnar extensor, and in some cases it seems as though there was a direct connection between the two muscles.

Arrived at the interdigital spaces each of the three main slips divides distally into two, which insert by small tendons into the lateral angles at the bases of two adjacent metacarpals. Thus the two tendons of the most radial slip supply the ulnar side of digit II and the radial side of digit III; those of the second the ulnar side of III and the radial side of IV; and those of the third the ulnar side of IV and the radial side of V. The accessory slip passes to the outer (ulnar) side of the origin of *M. extensor brevis V* and inserts into the outer (ulnar) side of the base of metacarpale V.<sup>1)</sup> It thus

1) In the foot this accessory slip seems to have been noticed by several observers, but its presence in the hand also has been overlooked, although, in *Necturus* at least, the two members are exactly alike in this respect. Thus HUMPHREY, describing the foot of *Cryptobranchus*, calls it "*M. peroneus tertius*", and HOFFMANN describes it as a general Urodelan muscle under the name of "*M. femoro-tarsali-fibulare*", but considers it a part of the "*Femoro-digiti I—V*" (= my femorometatarsalis). OSAWA mentions the statements of both HUMPHREY and HOFFMANN, but

completes on the ulnar side of the last metacarpal the series of tendons that supply the lateral aspect of the bases of the metacarpals, and serve as abductors and adductors of the set. The radial side of digit II alone remains unsupplied from this muscle, but the lack is supplied by a special abductor, *M. supinator*, which thus renders the series complete.

Judging by the accounts of this muscle in various Urodeles, as given by different authors, it seems certain that it changes its insertion relationships within the Order in question, beginning in the lower forms as a set of ad- and abductors and becoming ultimately, in the higher ones, in association with the extensores breves and their tendons, almost like the extensor digitorum communis of higher animals. Indeed, this final relationship is so nearly attained in some cases that many writers designate it as such even while describing it as more an ad- and abductor and less an extensor. In this gradual evolution *Necturus* takes the lowest place and the true condition of this muscle has been already pointed out by HUMPHREY, 1872, who compares it to the condition found in Saurians and in the *Ai*, and by ST. JOHN BROOKS, 1889, who describes it in some detail. Neither of these authors, however, speak of the separation of the interdigital bundles into two, nor, consequently, of the ultimate insertion of the tendons.

The next phylogenetic stage seems to be represented in *Cryptobranchus*, in which the muscle is already in effect an extensor. HUMPHREY, 1872, calls it *M. extensor digitorum sublimis*, and says that "passing down the forearm and over the carpus, and receiving upon its under surface fibres from the extensor digitorum brevis, it divides to the four digits, passing to the terminal phalanges". OSAWA, 1902, describes it under the name of *M. extensor digitorum longus*, and says that it "zieht direkt abwärts zur Handwurzel und teilt sich an der Basis der Metacarpale II—V in 4 sehnige Zipfel, welche in die Dorsalaponneurose der betreffenden Finger übergehen. Die letztere setzt sich ihrerseits aus der Sehne des vorliegenden Muskels und der später zu erwähnenden Muskeln, wie Abductor digiti secundi, Extensor digiti quinti proprius und Extensor digitorum brevis zusammen und geht distalwärts zur Endphalange der Finger, wo sie ihren Ansatz findet". He thus modifies the statement of HUMPHREY a little, in making the digital tendons of the separate digits less definitely portions of the muscle, but rather the somewhat differentiated median portions of a dorsal aponeurosis common to several muscles, thus forming an interesting early stage in the evolution of a definitive extensor of the fingers. These two authors, HUMPHREY and OSAWA, used in their study the large Japanese species, but EISLER, 1895, presents a similar picture of the condition in the allied *Cryptobranchus allegheniensis*, in which the muscle

---

does not consider the slip in question to be worthy of the rank of a distinct muscle. In the hand he finds nothing to correspond to it, but in *Cryptobranchus*, his subject of study, the part may indeed be wanting.

mass terminates at the base of the metacarpals in a "Sehnenwulst", from which four flat tendons run to the four fingers, "außerdem aber kurze Faserzüge sich seitlich auf die Basis der Metakarpalien, auch der marginalen, heften". These "Faserzüge", which prolong the tendons laterally, convert the latter into the "Dorsalaponeurose" of OSAWA, although EISLER says nothing of the participation of other muscles in its formation.

RIBBING, 1906, perhaps the most recent writer on the subject, describes in the Axolotl (*Siredon*) an interesting condition in the "langer Streckmuskel" of the arm, which may serve as a link between the condition in *Necturus*, where the muscle stops at the bases of the metacarpals, and that of *Cryptobranchus*, where the partly differentiated tendons of the dorsal aponeurosis form its extension to the terminal digits, for here the muscle, which involves only digits III—V, "inseriert mittels kurzer Sehnenzipfel an den Bases der Metacarpalia III—V und hat auch schwache Verbindungen mit den kurzen Extensoren der 3 ulnaren Finger [die kräftigste dieser Verbindungen ist die mit den kurzen Extensoren (dem kurzen Extensor?) des 5. Fingers]". This condition, which incorporates the short extensors and their tendons with the humerometacarpalis, may be easily derived from that in *Necturus*, through a closer attachment between the terminal lips of the latter and the origins of the former, a condition almost realised in the corresponding muscle of the *Necturus* foot, where the connection between the two muscles is very close.

The next logical step would seem to be the complete suppression of the extensores breves as independent muscles, and the employment of their tendons by the compound muscle while the lateral tendons to the bases of the metacarpals are still retained. This stage corresponds exactly to EISLER'S description of the condition in *Salamandra*, where the muscle splits in the carpal region into three bundles "die je eine lange Sehne für die Endphalangen der drei ulnaren Finger bilden, daneben aber noch jederseits (an Dig. V. nur radial) Sehnenzipfel zu den zugehörigen Metacarpalbasen schicken".

Although the idea of a gradual differentiation in this muscle within the group of urodeles seems to be expressed in the writings of recent investigators, such does not seem to have been the thought of the earlier writers, who seem to have taken it for granted that a typical extensor would be found in all cases. Thus HOFFMANN, 1878, although he had before him the work of HUMPHREY, describes this muscle, under the name of *M. humero-digiti* II—V, as dividing "in vier Sehnen für die vier Finger, an deren Endphalangen sie sich inserieren". As examples of this condition he gives *Menobranchus*, *Cryptobranchus*, *Siredon* and *Salamandra*.

The corresponding muscle of the foot, *M. femoro-metatarsalis*, is like the humero-metatarsalis and its gradual evolution through the Order of Urodela seem also to be the same.

*M. extensor radialis* (*er*). This is the very large mass of muscles which lies on the radial side of the forearm, partly covered by the humero-metacarpalis. After the removal of the latter it is seen to almost entirely cover the dorsal surface of the radius and

to extend at its proximal end so that it comes in contact with the extensor ulnaris. It is divided into two portions, with origins in contact but with distinct insertions. A large nerve (R. dorsalis manus intermedius of OSAWA?) passes between the two portions. The details are as follows:

a) *Extensor radialis superficialis (ers)*. This portion arises from along a longitudinal line upon the lateral condyle of the humerus, higher up than any other muscle of the group; the lower end is in contact with the origin of the humero-metacarpalis. Almost as soon as the radius is reached the deepest fibers of this portion begin to insert along its free margin, and continue down the entire length of the bone. The remaining fibers pass under the margin of M. supinator, and insert in two bundles, into the marginal and dorsal aspects of radiale and carpale II respectively. The most superficial of the fibers of this muscle are the longest, and consist of those that insert into carpale II; beneath these lie the fibers that insert into the radiale, and the deepest of all are those that insert into the radius.

b) *Extensor radialis profundus (erp)*. This portion lies medial to the former and is wholly covered by the humero-metacarpalis. It arises from the lateral condyle of the humerus, along a transverse line just distal to and parallel with that of the latter muscle. This origin, tendinous at first, becomes muscular almost immediately and the fibers insert along the greater part of the ulnar margin and more than the ulnar half of the dorsal aspect of the radius, including in length the most of its shaft.

M. *supinator (s)*. This muscle is easily distinguished since it is the only one on the dorsal aspect of the limb that is obliquely placed. The terminal portion alone is superficial and may be seen emerging from beneath the humero-metacarpal upon the radial side; the remainder is concealed by this latter muscle, which must be removed in order to expose it. It is a shorter muscle than its homolog in the leg, and lacks entirely an origin from the ulna (corresponding to that from the tibia), but its two other origins from the carpal bones correspond exactly to those from the tarsus. The muscle thus arises by superficial fibers from the radial margin and a bit of the dorsal surface of the ulnare-intermedium, and by a deeper slip from the centrale, these latter being best exposed by cutting through the muscle near its insertion and reflecting it. The muscle is inserted by a tendon into the radial margin of meta-



carpale II, near the base of the bone, and thus acts as an abductor of the digit, completing the system formed by the tendons of insertion of the humero-metacarpalis and its accessory slip.

*M. extensor ulnaris (eu)*. This muscle occupies the outer (ulnar) margin of the leg and is partly overlapped by the humero-metacarpalis. It arises from the lateral condyle of the humerus, along the margin adjacent to the olecranon process of the ulna, and runs down over the dorsal surface of this latter bone, covering it completely. The more superficial and marginal fibers are the longest, and enwrap and conceal the others in such a way that the muscle needs to be drawn away from the limb a little and unrolled, as it were, in order to appreciate its method of insertion; this has been done in the figure (Fig. 22) and shows the termination of the area of insertion along an oblique line on the lower part of the ulna and on the margin of the ulnare-intermedium. Above this line the remaining fibers insert, covered by the more superficial ones, so that the total area of insertion includes the entire length of the shaft of the ulna along its marginal border, extending, at about the middle of the shaft nearly or quite across the bone. Aside from this extensive insertion on the ulna a few of the outer fibers become inserted into the marginal aspect of the ulnare-intermedium, beyond which the fascia continues over the edge of the paw and invests the short finger muscles upon the flexor side.

*Mm. extensores breves (eb 2-5)*. These small muscles are four in number, one for each digit, and appear superficially as oval bellies, interdigitating with the slips of the humerometacarpalis. They arise from the distal margins of the carpalia that correspond to the digits to which they belong, carpale 4 + 5 giving rise to two, as would be expected. The bellies are continued into long, narrow tendons, but partially differentiated from the aponeurosis that covers the dorsal surface of the digits, and appear as thickened stripes along the middle of the fingers. These nascent tendons insert into the bases of the terminal phalanges.

As stated in detail under *M. humerometacarpalis*, these short extensor tendons appear in higher urodeles as the proper tendons of this latter muscle, converting it into an extensor digitorum communis (s. sublimis). The steps of this change are very gradual and are well seen within the limits of the Order, the changes being due to modifications in the relationships of the two muscles in question. Thus in *Cryptobranchus*, in which these tendons are ascribed to the humerometacarpalis (forming an extensor digitorum longus) the lateral tendons to the bases of the meta-



carpals are also preserved, and the bellies of the extensores breves are described as accessory slips inserting into the under (ventral) surface of the long tendons (HUMPHREY, OSAWA). EISLER makes the short extensors much more complicated, dividing them into three layers with different conditions in the different regions, but OSAWA, who is not only the latest writer on the subject, but who had the advantage of studying the large *C. japonicus* in place of the much smaller *C. allegheniense*, which was the one used by EISLER, finds nothing of this, and describes them as simple muscle bellies, with the relations as described above for *Necturus*.

## 2. Volar aspect of forearm and hand.

Palmar fascia (*fp*). The muscles of the volar surface of the forearm and hand are covered superficially by a fascia which, distal to about the middle of the forearm, becomes thick and opaque, concealing all subjacent parts. This latter portion is the palmar fascia proper, and extends distally as a continuous sheet from the distal margin of *M. palmaris superficialis*, of which it forms an aponeurotic continuation. At about the base of the metacarpals it divides into four slips, which gradually narrow and lie along the volar aspects of the four digits, inserting into the bases of the terminal phalanges. These tendon-like strips are tied down by ligaments opposite the metacarpo-phalangeal joints, and, in the case of digit IV, opposite also the extra joint between phalanges 1 and 2. While opposite the row of carpalia, and shortly before its division into the four digital slips, the palmar fascia becomes firmly fastened to the distal border of these bones, and the crescentic partition of firm connective tissue thus formed, and the surface of the fascia adjacent to it distally, furnish the points of origin for the two sets of short flexors of the digits. Proximal to this partition the *palmaris profundus* becomes inserted into the dorsal (inner) surface of the fascia. The entire set of muscles thus united into a system through the medium of the palmar fascia includes both superficial and deep palmar muscles, as well as the two sets of short flexors, *superficiales* and *profundi*, and the whole acts as a compound flexor of the digits.

Certain authors, including recent ones (OSAWA), have considered the digital portions of the fascia to be the tendons of a long flexor, the *palmaris superficialis* being the muscular belly associated with it. That the definite long flexor system of higher animals becomes derived from a condition similar to that in *Necturus*, and that we have here such a system almost begun, cannot be doubted, but in view of the complex relationship of the fascia to many muscles it seems best to treat it as has here been

done, that is, as a fascia that furnishes attachment to many muscles without being a definite part of any of them. (See also the remarks below, sub plantar fascia.)

*M. palmaris superficialis (ps)*. This is a short, broad muscle occupying the proximal half of the antebrahium, and is continued directly into the palmar fascia. It arises by fleshy fibers from the medial condyle of the humerus, between the similar origins of the radial and ulnar flexors. From their origin the fibers diverge and form a broad belly, which inserts, when at its greatest breadth, into the proximal margin of the palmar fascia.

According to MCMURRICH this insertion is in reality between the two layers which compose the fascia, these latter investing the muscle upon both sides and forming the fascia by their union.

*M. palmaris profundus (pp)*. This muscle arises in two parts, separated almost completely by a narrow bundle of longitudinal fibers, the ulnaricarpalis, a specially differentiated portion of the same system. Both parts arise in the main along narrow lines that run parallel to each other upon the radio-flexor aspect of the shaft of the ulna, and continue across the surface of the ulnare-intermedium; in addition to this some of the distal fibers of the more ulnar portion arise from the side of the tendon of the ulnar flexor, and still other fibers arise from the surface of carpal 4 + 5 and connect the two portions of the muscle. The muscle inserts as two adjacent bundles into the dorsal (inner) surface of the palmar fascia, covering a large area.

*M. ulnaricarpalis (uc)*. This muscle consists of a long narrow band, running lengthwise through the mass of flexor muscles of the forearm. It arises along a line placed longitudinally upon the shaft of the ulna, on the margin turned towards the radius, and occupying its proximal half. It thus lies between the lines of origin of *Mm. pronator* and *palmaris profundus*, and the muscle itself rests upon the former and parts the fibers of the latter into two bundles on its way to its insertion. This latter occupies a small area in the very middle of carpal 4 + 5, just proximal to the line of origin of the *Mm. carpo-metacarpalia*.

*M. flexor ulnaris (fu, fu')*. A large muscle, lying upon the flexor surface of the ulna, and forming the ulnar contour of the flexor side of the antebrahium. At its origin it consists of two parts, which arise in contact with one another from the ulnar aspect of the median condyle of the humerus. The more proximal of these

two portions (*fu'*) is very short; its fibers run obliquely outwards and wrap themselves about the olecranon, inserting into the side of this process and upon the shaft of the ulna beneath it.

The second or main portion (*fu*) is somewhat fusiform, and is longitudinal in direction. It lies along the outer edge of the entire shaft of the ulna and tapers down into a terete tendon, which terminates on the outer, or marginal, aspect of carpale 4 + 5, but seems to be also prolonged along the margin of the carpus, to a further insertion into the ulnare-intermedium.

*M. flexor radialis (fr)*. This muscle forms, upon the other side of the antebrachium, the counterpart of the preceding; like the latter, it determines a part of the contour of the forearm, yet is a somewhat shorter muscle. It arises from the medial condyle of the humerus upon its radial side and inserts by fleshy fibers into a broad area which includes both the distal end of the radius and the radial half of the radiale.

*M. pronator (pr)*. The fibers of this broad muscle run obliquely across the antebrachium from a more proximal ulnar to a more distal radial position. It is thus directly coincident with the supinator of the other side; that is, if the paw were semi-transparent, and were held up to the light, the two muscles would be superimposed one upon the other. The pronator arises from the middle of the shaft of the ulna by a narrow line, running lengthwise and just within (radial to) the lines of origin of the ulnarecarpalis and the inner half of the palmaris profundus. It inserts by two slips, the one into the proximal side of carpale 2, the other into the radial side of the base of metacarpale II. Corresponding to these two insertions the muscle is incompletely divided into two sheets, of which the deeper one is much the smaller, and makes its insertion into the carpale, while the bulk of the muscle inserts into the metacarpal, and forms an abductor of digit II in precisely the same way as does the supinator on the extensor side.

*Mm. flexores breves superficiales (fbs)*. These are a series of short fleshy bundles, covering the metacarpals of the separate digits; after the removal of the skin they are seen in part upon either side of the digital slips of the palmar fascia. They are capable of separation into distinct elements mainly through their insertions, so that the mass supplied to each digit is a bundle of more or less separate slips rather than a single muscle. They all arise from the dorsal (inner) surface of the palmar fascia, partly

from the crescentic ligament that binds the latter to the carpalia and partly from the fascia distal to this and proximal to the point at which it splits into the slips for the separate digits. The subdivisions and their insertions are not quite the same in all the digits, but the fundamental plan seems to be that of one median and two lateral slips, the lateral being once more subdivided. The median slip is the most distal in origin, and, consequently, the most superficial; it inserts into the base of the proximal phalanx (in the case of digit IV, into the base of the second phalanx). The lateral slips insert into the margin of the digit, one part into the distal end of the metacarpal, the other into the proximal end of the proximal phalanx. These two parts are separated by the metacarpo-phalangeal articulation. Allowing for some individual variation, the way in which this plan is carried out in the different digits is as follows:

Digit II: radial bundle equal in bulk to half that of the entire muscle; ulnar bundle very small.

Digit III: corresponds closely to the type.

Digit IV: a variation is here introduced because of the extra phalanx. The median bundle inserts into the base, not of the proximal, but of the middle phalanx, leaving the former to be supplied by the flexor brevis profundus only. The median bundle, in order to accomplish this, is supplied with a tendon of some length, while in the other digits this bundle, as in the case of the rest, makes a fleshy insertion.

Digit V: This is, in a way, the reverse of the condition in digit II, as here the ulnar, there the radial, bundle is the largest; in each case the marginal, or outer one with reference to the entire hand. The ulnar bundle is distinctly double, each part being well developed; the radial bundle is moderate.

*Mm. flexores breves profundus (fbp)*. These consist of four small slips, barely in contact with one another at their origin and supplying the four digits. The system is entirely covered by the preceding, and thus constitutes a second layer of short muscles in the carpo-metacarpal region, in regard to its muscles the most complicated portion of the free limb. These muscles arise from the distal aspect of the crescentic ligament that holds down the palmar fascia, and the four slips are just broad enough at their bases to be in contact with one another at their corners. They may thus be considered as a single muscular sheet, divided into slips to its very base.



The slips are thin and ribbon-like and taper slightly distally. They are coincident with the entire extent of the metacarpals, and insert into the bases of the four proximal phalanges, the insertions being: in the case of digits II, III, and V, directly beneath the similar ones of the median slips of the flexores breves superficiales.

M. flexor interphalangeus digiti quarti (*fi*). This minute slips appears in the fourth digit alone, and is evidently an adaptation to the extra phalanx possessed by this digit, its purpose being the supply of the extra joint thus formed. It consists of a few muscle fibers stretched across the flexor aspect of the articulation between phalanges 1 and 2, and arises from the middle of the shaft of the former and inserts into the base of the latter. It is often divisible into two slips, placed side by side.

That this muscle is in origin an extension of the flexor brevis profundus of this digit is rendered extremely probable, not only by its appearance and general direction, but also by the occasional presence of one or more fibers that connect the two and form a part of both. Such a case, although not to be considered typical, has been selected as the one figured, the usual condition being shown in the case of the corresponding muscle of the hind limb (Figs. 34 and 35).

Mm. carpometacarpales (*b, cd, ef, gh*; those of the four digits respectively).

These form a third and still deeper layer of muscles between carpus and metacarpus, lying beneath both sets of short flexors. They are described by EISLER under the name of flexores breves profundi, those designated here by that name being called the medii; since, however, the carpo-metacarpales are not associated with the palmar aponeurosis, and since they are in their use adductors and abductors rather than flexors, they can hardly be treated as a part of the same system with the others.

They arise without exception from the distal margin of the carpalia and insert into the shafts of the several metacarpals by oblique lines of insertion. Typically there are two for each metacarpal, the one radial, the other ulnar, and as they are inserted lateral to the median line of the digits they move the metacarpals laterally and thus assist in spreading and approximating the digits, a motion which, in this animal, is far more emphasized by the differentiation of the muscles than are flexion and extension, so characteristic of the movements of higher animals.

The details of the carpometacarpales in the separate digits are as follows:



Digit II: This is the only digit not supplied with a pair of these muscles, as the radial one is here wanting. Its place is, however, supplied physiologically by the pronator, which is inserted mainly into the base of the metacarpal of this digit upon its radial side and thus acts as a strong abductor. The ulnar slip arises from the radial portion of the distal margin of carpale 3 and inserts normally into the shaft of the metacarpal at the point given above in the general sketch.

Digit III: Furnished with a pair of muscles closely corresponding to the type. The radial one arises from carpale 3, the ulnar one in part from this and in part from carpale 4 + 5 and from the interspace between them.

Digit IV: Furnished with a pair of muscles closely corresponding to the type. Both arise from carpale 4 + 5.

Digit V: The radial mass is very broad. It arises from the ulnar half of the margin of carpale 4 + 5 and inserts obliquely along a line that is nearly as long as the entire shaft of the bone, the radial fibers being the longest. The ulnar muscle is the most eccentric in the series. It arises from the outer side of the tendon of *M. flexor ulnaris* and inserts upon the ulnar border of the metacarpal, the area of insertion being much restricted.

Mm. intermetacarpales (*im 1-3*). These small muscles are the deepest of the entire series and, so far as location goes, may be equally well ascribed to either the flexor or the extensor side, although from their use as ad- and abductors of the separate digits they are better treated in this place, following other short muscles that are similar in function. They are in the form of thin, somewhat triangular sheets, that occupy the interdigital spaces, and may thus become partly visible by strongly separating the digits, even before the removal of any of the muscles. They extend across between the metacarpal bones, and may be said to arise from the radial aspect of metacarpalia III—V, where they are the narrowest, and to expand fan-like to broader insertions upon the ulnar margins of metacarpalia II—IV.

## D. Muscles of the pelvic girdle and the proximal portion of the free limb.

### 1. Ventral aspect of pelvic girdle.

*M. puboischiotibialis (pit)*. This is the most superficial of the muscular layers covering the ventral aspect of the pelvic

girdle, and is confined in *Necturus* to the posterior half of the pubo-ischiadic plate, although in most urodeles it extends over the entire ventral surface, completely concealing the puboischiofemoralis externus, which is here exposed anteriorly. The muscle is in the form of a triangular sheet, and takes its origin from the median line of the pubo-ischiadic plate for a little more than the posterior third of its extent, the surface of origin being slightly augmented through the development of a low median ridge, the *crista muscularis*. From this origin the fibers converge to the knee and lower leg, in which region they become inserted.

The muscular sheet thus defined is marked by two peculiar features, a raphé and a tendon. The raphé begins at the posterior border, about midway between origin and insertion, and runs anteriorly, at right angles to the fibers, fully half-way through the muscle, presenting the appearance of a broad and rather deep scar. It serves as the point of insertion for *M. caudali-puboischiotibialis*, a band-like muscle which comes up from the tail in company with two other caudal muscles, and is inserted into the raphé at the posterior border of the puboischiotibialis, the fibers of the two muscles involved running almost at right angles to each other. Aside from this caudal muscle there is an accessory bundle of fibers, situated upon the deeper (dorsal) surface of the puboischiotibialis, blended with the main muscle at the origin and inserted into the deep surface of the raphé. This bundle evidently represents the ischioflexorius of other urodeles, although it is here not sufficiently distinct to be considered a separate muscle.

The second feature mentioned above, the tendon, marks the antero-lateral border of the muscle, and is complicated as well as variable in its relationships. When best developed it is quite broad, visible superficially, and serves to define the boundary between this muscle and *M. pubotibialis*. It usually forms the direct continuation of the fibers of about the anterior third of the muscle, that is, of those not affected by the raphé, but in addition to these it receives a variable number of fibers along both edges; those inserting on the postero-medial edge arise from the distal side of the raphé, and those on the antero-lateral edge are derived from the adjacent muscle, *M. pubotibialis*. These relations are subject to considerable individual variation, and the tendon itself may vary in size from that described above to a delicate thread, sunk between the fibers and not visible superficially. In some cases it may seem more like a thin septum,

separating the fibers of the two adjacent muscles, and offering an insertion to both. There is also much variation in the number of fibers which come to it from the pubotibialis, as in some cases nearly a third of the entire muscle is involved, while in others but a few fibers insert into it, and these near its distal end. In one case noted a small slip from *M. puboischiofemoralis externus* was inserted into the proximal end of the tendon, mingled with the fibers of the puboischiotibialis; this peculiarity was unilateral, the other side being normal. In all cases the tendon, having served as an insertion, both at its proximal end and along its sides, for a variable number of fibers from *M. puboischiotibialis* and one or two others, becomes inserted into the inner aspect of the tibia, near its proximal end.

The posterior portion of the puboischiotibialis has nothing to do with the above tendon, but is continued as a fleshy mass, wrapped partly around the leg, and reinforced by auxiliary fibers from the transverse raphé. This and the former make separate insertions; the original fibers inserting along the shaft of the tibia, distal to the insertion of the tendon, while the auxiliary fibers pass farther around the leg to the fibular side and insert into a thin fascia, which overlies the plantar fascia and blends in part with it.

*M. puboischiofemoralis externus (pife)*. This muscle arises from along the entire median line of the ventral surface of the puboischadic plate, from which its fibers converge to their insertion in the femur in such a way that the muscle is practically coincident in outline with the plate itself. The muscles of the two sides, taken together, thus form a fairly thick sheet that covers the entire ventral aspect of the puboischium. Of this sheet a little more than the posterior third is covered by the preceding muscle, *M. puboischiotibialis*, the remainder is superficial. The muscle is readily divisible into a larger anterior and a smaller posterior portion, differing both in origin and the direction of their fibers; and the first of these may be further subdivided, though not very definitely, into three bundles; a) anterior superficial, b) posterior superficial, and c) anterior deep. Of these portions a) is the most anterior and arises from the median line of the plate for about its anterior half, inserting into the crista ventralis of the femur and the distal prolongation of this process. Portion b) is a narrow slip, arising from the median line in the ischiadic region and inserting into the crista ventralis proximal to the insertion of a),

and closely associated with that of c). Portion c) is perhaps a little the largest, slightly exceeding a). It arises from the median line along approximately its middle three-fifths, and is overlapped anteriorly by a). It inserts into the crista ventralis.

The more posterior of the two main portions arises from the muscular ridge (crista muscularis) which characterises the posterior half of the ventral surface of the puboischium, and occupies with its origin nearly the posterior third of this latter piece. Its fibers are directed forwards and outwards, and run beneath (dorsal to) the other portion, which must thus be reflected in order to expose the insertion. This latter is upon the shaft of the femur dorsal to the crista ventralis, and is hence more dorsal in position than that of the anterior portion.

*M. pubotibialis* (*pt*). This is a narrow muscular band, which lies along the inner side of the leg. It arises by a tendon from the projecting angle upon the margin of the puboischium, immediately anterior to the acetabulum, a projection which seems to have not received a name as yet, and which may be called the pre-acetabular process. The fibers of this muscle form a narrow ribbon, which runs along the side of the femur, parallel to its shaft, and becomes inserted by a short tendon into the proximal third of the shaft of the tibia upon its lateral aspect. The most posterior fibers of this muscle are semi-distinct from the rest, and insert in variable numbers into the tendon of *M. puboischiotibialis*.

*M. ischiofemoralis* (*isf*). This small muscle arises from the outer margin of the tuberosity of the ischium and lies in the same plane as the skeletal plate, being covered ventrally by both puboischiotibialis and the posterior portion of the puboischiofemoralis externus. The fibers of this muscle converge from their origin and form a tendon, which inserts into the crista lateralis of the head of the femur.

## 2. Caudal muscles attached to the posterior appendicular skeleton.

*M. ischiocaudalis* (*ic*).

*M. caudalifemoralis* (*cf*).

*M. caudalipuboischiotibialis* (*cpit*).

These three closely associated, ribbon-like bands lie in a common sheath formed principally by the ventral mass of the trunk muscles with the aid of the cloaca, which forms the medial wall. Of the



three muscles the ischiocaudalis is the most medial, and is also the most distinct. It is clearly a differentiation from the most ventral fibers of the trunk-tail muscles, and arises from them in such a way that it is impossible to definitely distinguish its slips of origin from those of the undifferentiated myotomic masses. In this region, the ventro-caudal, a thin aponeurosis, attached to the haemal spines, separates the muscle masses of either side from the mid-ventral mass of caudal glands, and forms a groove for the lodgement of the latter. From the dorsal surface of this the fibers of the muscle in question take their origin, the haemal spines most directly involved being the first three or four. From this origin the band-like muscle runs along the side of the cloaca, and inserts into the outer angle (tuberosity) of the osseous ischium.<sup>1)</sup>

The two other caudal muscles, Mm. caudalifemoralis and caudalipuboischiotibialis, arise from a common origin and as a single bundle, becoming distinct from each other anteriorly, and forming two long bands, like the former. The origin is in the form of a flattened mass or sheet, extending antero-posteriorly, and arising from the sides of the haemapophyses of the first three vertebrae provided with such a process, usually the 22nd, 23rd, and 24th. As the haemapophyses in this region are long and so inclined that they almost overlap, they form upon either side a practically continuous line of origin. Proceeding anteriorly the two muscular slips become differentiated and diverge somewhat to their insertions, points indicated in each case by the name. M. caudalifemoralis inserts into the shaft of the femur just distal to the projecting crista lateralis; M. caudalipuboischiotibialis terminates in the raphe of the puboischiotibialis, at the posterior border of the muscle.

### 3. Dorsal aspect of pelvic girdle.

M. puboischiofemoralis internus (*pifi*). This large muscle lies upon the internal (dorsal) surface of the puboischium, over the

1) Physiologically considered, the origin and insertion of this, and perhaps also of the caudalipuboischiotibialis, should be reversed, as the point of least motion is found in both cases to be the pelvic girdle. In accordance, however, with the anatomical structure the end associated with the axial skeleton would form the natural point of origin and thus they are described here. This method has the distinct advantage of treating all three closely associated muscles alike, whereas otherwise the course of direction of one would be the reverse of that employed in the description of the other two.



margin of which it curves to its extensive insertion on the femur. In following this course the muscle becomes divided into two portions by the ilium, which projects dorsally between its fibers, but these portions become joined again upon the outer side of the ilium by a bundle of fibers which arise from the lateral aspect of the ilium itself, and the three become absolutely continuous long before the insertion is reached. The muscle is thus extremely difficult to demonstrate and needs for its complete exposition views from several different aspects, the most of which demand special dissection and the sacrifice of many of the adjacent structures. Thus the part which is visible upon the outer side of the leg when the latter is in its more usual position (Figs. 11, 12) is merely the distal portion, and the manner of its insertion can be realised only by elevating the femur of a specimen from which the ventral muscles have been cleared (Fig. 13).

To study this muscle to advantage it is necessary first to remove from the body the entire puboischiadic plate with the legs attached, cutting through the ilia, and then to cut away entirely the iliac muscles of one side, especially *Mm. iliotibialis*, *ilioextensorius*, and *iliofemerofibularis*. The femur should be extended laterally and the projecting ilium should be cut off to about the level of the muscle.

Viewing this preparation now from the dorsal side the muscle in question is revealed throughout nearly its entire extent, and appears as a vast sheet, stretched between the puboischium and the femur, its fibers flowing completely around the truncated ilium and reuniting upon the other side (Fig. 14). Although anatomically the muscle is not easily separated into distinct portions it is convenient for purposes of description to divide it into three heads, anterior, middle, and posterior. The anterior portion arises from along the median line of the dorsal surface of the puboischium, extending from the anterior end of the epipubic process to the puboischiadic fossa. At its origin the muscle is in the form of a thin lamella, but receives from beneath additional fibers from the anterior side of the ridge that bounds the puboischiadic fossa anteriorly, after which the muscle becomes thicker and blends with the other portions. The posterior portion arises from the side and bottom of the puboischiadic fossa, its most anterior fibers approaching so nearly to the most posterior ones of the anterior portion that the two are separated only by the ridge that bounds the fossa anteriorly. The lateral or external portion arises from the outer surface of the

ossified part of the ilium and from the cartilage about its base, and is consequently shorter than are the other two portions. Beyond the ilium all the parts blend into an inseparable mass, but the fibers open up again in such a way that the final insertion into the shaft of the femur is along two oblique lines that converge distally towards the tibial side. In Fig. 13 the more ventral of these insertions is shown by itself, but in Fig. 14 and 17 the remainder is also visible. Viewed from without, in a specimen in which the puboischiadic plate remains in situ, the muscle, after the removal of the iliac muscles as directed above, appears as in Fig. 15.

Although in *Necturus* the three parts are inseparably blended as here described, and form a single muscle, it is quite likely that the iliofemoralis, described as a separate muscle in certain urodeles (*Salamandra*, *Siredon*) is the homolog of the lateral portion, the part that arises from the outer side of ilium.

#### 4. Lateral aspect of girdle and limb.

*M. iliotibialis (it)*. This muscle appears on the outer aspect of the thigh as the most anterior of the iliac muscles, overlapping posteriorly *M. puboischiofemoralis internus*. It arises by a bundle of fibers from the base of the ilium, just within the lateral edge of the puboischiadic plate, over which it curves to attain the outer side of the leg. It inserts by a narrow tendon into the proximal epiphysis of the tibia on its outer (extensor) aspect. This muscle is here distinct from the next, but in certain other urodeles appears to be fused with it, since HOFFMANN treats the two names as synonymous.

*M. ilioextensorius (ie)*. This muscle is the next posterior to the last and runs parallel to it. It arises by a narrow tendon, in common with that of *M. iliofibularis*, from the base of the ilium at the anterior boundary between the outer and inner aspects. The tendon of origin runs for some distance along the posterior margin of the muscle, and gives rise to the fibers that constitute its belly along the greater part of its length. The belly, which is in the form of a flattened band, becomes continued, immediately below the knee, into a broad aponeurosis, which spreads out over the joint and, in the form of a fascia, invests the muscles of the lower leg. Upon the tibial side of this aponeurosis there arises a small but firm tendon, which in some individuals assumes a considerable size and may thus be considered the direct tendon of insertion of the muscle.

This tendon runs down over the dorsal aspect of the lower leg, between Mm. femorometatarsalis and extensor tibialis, and inserts into the distal epiphysis of the tibia (Fig. 25 *ie*).

M. iliofibularis (*if*). This narrow, fusiform muscle, parallel to and immediately posterior to the last, lies somewhat over the posterior edge of the thigh so that it is best seen from the inner aspect. It arises by a narrow tendon, in common with that of M. ilioextensorius, from the base of the ilium, and inserts into the proximal epiphysis of the fibula along its outer (posterior) aspect. It is treated by HOFFMANN in connection with M. femerofibularis, the two being considered by him as the two heads of a bicipital muscle, M. iliofemerofibularis, an indirect homolog of the human M. biceps femoris. In *Necturus*, however, the two muscles are entirely distinct, and make separate insertion into the fibula (Fig. 37 *if* and *if'*).

M. femerofibularis (*ff*). This is a narrow, ribbon-like muscle, extending diagonally across the posterior (ventral) aspect of the shaft of the femur. It arises near the insertion of Mm. caudalifemoris and ischiofemoralis, and extends obliquely across the femur towards the fibular side of the lower leg (Fig. 14). It makes a tendinous insertion into the middle of the shaft of the fibula upon its outer aspect.

## E. Muscles of the distal portion of the free limb.

### 1. Dorsal aspect of leg and foot.

M. femorometatarsalis (*fm*). This is the large superficial muscle, triangular in shape, that covers the central part of the dorsal surface, between Mm. extensor tibialis superficialis and extensor fibularis. It arises from the middle of the outer surface of the distal epiphysis of the femur, between the two condyles, and diverges fan-like to about the level of the distal row of tarsal bones, where it becomes divided into three main slips, corresponding to the intervals between the digits. Closely associated with the outer one of the three main slips there is situated an accessory slip which continues the series upon the fibular side. It arises by a tendon of its own that lies upon the fibular side of the main muscle in the form of a fine thread, which gives rise, not only to the fibers that form the accessory slip, but also to a few of the most fibular fibers of the main bundle adjacent to it. The tendon lies closely appropi-

mated to that of the fibular extensor, and in some cases it seems as though there was a direct connection between the two muscles.

Arrived at the interdigital spaces each of the the three main slips divides distally into two, which insert by small tendons into the lateral angles at the bases of two adjacent metatarsals. Thus the two tendons of the most tibial slip supply the fibular side of digit II and the tibial side of digit III; those of the second the fibular side of III and the tibial side of IV; and those of the third the fibular side of IV and the tibial side of V. The accessory slip passes to the outer (fibular) side of the origin of *M. extensor brevis V* and there divides into two bundles, one of which inserts along the distal edge of tarsale 4 + 5, along the same line from which the latter muscle takes its origin, the other into the outer (fibular) side of the base of metatarsale V. This last slip thus completes on the fibular side of the fifth metatarsal the series of tendons that supply the lateral angles of the bases of the metatarsals and serve as ab- and ad-ductors of the set. The tibial side of digit II alone remains unsupplied from the femerometatarsalis system and the lack is supplied by a special abductor, the supinator, thus rendering the series complete.<sup>1)</sup>

*M. extensor tibialis (et)*. This is the very large mass of muscles which lies on the tibial side of the leg partly covered by the humerometacarpalis. After the removal of the latter it is seen to almost entirely cover the dorsal surface of the tibia and to extend at its proximal end so that it comes in contact with the extensor fibularis. It is divided into two portions, with origins in contact but with distinct insertions. The details are as follows:

a) *extensor tibialis superficialis (ets)*. This portion arises from along the distal margin of the tibial condyle of the femur. Almost as soon as the tibia is reached the deepest fibers of this portion begin to insert along its free margin and continue down the entire length of the bone. The remaining fibers pass under the margin of *M. supinator* and insert in two bundles, into the marginal and dorsal aspects of tibiale and tarsale II respectively. The most superficial of the fibers of this muscle are the longest, and consist of those that insert into tarsale II; beneath these lie the fibers that insert into the tibiale, and the deepest of all are those that insert into the tibia.

---

1) For the treatment of this muscle by various authors cf. sub *M. humerometacarpalis*, the corresponding muscle in the arm.



b) *extensor tibialis profundus (etp)*. This portion lies medial to the former and is wholly covered by the *femorometatarsalis*. It arises from the distal margin of the distal epiphysis of the femur, about midway between the two condyles and directly beneath the origin of *M. femorometatarsalis*. This origin, tendinous at first, becomes muscular almost immediately and the fibers insert along the greater part of the fibular margin and over nearly the fibular half of the dorsal aspect of the tibia, including in length the most of its shaft.

This entire muscle, although in detail strikingly like its homolog in the forearm, differs from it in the absence of a nerve running between the two portions. What this failure may signify in the consideration of serial homology cannot of course be ascertained until the nerves of the two appendages have been thoroughly studied and homologised, but the nerve is not a very important one and its failure can hardly be considered as a serious obstacle to the homologisation of the tibial and radial extensors.

*M. supinator (s)*. This muscle is easily distinguished since it is the only one on the dorsal aspect of the limb that is obliquely placed. The terminal portion alone is superficial and may be seen emerging from beneath the *femorometatarsalis* upon the tibial side; the remainder is concealed by this latter muscle, which must be removed in order to expose it. It is a little larger than its homolog in the forearm, and extends as far as the fibula, from the distal tibial angle of which it possesses an origin. The two other origins are precisely as in the arm, viz: from the tibial margin and a bit of the dorsal surface of the *fibulointermedium*, and by a deeper slip from the *centrale*. The muscle is inserted by a tendon into the tibial margin of *metatarsale II.* near the base of the bone, and thus acts as an abductor of the digit, completing the system formed by the tendons of insertion of the *femorometatarsalis* and its accessory slip.

Owing to its mode of insertion this muscle has been designated by ST. JOHN BROOKS the "*extensor metatarsi hallucis*". HOFFMANN calls it *M. fibulae metatarsus II.* Its identity with the *supinator* of the anterior limb is beyond question.

*M. extensor fibularis (efb)*. This muscle occupies the outer (fibular) margin of the leg and is partly overlapped by the *femorometatarsalis*. It arises from the fibular condyle of the femur, and runs down over the dorsal aspect and free margin of the fibula. The more superficial and marginal fibers are the longest, and



enwrap and conceal the others, as described in the case of the ulnar extensor of the forearm. The insertion includes the entire free margin of the fibula, and is continued along the fibular margin of the fibulare-intermedium. A bundle of the shorter fibers covers the proximal part of the dorsal aspect of the fibula and forms an area of insertion that terminates in an oblique line across the middle of the shaft.

*Mm. extensores breves* (*eb* 2-5). These small muscles are four in number, one for each digit, and appear superficially as oval bellies, interdigitating with the slips of the femorometatarsalis. They arise from the distal margins of the tarsalia that correspond to the digits to which they belong, tarsale 4 + 5 giving rise to two, as would be expected. The bellies are continued into long, narrow tendons, but partially differentiated from the aponeurosis that covers the dorsal surface of the digits, and appear as thickened stripes along the middle of the toes. These insert into the bases of the terminal phalanges.

The relation of these short extensors and their partially differentiated tendons to the femorometatarsalis, and the possibility of the formation of an extensor communis from the union of both sets of muscles, has been fully discussed under the two muscles, humerometacarpalis and femorometatarsalis, and under the *extensores breves* of the arm.

## 2. Volar aspect of leg and foot.

*Plantar fascia (fp)*. The muscles of the volar surface of the lower leg and foot are covered superficially by a fascia which, distal to about the middle of the leg, becomes thick and opaque, concealing all subjacent parts. This latter portion is the plantar fascia proper, and extends distally as a continuous sheet from the distal margin of *M. plantaris superficialis*, of which it forms an aponeurotic continuation. At about the base of the metatarsals it divides into four slips, which gradually narrow and lie along the volar aspects of the four digits, inserting into the bases of the terminal phalanges. These tendon-like slips are tied down by ligaments opposite the metatarso-phalangeal joints, and, in the case of digit IV, also opposite the extra joint between phalanges 1 and 2. While opposite the row of tarsalia, and shortly before its division into the four digital slips, the plantar fascia becomes firmly fastened to the distal border of these bones, and the crescentic partition of firm connective tissue thus formed, and the surface of the fascia

adjacent to it on the distal side, furnish the points of origin for the two sets of short flexors of the digits. Proximal to this partition the plantaris profundus becomes inserted into the dorsal (inner) surface of the fascia. The entire set of muscles thus united into a system through the medium of the plantar fascia includes both superficial and deep plantar muscles, as well as the two sets of short flexors, superficiales and profundi, and the whole system acts as a compound flexor of the digits.

As in the case of the corresponding fascia of the forearm and its similarly related muscles, there has been a general tendency to consider the system the equivalent of a long flexor, and the muscles have been frequently so named. The nomenclature adopted here is that of McMURRICH, 1903, in the forepaw of *Amblystoma*, the observations being made by means of serial sections. An equally recent author, OSAWA, who has described the condition in *Cryptobranchius*, refers to the entire system as *M. flexor digitorum (longus) sublimis*, the appellation "longus" being used only in the case of the forearm. It is likely that this difference in the use of names does not rest upon any marked differences in the species studied, but is due rather to the individual point of view, and emphasizes the fact that we have in the *Urodeles* the volar muscles at an interesting point in their differentiation from an indifferent volar mass to that of the long flexors characteristic of higher forms.

*M. plantaris superficialis (ps)*. This is a short, broad muscle, occupying the proximal half of the lower leg, and continued directly into the plantar fascia. It arises by fleshy fibers from the middle of the inner surface of the distal epiphysis of the femur, above (proximal to) the origin of *M. flexor tibialis*. From their origin the fibers diverge and form a broad belly, which inserts, when at its greatest breadth, into the proximal margin of the plantar fascia.

See notes to palmar and plantar fasciae, and to *M. palmaris superficialis*.

*M. plantaris profundus (pp)*. This is a large muscle-mass, which lies beneath the plantar fascia, and corresponds closely to its homolog in the hand. Like this it is divided into two masses by a longitudinal bundle, the fibulari-tarsalis, exactly as the palmaris profundus of the hand is divided by the ulnari-carpalis, but there are several minor points of difference in the area of origin. In both cases it is in the form of a line or narrow band, and here, as in the hand, this line runs down the shaft of the inner long bone and its corresponding tarsal (tibia and tibiale) but in the leg it does not become recurved and again cross the tibia, but runs over the

surface of the centrale instead (cf. Fig. 36 and 37). The muscle inserts in the form of two adjacent bundles into the dorsal (inner) surface of the plantar fascia, involving a large area.

*M. fibularitarsalis (fbt)*. This muscle consists of a long narrow band, running lengthwise through the mass of flexor muscles of the lower leg. It arises upon the flexor surface of the fibula, near its proximal end, almost continuous with the line of origin of the pronator. The band-like muscle, during its course, rests upon the last named, crossing it near its origin, with the fibers of the two muscles almost at right angles, and near its distal end parts the fibers of the plantaris profundus, to insert into the flexor surface of tarsale 4 + 5, near its distal margin, and thus adjacent to the points of origin of the *Mm. tarsometatarsalia*.

*M. flexor fibularis (ffb, rud. 1, rud. 2)*. This muscle, so large and well-developed in the anterior limb, is almost wanting in the foot, but seems to have left traces in the form of two very small muscles, the one extending from fibula to fibulare (Figs. 31, 33, *rud. 1*), the other from fibulare to tarsale 4 + 5 (Fig. 33 *rud. 2*). The insertions of these two rudiments correspond closely to those of the two bundles that form the longer mass of the flexor ulnaris (cf. Figs. 36 and 37), a significant point if it be taken into consideration that in the limb muscles the insertions, which are the distal attachments, are much more constant than the areas of origin, since the latter fluctuate with the extent of development, and thus vary with the size of the muscle, while the former, being the point at which the power is applied, cannot vary at all without modifying the physiological action of the whole muscle. The origins of these two rudiments are as close to the insertions as they can possibly be, the one from the distal margin of the fibula, the other from that of the fibulare. There is no suggestion of an origin from either the femur or the shaft of the fibula.

*M. flexor tibialis (ftb)*. This muscle, although forming a thin sheet, and easily overlooked, is still in evidence and clearly represents the flexor radialis of the anterior limb. It is nearly covered by the large pronator, and, as the two are similar sheet-like muscles and almost coincident, they are easily taken for a single one. It arises from the middle of the distal end of the femur, and is at first somewhat fusiform, but soon spreads out into a thin sheet, and inserts along an oblique line that runs across the distal third of the tibia and a part of the tibiale (Fig. 31); it thus

corresponds closely to its homolog in the arm, except that its area of insertion, in accord with the difference in the general form of the muscle, is somewhat different in shape (cf. Figs. 36 and 37, *fr* and *ftb*).

*M. pronator (pr)*. This muscle, in position, direction, and use, corresponds closely to its homolog in the arm, but it is much broader at its origin. This area, in the form of a longitudinal line, includes nearly the entire length of the fibula and crosses almost the whole of the fibulointermedium, while that of its anterior homolog is confined to the middle part of the shaft of the ulna. It inserts by two slips, the one into the middle of the dorsal surface of tarsale 2, the other into the tibial side of the base of metatarsale II.

*Mm. flexores breves superficiales (fbs)*. Except, perhaps, in the detail of the bundles, which appear to be somewhat variable individually, I have found a complete correspondence between these small digital muscles and these of the same name in the hand. There are four slips, one for each digit, and they arise from the dorsal (inner) surface of the plantar fascia, that is, in part from the crescentic ligament that binds the latter to the tarsalia and in part from the fascia distal to this and proximal to the point at which the latter splits into the four slips destined for the four digits. Each of these four muscle masses is in itself compound, and is divisible into separate bundles, typically five in number, one median and, for each side of the digit, two lateral ones, exactly as in the hand. At the point of origin, in both foot and hand, these divisions are not always distinct, and the ultimate number may be reached, either by a primary division of the bundle into three, one for the middle and one for each side, the lateral ones dividing again, or else by a primary division into the five typical bundles. The first of these methods is shown in the illustrations of the hand, and the last in digit IV of the foot. Quite often, too, the median bundle seems to be continuous with the lateral one upon one side, making an apparant total of four, as is shown in digits II and III of the foot. These differences seem to be in part individual and in part due to the chance of dissection, as the separation of the slips at their origin is to some extent an artificial one although the insertions are definite. Attention may here be called to the precise correspondence of digit IV in hand and foot, even to the interpolation of the little interphalangeus in both (Figs. 34 and 35). The little fiber seen in Fig. 34 connecting the interphalangeus with



the deep flexor is an anomaly and in no way to be associated with the typical form of the muscle in either limb. I have found it but once, and have figured it as suggestive of the genetic relationship of the two muscles.

Mm. flexores breves profundi (*fbp*). These four little digital slips are in all particulars precisely as in the hand, to the description of which, as well as to Figs. 30 and 31, the reader may be referred. The little cross slip, shown in Fig. 31, is not a constant feature but an anomalous one, and was included merely because the drawing was made from a camera sketch and represents an actual dissection. Whether there is any morphological significance in this or in other similar variations, I cannot say.

M. flexor interphalangeus digiti quarti (*fi*). This minute slip is the same in both members. The separation of the muscle into two bundles, as figured in Fig. 37, is not usually as well-marked. The connection between this muscle and the deep flexor has been already commented upon (sub *fls* in the foot and *fi* in the hand).

Mm. tarsometatarsales (*b, cd, ef, gh*, those of the from digits respectively). These muscles correspond closely to the carpometacarpals of the hand, differing from them in only a few details:

Digit II. The outer (fibular) slip is more extensive, and spreads out to a longer line of insertion.

Digits III and IV. The two associated slips belonging to each digit are a little better developed than in the hand and are often confluent across the middle line of the digit, so that they may appear like a single sheet until they near their insertion.

Digit V. The outer (fibular) slip arises from the distal outer corner of the fibulare-intermedium; an origin from the tendon of a fibular flexor, as in the hand, is here impossible, owing to the reduced condition of this muscle.

Mm. intermetatarsales (im 1—3). These small muscular sheets, which stretch across the three interosseous spaces, correspond exactly to those in the hand. They arise from the tibial, and insert into the fibular margins of the metatarsals.

M. interosseus (*io*). This muscle is in the form of an oblique band, crossing the interspace between fibula and tibia and, strictly speaking located neither upon the extensor or the flexor side, but



in the same plane as the bones. Although physiologically either end may serve as origin, the more proximal, that is, the fibular, one, may serve as the anatomical origin, in accordance with the rule in the case of limb muscles.

This muscle is chiefly remarkable in having no serial homolog in the fore limb, and being thus the widest occurring departure from a complete correspondence between arm and leg.

### Literature.

---

- BROOKS, ST. JOHN, 1889, On the morphology of the Extensor muscles. Part I. Studies from the museum of Zoology in University College. Dundee, Vol. 1.
- DRÜNER, L., 1902, Studien zur Anatomie der Zungen-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. I. Teil, in: Zool. Jahrb., Vol. 15, Anat.
- EISLER, P., 1895, Die Homologie der Extremitäten, in: Abb. naturforsch. Ges. Halle, Vol. 19.
- FÜRBRINGER, M., 1873, Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln, in: Morph. Jahrb., Vol. 1.
- HOFFMANN, C. K., 1873—1878, Amphibien, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreichs.
- HUMPHREY, G. M. 1872, The muscles and nerves of *Cryptobranchus japonicus*, in: Journ. Anat. and Physiol., Vol. 6.
- McMURRICH, G. P., 1903, The phylogeny of the forearm flexors, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 2, No. 2.
- , 1903, The phylogeny of the palmar musculature, *ibid.*, No. 4.
- OSAWA, 1902, Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders, in: Mitt. Med. Facultät Kaiserl. Japan. Univ. Tokio, Vol. 5.
- RIBBING, L., 1907, Die distale Armmuskulatur der Amphibien, Reptilien und Säugetiere, in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Heft 4.
- WILDER, HARRIS, H., 1903, The Skeletal system of *Necturus maculatus*, in: Mem. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 5, No. 9.

### Explanation of the figures.

#### Plate 23—27.

- Fig. 1. Lateral view of shoulder region; superficial.
- Fig. 2. Similar to Fig. 1, but turned slightly towards the ventral side, and with the gills drawn away from the trunk muscles.
- Fig. 3. Lateral view of the shoulder-girdle, with the deeper muscles.
- Fig. 4. Inner (medial) surface of scapula, with muscle attachments.
- Fig. 5. Ventral view of the shoulder region; superficial.
- Fig. 6. Right shoulder-girdle and anterior appendage, with their muscles; detached from the body. Lateral view.
- Fig. 7. Right anterior appendage with a portion of the girdle, showing the muscles of the upper arm.
- Fig. 8. Same view as the preceding, with the muscles drawn apart.
- Fig. 9. Same view as the preceding, after removal of the superficial muscles.
- Fig. 10. Same view as the preceding. The deepest muscles.
- Fig. 11. Ventral view of hip girdle; superficial.
- Fig. 12. Same view as the preceding; a more advanced dissection. The left side is dissected farther than the right.
- Fig. 13. Ventral view of the hip girdle, with the deepest muscles; designed especially to show the puboischiofemoralis internus.
- Fig. 14. Inner (dorsal) aspect of the hip girdle, with limb.
- Fig. 15. Same view as the preceding; deeper muscles.
- Fig. 16. Lateral view of the hip girdle; skeleton.
- Fig. 17. Lateral view of the hip girdle, showing *M. puboischiofemoralis internus*.
- Fig. 18. Lateral view of the hip girdle; superficial.
- Fig. 19. Same view as the preceding; deeper muscles.

From this point on the Figures are given in pairs, representing corresponding views of the two limbs. The odd numbered figures, placed at the left of each pair, represent the anterior limb; the even numbers the posterior.

Figs. 20 and 21. Superficial views of the free limbs; extensor aspect.

Figs. 22 and 23. Same view as the preceding; deeper layer.

Figs. 24 and 25. Same view as the preceding; diagrams illustrating the origins and insertions of the muscles.<sup>1</sup>

Figs. 26 and 27. Superficial views of the free limbs; flexor aspect.

Figs. 28 and 29. Same view as the preceding; second layer.

Figs. 30 and 31. Same view as the preceding; third layer.

Figs. 32 and 33. Same view as the preceding; deep muscles.

Figs. 34 and 35. Details of digit IV; flexor aspect.

Figs. 36 and 37. Flexor aspect of the free limbs; diagrams illustrating the origins and insertions of the muscles.

The abbreviations used in the figures to designate the separate muscles are given in the list of the muscles at the beginning of the paper, and also accompany each name in the descriptive part. The separate digits are designated as II, III, IV and V, following the interpretation of HUXLEY, who assumes that the missing digit is the first. The separate bones do not require any explanation, except perhaps to recall the facts that in the carpus and tarsus the intermedium is fused with the outer bone of the proximal row, and that in the distal row the elements associated with the two last digits are also fused. The following abbreviations are used for muscles which do not appear in the text:

- la* levatores arcuum
  - dl* dorsolaryngeus
  - ra* rectus abdominis.
-

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Recherches sur la gastrulation et l'origine de l'hypoblaste du tube digestif chez *Amia calva*.

Par

**A. Brachet,**

Professeur à l'Université de Bruxelles.

Avec planche 28.

Au cours de ces dernières années, toute la question de l'origine et du mode de formation de l'hypoblaste chez les Téléostéens et les Ganoïdes osseux a été remise en discussion.

Au moment où, chez les Téléostéens tout au moins, l'accord semblait bien établi, SUMNER<sup>1)</sup> et BOEKE<sup>2) 3)</sup> ont décrit, dans le blastoderme des Poissons osseux, quelques détails nouveaux dont on ne peut méconnaître l'importance, et ils en ont tiré des conclusions assez intéressantes pour justifier un examen attentif. D'autre part, SUMNER a retrouvé ces mêmes détails au cours de la gastrulation d'*Amia calva* et ses observations ont été, tout récemment, confirmées sur le même objet et sur l'œuf de *Lepidosteus*, par LANZI.<sup>4)</sup>

1) F. B. SUMNER. KUPFER's vesicle and its relation to gastrulation and concrescence, in: New York Acad. Sc. Memoirs., Vol. 2, Part II, 1900.

2) J. BOEKE, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. I. Die Gastrulation und Keimblätterbildung bei den Muraenoïden, in: PETRUS CAMPER, 2. Deel, 1903.

3) J. BOEKE, Gastrulation and the covering of the yolk in the Teleostean egg., in: Verh. k. Akad. Wetensch. Amsterdam, 1907.

4) L. LANZI, Ricerche sui primi momenti di sviluppo degli Olostei



Nous possédions cependant, grâce aux travaux de BASHFORD DEAN <sup>1)</sup>, de SOBOTTA <sup>2)</sup>, d'EYCLESYMER et J. M. WILSON <sup>3)</sup>, grâce aussi à ceux, plus anciens, de SALENSKY <sup>4)</sup> sur le développement du Sterlet, un ensemble de données qui, sans être tout à fait concordantes sur tous les points importants, permettaient, toutefois, de se faire des premières phases de l'ontogénèse des Ganoïdes, une idée cadrant bien avec les enseignements de l'embryologie comparée. Mais si SUMNER et LANZI ont raison, c'est à dire si l'interprétation qu'ils donnent des faits observés par eux est exacte, alors cette idée doit être complètement modifiée, sans qu'il soit possible d'entrevoir actuellement ce qui pourrait la remplacer.

Pour fixer les idées, il convient que j'expose sommairement sous quelle face nouvelle la question de la gastrulation se présente, chez les Ganoïdes osseux et les Téléostéens, à la suite des travaux de SUMNER, de BOEKE et de LANZI. <sup>5)</sup> Si je réunis les Ganoïdes osseux aux Téléostéens, c'est à cause des affinités naturelles qu'ont ces deux groupes entre eux, c'est encore parceque, pour des raisons maintes fois développées, on est fondé à croire que le développement d'*Amia* et de *Lepidosteus* éclairera certains processus encore obscurs de l'embryologie des Poissons osseux, et c'est enfin parceque dans les deux groupes, SUMNER, BOEKE et partiellement LANZI, ont fait des constatations fort analogues.

Les recherches de SUMNER ont porté sur *Salvelinus fontinalis*, *Ameiurus*, *Carassius*, *Noturus*, et sur quelques stades de *Muraena* d'espèce indéterminée, qu'il a pu se procurer.

Dans ces divers œufs il observe qu'au moment où l'hypoblaste définitif va se former au bord embryonnaire du blastoderme, la lame enveloppante (Deckschicht), qui recouvre toute la surface de l'ecto-

---

(od Euganoïdi) *Amia calva* e *Lepidosteus osseus*. Con speciale riguardo al così detto ispessimento prostomale, in: Arch. Anat. Embriol., Vol. 3, 1909.

1) BASHFORD DEAN, The early Development of *Amia*, in: Quart. Journ. Sc., Vol. 38, 1896.

2) SOBOTTA, Die Gastrulation von *Amia calva*, in: Verh. Anat. Ges., Berlin 1896, Ergänzungsheft Anat. Anz.

3) A. C. EYCLESYMER and J. M. WILSON, The gastrulation and embryo-formation in *Amia calva*, in: Americ. Journ. Anat., Vol. 5, 1906.

4) SALENSKY, Recherches sur le développement du Sterlet (*Acipenser ruth.*), in: Arch. Biol., Vol. 2, 1881.

5) L. LANZI, Ricerche sui primi momenti di sviluppo di alcuni Teleostei. Con speciale riguardo al valore del così detto ispessimento prostomale, in: Arch. Anat. Embriol., Vol. 8, 1909.

blaste, s'épaissit au point où elle vient s'unir au bord marginal du syncytium vitellin. Là, les cellules qui la constituent deviennent cubiques ou même cylindriques ou pyramidales. C'est ce que SUMNER appelle l'épaississement prostomial (prostomal thickening), indiquant ainsi que son apparition marque la région blastoporale du germe, l'endroit où l'hypoblaste va se former et où, un peu plus tard, apparaîtra le bouton terminal aux dépens duquel le corps de l'embryon prendra naissance.

Peu après qu'il s'est formé, les cellules profondes de l'épaississement prostomial émigrent, et s'insinuant en direction centripète, entre le syncytium vitellin et la couche profonde du blastoderme (ébauche chordo-mésoblastique — sekundäre Keimschicht), viennent former une nappe continue qui n'est autre que l'hypoblaste définitif dont tant d'auteurs ont cherché à élucider l'origine. Toutefois SUMNER ne peut affirmer que tout l'hypoblaste du tube digestif dérive de l'épaississement prostomial et il ne peut même pas préciser la part exacte qui lui revient: il se borne à dire que son intervention est certaine et considérable.

Quoiqu'il en soit, le fait essentiel est que, en dernière analyse, une partie de l'hypoblaste provient d'une invagination de la couche enveloppante du blastoderme, se produisant au niveau du bord blastoporal de ce dernier. Il résulte de ce fait, que la corde et le mésoblaste n'ont aucune relation génétique avec le feuillet interne de l'embryon tridermique. On sait que cette idée a été défendue par LWOFF<sup>1)</sup> et un bon nombre d'autres auteurs, mais en la basant sur des faits très différents de ceux que je viens de résumer; et LWOFF notamment assigne à l'hypoblaste, chez les Téléostéens, une origine toute différente de celle que croît devoir lui reconnaître SUMNER.

J'ai à peine besoin de faire remarquer que le rôle capital que l'auteur américain fait jouer à la couche enveloppante et la grande signification morphologique qu'il est ainsi conduit à lui attribuer, sont à première vue fort invraisemblables. C'est ce qu'a bien compris BOEKE qui, sur un matériel qui paraît très favorable, les œufs de divers Muraenoides, a soumis à une révision soignée les descriptions — d'ailleurs trop sommaires — de SUMNER, et les observations qu'il a faites lui ont permis d'envisager dans son ensemble la question,

---

1) LWOFF, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, Vol. 8, 1894.

si souvent étudiée mais non encore tranchée, de la gastrulation et de la formation des feuillettes chez les Téléostéens.

Je résumerai sommairement les faits essentiels qui découlent de ses recherches. A la fin de la segmentation, au bord marginal du blastodisque, mais surtout dans la partie embryogène de ce bord, les cellules s'orientent et se disposent en deux couches: l'une superficielle constituant l'ectoblaste, l'autre profonde, reposant sur le syncytium vitellin, formant l'endoblaste primaire de la plupart des auteurs, mais qui n'est, pour BOEKE, que l'ébauche chordo-mésoblastique. L'édification des deux couches se fait par un clivage que BOEKE considère comme morphologiquement équivalent au processus que, dans l'ontogénèse des Amphibiens, j'ai appelé „clivage gastruléen“;<sup>1)</sup> aussi est-ce ce nom qu'il lui donne. L'ectoblaste et l'endoblaste se continuent entre eux au pourtour marginal du blastoderme et ce point de continuité forme un „blastopore virtuel“ analogue aussi à celui qui apparaît, au même stade et pour les mêmes raisons chez les Amphibiens (BRACHET<sup>1)</sup>) et les Cyclostomes (DE SÉLYS-LONGCHAMPS<sup>2)</sup>).

Mais à ce moment la couche enveloppante, qui s'est délimitée à la surface de l'ectoblaste, s'applique, au niveau du blastopore virtuel, sur la partie marginale du syncytium vitellin. Bientôt en ce point, — au pourtour embryonnaire du blastoderme — la couche enveloppante paraît s'épaissir et sa continuité avec le syncytium s'établit par une masse cônica de cellules cylindriques, semblable à celle que SUMNER a décrite et à laquelle BOEKE donne aussi le nom d'épaississement prostomial.<sup>3)</sup> Il considère, à juste titre je crois, son apparition comme étant le premier indice de la transformation du blastopore virtuel en un „blastopore réel“, en ce sens

1) A. BRACHET, Recherches sur l'ontogénèse des Amphibiens urodèles et Anoures, in: Arch. Biol., Vol. 19, 1902; Gastrulation et formation de l'embryon chez les Chordés, Anat. Anz., Vol. 27, 1905.

2) M. DE SÉLYS-LONGCHAMPS, Gastrulation et formation des feuillettes chez *Petromyzon Planeri*, in: Arch. Biol., Vol. 25, 1910.

3) A la vérité SUMNER n'a pas été le premier à reconnaître l'existence de cet épaississement. HENNEGUY notamment l'avait bien vu, mais l'attribuait à l'accroissement de la couche enveloppante qui suit l'extension du blastoderme à la surface de l'œuf. Antérieurement déjà M. VON KOWALEWSKY, non seulement avait observé l'épaississement prostomial mais avait cru pouvoir lui attribuer un rôle dans la formation de la vésicule de KUPFFER.

qu'elle indique l'achèvement de la gastrulation et le début du développement de l'hypoblaste.

D'accord avec SUMNER, BOEKE reconnaît dans l'épaississement prostomial la source de l'hypoblaste définitif qui deviendra l'épithélium du tube digestif; il a donné des figures très claires de l'invagination des cellules de l'épaississement, s'étalant à la surface du syncytium, sous l'ébauche chordo-mésoblastique. Mais il s'écarte complètement de SUMNER en ce qui concerne l'origine réelle des cellules hypoblastiques. L'épaississement prostomial n'est pas un dérivé de la lame enveloppante, mais ses éléments tirent leur origine d'une sorte de postsegmentation du bord marginal du syncytium vitellin; ils n'ont donc avec la „Deckschicht“ que des rapports de continuité. BOEKE démontre ce fait important par de bonnes figures.

On a souvent défendu l'idée de l'origine syncytiale de l'hypoblaste chez les Téléostéens; mais cette idée était depuis longtemps abandonnée, surtout depuis le travail classique d'HENNEGUY.<sup>1)</sup> Seulement, la manière de voir de BOEKE est très différente de celle des anciens auteurs. Pour lui, en effet, le pouvoir de former des cellules hypoblastiques, au moment où la gastrulation s'achève, est l'apanage exclusif du bord marginal du syncytium vitellin, dans la portion embryogène du blastoderme, au point précis où la couche enveloppante vient s'appuyer sur lui.<sup>2)</sup>

Tout récemment est paru un travail de LANZI<sup>3)</sup>, consacré à la réfutation des conclusions de BOEKE aussi bien que de celles de SUMNER. Chez *Perca fluviatilis* et *Salmo lacustris*, LANZI observe bien l'épaississement prostomial, mais il en fait, comme HENNEGUY, un simple bord d'accroissement de la lame enveloppante et lui dénie toute intervention dans la production de l'épithélium du tube digestif; celui-ci procéderait, comme le veut l'opinion la plus classique, de la couche profonde de l'endoblaste primaire.

Tel est l'état de la question en ce qui concerne les Téléostéens; l'existence de l'épaississement prostomial doit être considérée comme un fait acquis, mais l'interprétation qu'en donne SUMNER est tout à fait invraisemblable. D'autre part celle de BOEKE ne se heurte à

---

1) L. F. HENNEGUY, Recherches sur le développement des Poissons osseux, Embryogénie de la truite, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 24, 1888.

2) C'est dans son travail du 1907 (l. c.) que BOEKE a reconnu la réalité du clivage gastruléen et l'existence du blastopore virtuel.

3) L. LANZI, l. c.



aucune difficulté théorique, et s'il a pu la déduire de ses observations, c'est peut-être, comme il le dit lui-même, parceque les Murænoïdes sont, pour l'embryologie des Téléostéens, un matériel de recherches beaucoup plus favorable que tout autre. Personnellement, j'ai longtemps partagé la manière de voir de HENNEGUY, mais je dois reconnaître que les figures que BOEKE a publiées ont fortement ébranlé ma conviction.

Voyons maintenant ce qui se passe chez les Ganoïdes osseux, et spécialement chez *Amia calva*, qui a fait l'objet des travaux les plus récents.

Dans son étude sur le développement des Téléostéens, SUMNER donne une description fort sommaire de quelques stades d'*Amia calva* et cela lui suffit pour conclure que l'hypoblaste, chez les Ganoïdes, se forme, comme chez les Poissons osseux, aux dépens de la lame enveloppante; il montre, dans ses figures 16 et 17, la continuité de ces deux formations et il en déduit qu'elles ont une origine génétique commune. Mais cette déduction manque totalement de base objective, car la continuité en question est évidente et inévitable. En réalité SUMNER, en généralisant sans preuves réelles, les conclusions qu'il a tirées de l'étude des Téléostéens, n'a fait que rendre de l'actualité à des recherches sur la gastrulation des Ganoïdes osseux. Elles ne se sont, d'ailleurs, pas fait longtemps attendre.

En 1909, LANZI<sup>1)</sup> a repris avec plus de soin les recherches de SUMNER et en a confirmé les points essentiels. Il a formulé ses conclusions principales dans les termes suivants: Chez *Amia calva* et chez *Lepidosteus osseus*, dans la partie dorsale du germe, au niveau du blastopore futur, il existe un épaissement prostomial semblable à celui que SUMNER a trouvé chez certains Téléostéens; il est formé de cellules grandes et piriformes, appartenant à la couche enveloppante.

Ces cellules constituent la toute première ébauche de l'endoderme (hypoblaste du tube digestif) et jouent le rôle principal dans le mécanisme de l'invagination gastruléenne.

L'auteur entend par cette dernière phrase que l'épaississement prostomial de la couche enveloppante, se produisant en un point déterminé du pourtour marginal du blastodisque, empêche les couches profondes de continuer à s'étendre vers l'équateur de l'œuf, et les

---

1) L. LANZI, V. le travail cité plus haut sur le développement d'*Amia* et de *Lepidosteus*, p. 303.



oblige à se replier en dedans, à s'invaginer, et à donner ainsi naissance à une nappe cellulaire dans laquelle se différencieront la corde dorsale et le mésoderme. Quant à l'invagination concomittante des cellules de l'épaississement prostomial, elle aboutit à l'édification de l'hypoblaste définitif.

En termes morphologiques, j'exprimerais plus volontiers ces faits en disant que chez *Amia* et *Lepidosteus*, comme chez les Téléostéens (BOEKE), l'apparition de l'épaississement prostomial indique que le blastopore, virtuel jusqu'alors, devient réel.

L'accord entre SUMNER et LANZI est d'autant plus remarquable ici, que, comme je l'ai dit plus haut, LANZI refuse à l'épaississement prostomial des Téléostéens, toute portée morphologique réelle, et en fait un simple bord d'accroissement.

J'ai à peine besoin de faire remarquer à quel point SUMNER et LANZI s'écartent, dans leur manière de voir, de tous les auteurs qui se sont occupés de l'embryologie des Ganoïdes, et notamment, pour ne parler que des plus récents, de BASHFORD DEAN, de SOBOTTA, d'EYCLESYMER et J. M. WILSON. La citation suivante, prise dans le travail de ces derniers (p. 152)<sup>1)</sup>, donne un résumé exact de leurs observations et, dans son expression générale, aurait aussi pu être écrite par SOBOTTA: „As the archenteric cavity extends the innermost layer of Mes-entoderm early is differentiated into a well defined layer which we have called hypoblast. This layer, together with the invaginated dorsal ectoblast, forms the dorsal wall of the archenteron. At the same time there is differentiated a superficial yolk layer which forms the ventral wall of the archenteron.“ Je préciserai dans le cours de mon exposé, ce qu'il faut entendre par le mésentoderme de EYCLESYMER et J. M. WILSON.

En raison de toutes ces discordances, en raison aussi du manque d'interprétation générale de la gastrulation des Ganoïdes osseux, j'ai cru intéressant de reprendre l'étude de la question, et de chercher à en entrevoir la solution, à la lumière des faits acquis par les travaux récents sur l'ontogénèse des Amphibiens, et, éventuellement, de ceux que BOEKE nous a fait connaître chez les Muraenoïdes.

L'intérêt est d'autant plus grand que, chez les Ganoïdes, il n'y a pas seulement des différences d'interprétation entre les auteurs,

1) EYCLESYMER et J. M. WILSON, The gastrulation and embryof ormation in *Amia calva*, in: Americ. Journ. Anat., Vol. 5, 1906.

mais surtout des différences dans les observations; il y a, avant tout, à établir comment les faits se présentent, et comment les processus se passent.

J'ai utilisé, dans ce but, un matériel assez abondant d'œufs d'*Amia calva*, bien fixés au liquide de TELLYESNICZKY, et dont les coupes sériées, diversement orientées, ont été colorées sur lame à l'hématoxyline-éosine. Ce matériel n'est pas sans lacunes et je n'ai pas la prétention d'avoir tranché tous les points en litige; je crois cependant que l'étude que j'ai faite apportera quelque clarté dans le débat. Les pages qui vont suivre seront consacrées à la description des stades les plus importants que j'aie observés.

### Description et interprétation des faits.

Il est impossible de comprendre la gastrulation, chez un type quelconque, si l'on ne connaît bien les stades avancés de la segmentation. J'en décrirai donc quelques uns, qui me permettront de prendre position sur les points encore controversés.

La figure 1 (Pl. 28), représente une coupe méridienne d'un œuf dans lequel on doit admettre que la cavité de segmentation vient de faire son apparition.

Outre un certain nombre de plans verticaux, deux plans latitudinaux ont déjà divisé l'œuf en une calotte de deux couches de gros blastomères cubiques ou polyédriques, et une masse vitelline à très gros grains plus profonde; celle-ci ne présente, sur la figure, aucune fente de division. mais, sur d'autres coupes, on en rencontre un, vertical, qui tend à se diriger vers l'équateur.

Ma figure ressemble un peu à celle que C. O. WHITMAN et EYCLESHYMER<sup>1)</sup> ont donnée, p. 339, sous le n° 9. Seulement, elle s'en distingue par deux caractères: d'abord les blastomères de la couche profonde sont complètement isolés de la masse vitelline à gros grains et en sont séparés par une fente étroite, mais nette et régulière, que je considère comme un rudiment de cavité de segmentation. Aussi me paraît-il certain que la figure 9 de WHITMAN et EYCLESHYMER n'est pas méridienne, mais latérale, et passe en dehors de la cavité de segmentation. Ensuite, je ne trouve pas dans la masse vitelline, sous la calotte segmentée, ces lacunes bien

1) C. O. WHITMAN and A. C. EYCLESHYMER, The egg of *Amia* and its cleavage, in: Journ. Morphol., Vol. 12, 1896.

délimitées qui, pour les auteurs américains, vont plus tard confluer pour former la cavité de segmentation. Il y a bien là des fentes ou des espaces dans mes préparations, et ma fig. 1 en montre même une, mais elles proviennent de déchirures dues au passage du rasoir dans un vitellus dur et cassant.

Ce que je viens de décrire comme étant la cavité de segmentation me paraît bien répondre à ce que BASHFORD DEAN a désigné comme tel.

Au pourtour marginal de ce que je viens d'appeler la calotte de blastomères, on voit la segmentation se poursuivre et à droite notamment, une belle mitose à grand axe placé suivant l'un des méridiens de l'œuf montre, mieux que toute description, quelles en seront les conséquences. Un détail qui a son intérêt est bien visible sur la fig. 1. A droite, on remarque un gros blastomère en voie d'isolement; sa moitié supérieure, semblable à la couche de cellules qui forme la voûte de la cavité de segmentation, a son cytoplasme bourré de fines granulations vitellines, qui lui donnent un aspect foncé, tandis que sa moitié inférieure, encore en continuité avec le vitellus à gros grains du plancher de cette cavité, en a conservé tous les caractères. La fig. 2 témoigne de la persistance de ce détail histologique à des stades ultérieurs.

J'ajouterai enfin qu'au plancher de la cavité de segmentation, je n'ai trouvé aucun noyau, ni au repos ni en mitose, pas plus sur cet œuf que sur les autres du même stade.

L'analogie entre l'œuf d'*Amia* que je viens de décrire et les œufs de *Ctenolabrus* et de *Serranus atrarius* figurés par AGASSIZ et WHITMAN <sup>1)</sup> d'une part, par H. V. WILSON <sup>2)</sup> de l'autre, est frappante, et justifie cette conclusion, que je n'hésite pas formuler, que la cavité de segmentation, chez les Ganoïdes, bien que fort réduite en étendue, reconnaît la même origine et le même mode de formation que chez certains Téléostéens.

Je dois cependant ajouter, que tous les œufs que j'ai eus sous les yeux ne sont pas aussi démonstratifs que celui sur lequel j'ai appuyé ma description. Souvent la cavité de segmentation n'est qu'une mince fente virtuelle; toutefois, même dans ces cas, son horizontalité parfaite, et l'absence de noyaux en son plancher, permettent d'en déceler l'existence.

1) AGGASSIZ and WHITMAN, The development of osseous fishes, in: Mem. Mus. Zool. Harvard, Vol. 14, 1889.

2) H. V. WILSON, The embryology of the Sea Bass (*Serranus atrarius*), in: Bull. U. S. Fish Commission, Vol. 9, 1889.

La fig. 2, qui représente aussi une coupe méridienne d'un autre œuf, accuse un progrès considérable. Dans la calotte segmentée, les blastomères, nombreux et superposés en plusieurs couches, se continuent au bord marginal du blastodisque dans la masse vitelline à gros grains que quelques rares sillons verticaux découpent en volumineux quartiers (WHITMAN et EYCLESHYMER). En ce point, les mitoses sont nombreuses; beaucoup ont leur grand axe radiairement placé et tout indique que la formation de blastomères isolés s'y poursuit activement. Comme au stade précédent, plusieurs d'entre eux ont leur moitié supérieure bourrée de fines granulations, tandis que leur moitié inférieure contient de grosses plaquettes vitellines beaucoup moins nombreuses.

Vers le centre, la fig. 2 montre très bien qu'une ligne nette, assez régulière, horizontale, sépare la calotte des blastomères du vitellus à gros grains sous-jacent. Les fentes que l'on voit dans ce dernier ne sont pas l'indice d'une segmentation de cette région de l'œuf, mais sont dues à des déchirures produites par le rasoir. Seule, celle qui part du centre et se dirige verticalement en bas, est la coupe du 1<sup>er</sup> sillon qui, lentement, gagne le pôle inférieur.

Il ressort de l'examen de la figure, qu'il n'y a plus à ce stade de cavité de segmentation véritable. Les espaces irréguliers compris entre les blastomères en représentent peut-être un reste, mais on n'en trouve plus de traces certaines que dans les espaces anguleux compris entre les extrémités internes des blastomères les plus profonds; vers le bas, la limite de ces espaces est donnée par la ligne nette que j'ai signalée plus haut, marquant la face supérieure de la partie vitelline proprement dite de l'œuf.

De la comparaison des figures 1 et 2, il ressort en effet, que cette ligne ou cette face n'est autre chose que le plancher de la cavité de segmentation des stades plus jeunes. En effet, dans l'œuf dont provient la figure 2, la disposition représentée existe sur une dizaine de coupes successives; sur aucune d'entre elles je n'ai observé, dans ce plancher, de noyaux au repos ou en mitose, pas plus que je n'ai vu de continuité entre lui et les blastomères qui lui sont sus-jacents. Au delà et en deçà de ces dix coupes moyennes, le rasoir entame la zone marginale de la calotte segmentée et là, naturellement, les noyaux reparaissent en même temps que la continuité se rétablit entre les deux parties de l'œuf.

En résumé, à ce stade, la cavité de segmentation a disparu en



tant que cavité; elle n'existe plus que virtuellement, mais son plancher est encore reconnaissable.

Passons à la figure 3, qui montre le début d'un changement important. Comme les autres, elle représente la partie supérieure d'une coupe méridienne.

La calotte de blastomères est beaucoup plus étendue et plus épaisse; les blastomères sont aussi notablement plus petits; ils sont d'ailleurs en active prolifération. Au bord marginal, de nombreuses mitoses, orientées dans des sens divers, mais surtout radiairement, prouvent que le blastodisque continue de s'étendre vers l'équateur, non pas par épibolie, mais par segmentation progressive, découpant en cellules plus petites, les grosses masses propres à ces régions de l'œuf et dont la présence prouve qu'*Amia calva* est à segmentation totale.

Mais vers le centre de l'œuf, un processus nouveau débute; le plancher de la cavité de segmentation montre une série de bosselures; chacune d'elles n'est autre qu'une cellule volumineuse et riche en gros grains vitellins qui se détache et va se mélanger aux blastomères déjà formés.

Sur la figure 3, mais mieux encore sur la figure 4, qui représente une autre coupe du même œuf, vue à un plus fort grossissement, on remarque que ce plancher, jusqu'ici anucléé, est parsemé de noyaux en mitose, l'orientation des fuseaux étant généralement verticale ou oblique. Toutes ces mitoses sont bipolaires, et aboutissent à la formation de deux noyaux filles (Fig. 4), dont l'un reste dans la masse vitelline sous-jacente, tandis que l'autre s'engage dans l'une des bosselures.

Il résulte de cette description, que le plancher de la cavité de segmentation, anucléé jusqu'ici, est maintenant le siège d'une prolifération cellulaire active. Cette constatation n'est pas neuve; elle a été faite par SALENSKY chez le Sterlet et EYLESHYMER et WILSON en ont donné plusieurs figures chez *Amia*. Mais il découle de la description que j'ai donnée des stades précédents, que la nucléisation, dans cette région, n'a pu se faire que par l'émigration, en direction centripète, de noyaux provenant des parties marginales du blastodisque. J'ajouterai même que dès ce stade, ils sont manifestement plus nombreux que les grands segments qui découpent la partie vitelline proprement dite de l'œuf. Leur activité mitosique n'aboutit donc pas exclusivement à la formation de blastomères apparaissant comme des bourgeons au plancher de la cavité de segmentation, mais aussi à la transformation en syncytiums des grands quartiers



vitellins auxquels ils appartiennent et qu'ils envahissent; la nature syncytiale de ces quartiers a d'ailleurs été reconnue depuis longtemps.

La calotte des blastomères, par le processus que je viens de décrire, se trouve donc renforcée à sa face profonde, par de nombreuses cellules dont l'aspect clair, les dimensions plus grandes et la richesse en grosses plaquettes vitellines, trahissent encore l'origine.

Il est probable, cependant, qu'un certain nombre des cellules claires et à gros grains que l'on trouve là, procèdent de la division des blastomères qui, dans les stades antérieurs, avaient une moitié de leur corps foncé et à grains fins, l'autre moitié claire et à gros grains. La figure 3 montre, vers la droite, un cas de ce genre. Leur nombre doit en tous cas être très minime, d'autant plus qu'en règle générale, l'activité mitosique des cellules chargées de plaquettes vitellines est accompagnée d'une réduction de plus en plus grande des dimensions de ces plaquettes.<sup>1)</sup>

Il est clair qu' à partir de ce moment il n'y a plus de cavité de segmentation; la place qu'elle occuperait est comblée par des cellules issues de son plancher, mêlées à celles de la calotte qui en formait la voûte. Rien n'indique même les limites qu'elle devrait avoir: tout la partie supérieure l'œuf d'*Amia* n'est plus qu'un disque de cellules moulées les unes sur les autres ou ne laissant entre elles que des espaces tout à fait irréguliers. Cette disposition, et les processus dont elle est la conséquence, persisteront pendant un certain temps encore: les figures d'EYCLESHYMER et WILSON en font foi.

Les faits que je viens de décrire suggèrent quelques réflexions. Il est évident que le développement d'*Amia calva* occupe dans l'embryologie des Vertébrés une place très particulière, et qu'au point de vue morphologique, au moins dans les stades que j'ai examinés jusqu'ici, elle est loin d'être une palingénèse. Je crois avoir prouvé l'existence, dans les stades très jeunes, d'une cavité de segmentation rudimentaire, mais du type de celle des Téléostéens. J'ai déjà dit que je m'écarte en cela de WHITMAN, EYCLESHYMER et WILSON. D'après mes observations, son plancher n'est pas nucléé au début, mais le devient par suite d'une émigration de noyaux marginaux. C'est encore une analogie, très heureuse, avec ce qui se passe chez les

1) Dans mes études sur l'ontogénèse des Amphibiens, j'ai eu de multiples occasions de vérifier l'exactitude de cette règle, telle que je viens de la formuler.

Téléostéens, du moins chez certains d'entre eux. Et il est évident qu'à ce point de vue l'ontogénèse d'*Amia* explique celle des Poissons osseux. Le syncytium central de ces derniers, a son prélude dans la formation de noyaux multiples au sein des grands segments vitellins.

Mais cette cavité de segmentation ne tarde pas à disparaître; elle est rapidement comblée et la place qu'elle devrait occuper est envahie par des cellules nées d'une prolifération de son plancher. La disparition de la cavité de segmentation est un processus constant chez tous les Vertébrés, mais il ne se passe, même chez les Amphibiens, qu'au moment de la gastrulation, et encore, en général, n'intervient-il que pour l'achever. Chez les Amphibiens, où il est fort net et très important, il succède au clivage gastruléen. Ici il le précède et de beaucoup.

Chez les Téléostéens, BOEKE a décrit aussi, dans les phases avancées de la segmentation, une néoformation de cellules aux dépens du syncytium central. Ces cellules ne paraissent pas être bien nombreuses, et leur production ne dure pas longtemps; aussi est-il fort possible qu'elles n'existent pas chez tous les Téléostéens. Beaucoup d'auteurs ont nié leur présence et LANZI, tout récemment, s'est rallié à cette manière de voir. Néanmoins les figures que BOEKE a données de ses œufs de Muraenoïdes sont très claires et rien n'autorise à mettre en doute leur exactitude. Dès lors, l'activité du syncytium vitellin central, chez les Muraenoïdes, serait un reste de l'active prolifération cellulaire dont le plancher de la cavité de segmentation est le siège chez les Ganoïdes.

J'ai comparé tantôt cette prolifération chez *Amia calva*, à l'invagination endoblastique des Amphibiens, des Cyclostomes (DE SELYS-LONGCHAMPS) et même des Muraenoïdes (BOEKE). Mais il faut reconnaître qu'une grande prudence s'impose ici, car la comparaison n'est que partiellement justifiée. Rien ne nous indique, en effet, que chez *Amia* les cellules qui en dérivent soient destinées à entrer dans la constitution de l'endoblaste gastruléen, même en entendant ce terme au sens le plus large, c'est à dire en en faisant l'ébauche commune du mésoblaste et de l'hypoblaste du tube digestif. Les cellules de la voûte et celles du plancher se mélangent, en effet, si complètement que, déjà dans la figure 3, rien ne les sépare plus, tandis que partout ailleurs, une fente, fut-elle même virtuelle, persiste après l'invagination endoblastique, et permet de reconnaître, à tous les stades, les deux feuillettes primaires l'embryon.

C'est en cela que l'œuf d'*Amia calva* et probablement celui de *Lepidosteus*, si distinguent de tous les autres; et c'est à cause de cela aussi, qu'ils soulèvent tant de questions intéressantes; je ne pourrai les traiter que quand j'aurai décrit les stades qui permettent de les poser nettement, mais il était nécessaire, pour cela, que je parle d'abord de l'origine, des transformations et de l'existence même de la cavité de segmentation.

En effet, si l'on n'avait sous les yeux que des images semblables à la fig. 3, on pourrait dire que ce n'est pas là une blastula, qu'*Amia calva* n'a pas de blastocèle, et telle est d'ailleurs l'opinion de SOBOTTA; mais j'ai montré qu'au contraire, il n'existe plus de blastocèle à ce stade.

Je passerai maintenant aux complications successives qui vont conduire à la gastrulation, à la délimitation du blastopore réel et à la formation de l'hypoblaste du tube digestif.

La figure 5, représente une des étapes les plus importantes; elle est, comme les autres, une coupe méridienne. L'œuf est beaucoup plus avancé que celui de la figure 3; mais une lacune dans mon matériel ne m'a pas permis jusqu'ici d'étudier des stades intermédiaires. Cette lacune est d'ailleurs peu grave, car elle est comblée par les travaux d'EYCLESHYMER et WILSON et de SOBOTTA, qui montrent que dans l'intervalle entre mes figures 3 et 5, il ne se produit qu'une simple prolifération cellulaire sans aucune conséquence morphologique importante. Le disque segmenté devient simplement plus étendu, plus compact et les cellules qui le composent deviennent plus petites. La figure 5, par contre, montre le début d'un processus nouveau.

Dans la calotte des blastomères, dont le bord marginal s'est abaissé et rapproché de l'équateur, sans l'atteindre encore, une fente étroite, presque une ligne virtuelle apparaît et répartit les cellules en deux couches: l'une superficielle et l'autre profonde. Il s'agit là d'un véritable clivage, dû à une orientation propre des cellules. Ce clivage a été décrit, en quelques mots, par SOBOTTA, qui ne paraît cependant avoir eu sous les yeux que des stades où il est achevé; EYCLESHYMER et WILSON l'admettent aussi implicitement, bien que leurs figures soient assez différentes de celles qui accompagnent ce travail. Jamais je n'ai vu les cellules aussi lâchement dispersées qu'elles le sont dans les figures 22, 24 et 26 des auteurs américains.

Il importe maintenant de signaler quelques détails essentiels

du processus que je viens de décrire, de montrer la composition des deux couches cellulaires qui en sont la conséquence et d'en dégager la signification morphologique.

Sur la figure 5, on constate que dans toute la partie moyenne du blastodisque la ligne de clivage est irrégulière et incomplète; elle est manifestement en train de se délimiter. Les cellules de la couche profonde, ainsi que SOBOTTA l'a déjà reconnu, se distinguent, à faible grossissement déjà, par un aspect plus clair et une taille plus grande; leurs plaquettes vitellines sont larges et brillantes (fig. 7). Les dimensions des cellules et des plaquettes y contenues augmentent progressivement vers le bas; les plus profondes sont très volumineuses et il n'est pas rare d'y rencontrer deux ou trois noyaux. Enfin, plus bas encore, elles se confondent avec le vitellus segmenté en gros blocs syncytiaux. Dans toute cette couche, les mitoses sont fréquentes.

Dans le feuillet externe, les cellules sont plus petites, à grains vitellins très fins; elles sont serrées les unes contre les autres, et délimitées par des lignes nettes figurant des polygones. Ces caractères lui donnent, sur les préparations colorées, un aspect plus sombre (fig. 5 et 7). Sous la membrane de l'œuf, les cellules les plus superficielles, cubiques, sont rangées régulièrement en une sorte d'épithélium, disposition qui les fait se détacher nettement; elles constituent la couche enveloppante (Deckschicht), dont LANZI a, récemment, donné de bonnes figures.

Mais un détail de la figure 5, mérite de retenir spécialement l'attention. Au milieu des petites cellules sombres de la couche externe, on en trouve d'autres, isolées ou par groupes de deux ou trois, qui tranchent nettement parcequ'elles sont plus claires et ont de gros grains vitellins. Il n'y en a jamais dans la couche enveloppante, ni dans son voisinage immédiat. Du côté de la ligne de clivage, au contraire, elles sont assez nombreuses. Or la figure 5 montre à toute évidence que ces enclaves sont, en réalité, des cellules vitellines de la couche profonde qui, au lieu de s'orienter vers le bas, comme le font toutes les autres, émigrent et s'engagent dans le feuillet externe, dont elles font désormais partie intégrante. EYCLESHYMER et WILSON qui ont vu ces cellules, n'ont pu en reconnaître l'origine et se bornent à dire que si elles proviennent des parties profondes du germe, elles acquièrent, de ce fait, une importance considérable.

A ce point de vue, mes observations ne me laissent aucun



doute, car j'ai eu sous les yeux plusieurs œufs donnant des images aussi nettes que la figure 5.

A des stades plus avancés, lorsque le feuillet externe est bien délimité de toutes parts, on les y retrouve encore (fig. 7 et 9), mais leur nombre n'augmente pas. Plus tard encore, après le soulèvement de la lèvre blastoporale (fig. 10), elles deviennent plus rares, et finissent par disparaître. Que deviennent-elles? Je ne puis, en ce moment, donner aucune réponse précise à cette question, qui mériterait d'être approfondie davantage, mais j'ai lieu de croire qu'à un moment donné les grains vitellins de ces cellules se fragmentent en petites granulations et qu'elles prennent l'aspect des cellules ectoblastiques ordinaires.

Je crois que l'on doit attacher aux faits que je viens de décrire, une réelle importance. En effet, le clivage dont on observe les débuts sur la figure 5, amène, dans toute la partie moyenne de la calotte segmentée, la formation de deux feuillets distincts: l'un externe, que l'on peut appeler ectoblaste et l'autre, recouvert par le premier, auquel je donnerai le nom d'endoblaste; ce dernier se continue vers le bas dans la masse vitelline de l'œuf, composée, à ce stade, de gros segments syncytiaux. Dès lors je crois que l'on peut donner au clivage lui-même, le nom de clivage gastruléen, car il est, sans conteste, l'équivalent morphologique de celui que j'ai ainsi désigné dans l'ontogénèse des Amphibiens où son existence et sa signification ont été reconnues par plusieurs auteurs; il est aussi l'équivalent du clivage gastruléen que DE SÉLYS-LONGCHAMPS et BOEKE ont constaté au pourtour de la cavité de segmentation chez les Cyclostomes et chez les Muraenoïdes. Mais la disparition précoce de la cavité de segmentation chez *Amia*, son envahissement complet par des cellules issues de son plancher et le mélange de ces cellules avec celles de la voûte, font affecter une allure spéciale à ce clivage qui s'étend davantage que partout ailleurs.

Chez les Cyclostomes, les Amphibiens, les Téléostéens et même les Sélaciens (cf. les figures et la description de RÜCKERT<sup>1</sup>), le clivage gastruléen ne se produit et ne peut se produire qu'au pourtour marginal du plancher de la cavité de segmentation; une invagination

1) J. RÜCKERT, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier, in: Festschrift KUPFFER, 1899.



du plancher et de l'endoblaste formé y fait suite amenant la disparition de cette cavité et achevant la gastrulation. Chez *Amia*, probablement chez *Lepidosteus* et vraisemblablement aussi chez *Acipenser*, il y a inversion dans l'ordre chronologique des processus: la prolifération du plancher de la cavité de segmentation remplace l'invagination endoblastique, et précède de beaucoup la première apparition du clivage gastruléen. Mais ce n'est pas tout encore: nous avons vu que cette prolifération active et précoce est suivie du mélange complet, pendant une série de stades, des éléments qui en sont issus avec les cellules qui, par leur origine et leur situation, formaient la voûte de la blastula. Aussi le clivage gastruléen s'étend-il ici d'emblée jusqu'au pôle supérieur de l'œuf pour y rétablir les limites, un instant confondues, de l'ectoblaste (voûte du blastocèle) et de l'endoblaste (plancher du blastocèle). C'est pourquoi la gastrulation par clivage est plus étendue chez *Amia* que partout ailleurs, comme nous le verrons mieux encore dans les stades ultérieurs, ou, plus exactement, c'est pourquoi la gastrulation, chez *Amia*, se fait presque exclusivement par clivage. J'aurai l'occasion, dans les conclusions finales de ce travail, de revenir encore sur ce point.

Mais il ressort de la description que j'ai donnée, que quand ces limites reparaissent, un certain nombre de cellules, qui par leurs caractères histologiques appartiennent à l'endoblaste, sont incorporées dans l'ectoblaste, et y persistent longtemps dans leur forme et leur aspect, pour disparaître à un moment donné.

Ce détail soulève une série de questions. Si vraiment, comme tout l'indique, elles sont endoblastiques de par leur origine, leur déplacement dans l'ectoblaste chez *Amia calva*, réalise un véritable expérience naturelle de transplantation de blastomères issus d'une région de l'œuf, au milieu de cellules formées dans une autre région. La potentialité réelle de l'ectoblaste et de l'endoblaste étant bien connue, il devient fort intéressant de connaître le résultat de cette transplantation. J'ai déjà dit que je l'ignore encore actuellement; je compte revenir sur ce point dans un prochain travail, mais je ferai dès maintenant remarquer, que la longue persistance des caractères spécifiques de ces enclaves montre à elle seule, que si elles deviennent à un moment donné des cellules épiblastiques ordinaires, elles ne le font qu'après avoir subi pendant longtemps l'influence de leur entourage.

Avant de passer à un stade plus avancé je dois dire un mot

du pourtour marginal du blastodisque tel qu'il se présente sur la fig. 5. A une notable distance de ce bord, le clivage gastruléen s'arrête; l'ectoblaste et l'endoblaste se mettent en continuité par transitions graduées. Ici, comme chez les Amphibiens, les Cyclostomes et les Téléostéens, un *blastopore virtuel* est en train de se constituer. A son niveau, on voit les petites cellules ectoblastiques, y compris celles de la couche enveloppante, se continuer, parfois assez brusquement (fig. 5 à gauche), parfois par transitions ménagées (fig. 5 à droite), avec de grosses cellules claires et à gros grains, ayant tous les caractères des parties centrales de l'endoblaste et qui procèdent d'une prolifération sur place, des gros segments vitellins. Elle s'y poursuit d'ailleurs encore, ainsi qu'en témoignent les nombreuses mitoses que l'on y rencontre. La continuité de ces grosses cellules claires avec la couche enveloppante (fig. 5 à gauche) est évidente et nécessaire, mais elle ne témoigne d'aucune relation génétique, elle est la conséquence naturelle de la marche de la segmentation chez *Amia* et de la façon dont elle se propage à des parties de plus en plus inférieures de la surface de l'œuf.

J'ai représenté dans la fig. 6, une coupe méridienne d'un stade un peu plus avancé, qui est, en quelque sorte, la conclusion du précédent.

Le blastodisque a pris une extension plus grande, mais son bord est encore loin de l'équateur de l'œuf. Le clivage gastruléen qui était à ses débuts dans la fig. 5 est net, régulier, et complet. L'ectoblaste, recouvert de sa couche enveloppante, est formé de six à huit rangées de cellules polygonales, moulées les unes sur les autres. Par places on y retrouve des cellules claires à gros grains vitellins, isolées ou groupées par deux ou trois.

L'endoblaste est ce qu'il était au stade précédent, mais il est bien séparé de la face profonde du feuillet externe. Les cellules qui le constituent sont fort lâchement unies au pôle supérieur de l'œuf. Leurs dimensions vont en augmentant de la surface vers la profondeur; à ce point de vue, je n'ai rien à ajouter à ce que j'ai dit à propos du stade précédent.

La région du blastopore virtuel nous arrêtera un instant. La figure 7 en représente un point correspondant à la partie gauche de la figure 6, pris sur une coupe voisine; elle reproduit très fidèlement la préparation, qui a été choisie à cause de la netteté des limites

cellulaires; le hasard a fait que dans l'endoblaste, aucun noyau n'est entamé par la coupe, mais on les voit sur la coupe précédente ou sur la suivante, et plusieurs d'entre eux sont en mitose. Tout en effet, dans la figure, indique une activité cellulaire intense. La face profonde de l'ectoblaste se continue par des transitions assez brusques dans des cellules, endoblastiques par tous leurs caractères, qui deviennent de plus en plus grosses vers le bas; les plus volumineuses reposent dans des dépressions de la masse vitelline à gros grains clivée en grands segments à noyaux très clairsemés, qui, à ce stade, sont fort rarement en mitose. Il semble que l'extension du blastodisque vers le bas soit maintenant arrêtée. Cela veut dire que le blastopore virtuel, définitivement constitué, ne va pas tarder à devenir réel.

Mais il n'en est ainsi que dans la partie gauche de l'œuf dont une coupe est représentée figure 6. A droite, la descente de la calotte cellulaire se produit encore, comme aux stades précédents, par la formation progressive de petites cellules aux dépens des segments vitellins. Cette moitié de l'œuf est donc en retard sur l'autre, et il résulte de cette disposition, que dans l'œuf que nous décrivons, nous pouvons déjà reconnaître le point précis où la lèvre craniale du blastopore va apparaître.

La couche enveloppante, comme le montre la figure 7, est formée d'un épithélium cubique régulier. A son extrémité inférieure, elle s'épaissit, ses cellules deviennent presque cylindriques, puis polygonales; leur aspect plus clair, leurs grains vitellins un peu plus gros que ceux du reste de l'ectoblaste les rendent, à ce niveau, bien distinctes. Elles forment là une petite masse cônica, appuyée d'une part sur la masse vitelline, et se continuant en dedans dans les grandes cellules endoblastiques dont j'ai expliqué la genèse. On peut, avec SUMNER, BOEKE et LANZI, donner le nom d'épaississement prostomial à ce petit cône cellulaire; il indique en effet, très bien, l'extrême limite du blastopore virtuel. Je l'ai décrit, jusqu'ici, comme s'il était l'extrémité inférieure de la lame enveloppante, mais cette description est purement topographique, et je voudrais, en quelques mots, préciser sa signification et son origine réelle.

On sait que SUMNER et LANZI rattachent l'épaississement prostomial à la lame enveloppante, mais ce dernier terme n'indique qu'une différenciation histologique et n'a aucune portée morphologique. Aussi ne puis-je nullement me rallier à leur manière de voir. Chez *Amia*, d'après tout ce que j'ai vu et décrit plus haut, les cellules de

l'épaississement prostomial dérivent de la segmentation sur place, à la surface de l'œuf, des grands segments vitellins. Elles ont exactement la même signification et la même origine que les cellules endoblastiques profondes qui sont en dedans d'elles et dont elles ont d'ailleurs l'aspect; aussi est-ce à elles qu'on doit les rattacher, bien plus qu'à la lame enveloppante avec laquelle elles ne font que se mettre en continuité inévitable.

Si le lecteur se rappelle les observations que BOEKE a faites sur les Muraenoides et l'interprétation qu'il donne de l'origine de l'épaississement prostomial, il verra que ma manière de voir est semblable à la sienne, et que nos descriptions, bien que portant sur des objets très différents, concordent dans tout ce qu'elles ont d'essentiel.

Sur aucune de mes préparations, je n'ai vu d'images se rapprochant des fig. 6 et 7 de LANZI. Jamais je n'ai observé de limite aussi nette entre les cellules vitellines et la base de l'épaississement prostomial. Ma fig. 8 et la fig. 7 de LANZI se rapportent à des stades très voisins, sinon identiques, et cependant il y a entre elles des différences qui ne peuvent s'expliquer que par une technique défectueuse de l'un de nous deux, ou par un choix différent des endroits favorables au dessin. Or, il est exact que sur certaines coupes, les grosses cellules claires qui sont à la base de l'épaississement prostomial et les cellules endoblastiques qui les prolongent en dedans, sont peu distinctes et parfois même paraissent faire défaut. Mais dans la région de la lèvre dorsale du futur blastopore réel, dont il est question ici, ces coupes sont très rares et leur aspect accidentel; je crois que ce sont précisément celles-là que LANZI a dessinées. Elles sont plus fréquentes, à des stades plus avancés, dans l'autre moitié de l'œuf, à l'endroit où se formera la lèvre caudale du blastopore, et c'est certainement là que LANZI a pris certaines de ses figures (la fig. 2 notamment). C'est un tort, car on sait actuellement que chez tous les Vertébrés la lèvre caudale du blastopore joue, dans la formation de l'embryon, un rôle fort passif et ce n'est certainement pas dans cette région que l'on peut étudier fructueusement le soulèvement de la lèvre blastoporale, la formation de l'hypoblaste et le creusement de l'archentéron.

La fig. 8 représente, en coupe sagittale, la lèvre craniale du blastopore au moment où il commence à devenir réel; elle est donc



prise au même point que la fig. 7, mais sur un œuf un peu plus développé. La partie dessinée de l'œuf est seule intéressante; les autres ne montrent aucun progrès important sur ce que nous avons vu jusqu'ici.

Le blastopore, encore virtuel sur la fig. 7, est devenu réel, c'est à dire que le clivage gastruléen ayant atteint son terme, un plissement soulève la lèvre blastoporale et la rend saillante.

Sur la fig. 8, on voit que l'épaississement prostomial est net et volumineux; en haut il se continue par transitions dans la lame enveloppante; en bas ses cellules deviennent rapidement plus grandes, plus claires et chargées de grains vitellins plus gros. Sa base est, sur la coupe dessinée, formée de deux volumineuses cellules, l'une d'elles est binucléée, et repose sur le vitellus à gros grains, vaguement segmenté en masses syncytiales, où, pour le moment du moins, toute production de cellules nouvelles, toute activité formative, est arrêtée. Aucune cellule ne s'en détache plus pour se joindre à l'épaississement prostomial; les noyaux y sont d'ailleurs fort clairsemés. Il en était déjà ainsi au stade précédent.

En dedans, c'est à dire vers la profondeur, l'épaississement prostomial se continue dans une couche irrégulière et incomplète de grosses cellules claires, endoblastiques par leurs caractères et leur origine. Il ressort à toute évidence de l'examen de la fig. 8 et de sa comparaison avec la fig. 7, que les cellules de la base de l'épaississement prostomial, et les cellules endoblastiques profondes du centre de l'œuf, forment un tout et reconnaissent le même mode de formation: elles n'ont rien à voir avec la lame enveloppante; elles se sont formées sur place du fait de la prolifération des gros segments vitellins. En d'autres termes, l'endoblaste se poursuit jusqu'à la surface de l'œuf, et là, au niveau du blastopore, il devient plus compact et forme ce que SUMNER et LANZI appellent l'épaississement prostomial. Dès lors, cet épaississement n'a, chez *Amia*, aucune signification morphologique spéciale, et il serait tout à fait inutile de lui donner un nom si les travaux de BOEKE ne tendaient pas à démontrer que, chez les Muraenoïdes, il va jouer à lui seul le rôle qui, chez *Amia*, lui est dévolu en commun avec la couche la plus profonde de l'endoblaste.

Mais la figure 8, comme je le disais plus haut, montre encore l'apparition en blastopore réel. Dans la partie supérieure de l'épaississement prostomial, au point où il se continue dans la lame enveloppante, se trouve une légère encoche déprimant la surface de l'œuf; son bord supérieur, saillant, est la lèvre craniale du blasto-



pore; les cellules qui la délimitent sont prismatiques ou pyramidales, comme si elles cherchaient à s'invaginer dans la profondeur. J'insiste encore sur le siège de l'encoche blastoporale; elle occupe le sommet et non la base de l'épaississement prostomial: le fait est important, comme nous le verrons bientôt.

La comparaison de ma figure 8 avec les figures 5, 6 et 7 de LANZI montre immédiatement des différences radicales. Malgré la beauté de la reproduction en couleurs dans les dessins de LANZI, ils ne correspondent à rien de ce que j'ai eu sous les yeux.

Mes fig. 7 et 8 reproduisent très exactement mes préparations; l'addition de teintes colorées n'aurait rien ajouté à leur netteté. C'est ainsi que si, dans la fig. 6 de LANZI, on fait abstraction de l'opposition des couleurs qui existe entre les cellules de la lèvre supérieure et de la lèvre inférieure de l'encoche blastoporale, on la trouvera très semblable à ma figure 8. Or cette opposition violente n'existe sur aucune de mes coupes. L'aspect des cellules devient progressivement plus clair vers le bas, mais la teinte de fond est la même. Mes œufs étant dans une état de conservation parfait, tant au point de vue cytologique qu'à celui des formes d'ensemble, et tous mes dessins ayant été faits à la chambre claire, jusqu'aux plus petits détails, je tiens ma description pour adéquate aux faits réels.

Outre l'encoche blastoporale, la figure 8 montre encore l'apparition de la fente archentérique. On la voit en dedans de l'épaississement prostomial, irrégulière et peu étendue encore. Elle tire manifestement son origine du fait que les cellules endoblastiques les plus profondes, qui sont aussi les plus grosses et les plus claires, se décolent de la surface du vitellus, qui forme ainsi le plancher d'une fente dont elles constituent la voûte. Cette fente que la comparaison avec les figures 9 et 10 indique comme étant l'ébauche de l'archentéron, ne s'ouvre pas encore à l'extérieur, c'est à dire qu'elle n'a pas d'orifice blastoporal; elle prend naissance sur place, par le processus que je viens d'indiquer et est indépendante de toute invagination quelle qu'elle soit. Il suffit de comparer les figures 7, 8 et 10 pour s'en convaincre.

Nous pouvons déjà donner le nom d'hypoblaste aux grandes cellules claires qui commencent à se ranger à la voûte de l'archentéron; ce sont elles qui se continuent dans les parties basales de l'épaississement prostomial, et il suffit d'un coup d'œil sur la figure 8 pour

constater qu'elles n'ont rien à voir avec une soi-disant réflexion de la couche enveloppante.

*Amia calva* est même un matériel de premier ordre pour montrer que dans les œufs chargés de réserves vitellines, la première ébauche de l'archentéron s'édifie par un décollement ou un clivage, sans l'intervention d'aucun processus d'invagination. Ces faits sont plus nets et plus clairs encore que chez les Amphibiens où je les ai reconnus et décrits en 1902.

Je terminerai cette étude par la description d'un stade plus avancé encore, où l'hypoblaste est définitivement constitué et la cavité archentérique régulièrement creusée.

La figure 9 représente une coupe sagittale et médiane de l'ensemble du blastoderme; la figure 10 donne, à un plus fort grossissement, les détails de la lèvres craniale du blastopore et des parties voisines.

Le disque germinatif s'est notablement étendu (comparer fig. 7 et 9). Dans sa moitié embryonnaire, la lèvre craniale du blastopore est bien saillante: une fente archentérique étroite en part pour se terminer, en s'effilant, après un trajet assez court. Dans la moitié opposée, le blastopore est encore virtuel: j'y reviendrai dans un instant; auparavant je veux étudier de plus près la région archentérique.

La ligne qui sépare l'ectoblaste de l'endoblaste est visible au faible grossissement (fig. 9) et s'étend jusqu'à une courte distance du bord blastoporal proprement dit. L'ectoblaste a conservé ses caractères antérieurs; il est formé de cinq ou six rangées de cellules petites et foncées, dont la plus superficielle apparaît comme un épithélium cubique et constitue la couche enveloppante. Si on suit cette dernière vers le bas, on la voit s'infléchir (figure 9, et mieux encore figure 10) et venir reposer sur le vitellus à gros grains des grandes masses syncytiales. Là ses cellules s'allongent jusqu'à devenir cylindriques, puis elles se continuent dans une couche de grosses cellules claires et très chargées de deutoplasme; leur forme est généralement ovale. leur taille assez variable, et les plus volumineuses contiennent souvent deux ou trois noyaux; elles forment à la fente archentérique une voûte continue et assez régulière. Cette couche est l'hypoblaste.

Contrairement à ce qu'ont figuré, dans des dessins d'ailleurs

assez schématiques, SUMNER, EYCLESYMER et WILSON, et LANZI, je trouve, sur la majorité de mes coupes, le plancher de l'archentéron simplement formé par le vitellus vaguement découpé en grosses masses. Par places seulement, et sur certains œufs, on y remarque une ou deux cellules semblables à celles de la voûte. C'est d'ailleurs là une question de stade, et cela se conçoit très bien si l'on tient compte du mode de formation de l'hypoblaste définitif. Le décollement des cellules endoblastiques profondes, que j'ai décrit au stade précédent, ne se fait pas en bloc; certaines d'entre elles peuvent rester en retard et obstruer ainsi plus ou moins complètement, et pendant un temps plus ou moins long, l'archentéron en voie de formation.

Vers le haut, à l'extrémité supérieure de la fente archentérique (fig. 9), l'hypoblaste se continue directement dans les couches profondes de l'endoblaste né du clivage gastruléen.

A un examen superficiel, et à un stade comme celui-ci, la continuité de la couche enveloppante et de l'hypoblaste est tellement nette, que l'on serait tenté de se rallier à la manière de voir de SUMNER et de LANZI. D'autant plus que dans la région blastoporale et un peu au dessus d'elle, l'embryon, nettement tridermique, laisse voir entre l'hypoblaste et l'ectoblaste, un feuillet moyen dont les caractères histologiques sont ceux du feuillet externe: c'est l'ébauche de la chorde dorsale et du mésoblaste, ainsi que l'ont reconnu tous les auteurs. L'hypoblaste tranche tellement sur elle, qu'il paraît en être génétiquement tout à fait distinct.

Mais si l'on suit le feuillet moyen vers le haut (fig. 9) on lui voit prendre peu à peu les caractères de l'endoblaste primaire; ses cellules profondes se distinguent de moins en moins des cellules hypoblastiques et s'engrènent avec elles, de sorte que, avant même que l'on n'arrive au fond de la fente archentérique, l'embryon est redevenu didermique, comme il l'était partout dans les stades plus jeunes.

La démonstration de l'origine réelle de toutes les cellules hypoblastiques est d'ailleurs complétée par la comparaison des fig. 8, 9 et 10, et par l'analyse des processus qui se sont succédés pour aboutir au stade que je décris en ce moment.

Dans la fig. 8, l'encoche blastoporale est apparue, mais est séparée de la fente archentérique en formation par toute la masse conique de l'épaississement prostomial. Les cellules de la couche profonde de l'endoblaste sont en train de se ranger en couche continue à la voûte de l'archentéron et sur la fig. 10, ce processus est achevé.

Mais il ressort clairement de l'examen comparatif des fig. 8 et 10, que les grosses cellules de l'épaississement prostomial se sont aussi déplacées; elles se sont infléchies en dedans, tout en s'étalant le long de la partie inférieure de la lèvre blastoporale et elles complètent, à ce niveau, le revêtement hypoblastique. L'épaississement entre donc, lui aussi, dans la constitution de la vôte archentérique, mais n'en forme, en réalité, qu'une minime partie.

Dès ce moment, l'ébauche de l'hypoblaste est constituée; j'en ai montré l'origine et j'ai indiqué aussi ce qu'est et ce que devient l'épaississement prostomial; l'interprétation qu'en donnent SUMNER et LANZI me paraît devoir tomber devant une analyse rigoureuse des faits, mais la constatation de son existence a une réelle importance, parce qu'elle fournit une base précieuse pour l'interprétation des détails que BOEKE nous a fait connaître chez les Muraenoides. Si les observations de BOEKE sont exactes, la formation de l'archentéron et de l'hypoblaste chez *Amia calva* prend la valeur d'un chaînon intermédiaire remarquable entre les Amphibiens et les Téléostéens. Chez les premiers, d'après mes observations, les parois de la cavité archentérique se forment tout entières, vôte et plancher, aux dépens des grosses cellules vitellines situées sous la zone marginale, et dans les premiers stades, par un simple processus de décollement, sans qu'il n'y ait d'épaississement prostomial. Chez les Téléostéens, tout au moins chez les Muraenoides, l'épaississement prostomial, issu du bord marginal du syncytium vitellin, assume à lui seul la charge de constituer tout l'hypoblaste, les parties centrales du syncytium vitellin ayant, dès la fin de la segmentation, perdu le pouvoir de former des cellules isolées et s'étant complètement adapté à ses fonctions nutritives. Chez *Amia*, enfin, l'archentéron et l'hypoblaste s'ébauchent encore suivant les mêmes règles fondamentales que chez les Amphibiens, mais au moment où le blastopore virtuel devient réel, la partie „blastoporale“ de l'hypoblaste, sans montrer d'indépendance absolue vis-à-vis du reste, se reconnaît sur les coupes avec une évidence manifeste.

Mais il est clair que l'utilité de la création du terme d'épaississement prostomial n'existe que si, chez les Téléostéens, il joue le rôle que SUMNER et surtout BOEKE lui attribuent. Si, comme la majorité des auteurs l'ont cru jusqu'ici, l'hypoblaste chez les Téléostéens n'est que la couche profonde de l'endoblaste primaire, il s'ensuit alors que leur vôte archentérique se forme comme chez les Ganoïdes, les Amphibiens et les Cyclostomes; la notion même



de l'épaississement prostomial perd, dans ce cas, toute signification morphologique et ne peut plus s'appliquer qu'à un simple détail de structure, ayant sa cause dans le mécanisme qui transforme le blastopore virtuel en un blastopore réel.

Néanmoins, il est incontestable que l'hypoblaste, quel que soit son mode de formation, est sans aucun lien génétique avec la lame enveloppante. Celle-ci est une simple différenciation de l'ectoblaste et n'existe par conséquent que dans les limites de ce feuillet.

J'ai déjà dit un mot plus haut de l'ébauche chordo-mésoblastique; elle est nettement différenciée au voisinage du blastopore ainsi qu'en témoignent les figures 9 et 10. L'examen comparatif des figures 6 à 10 montre que l'aspect spécial qu'elle présente là et qui la fait complètement ressembler à l'ectoblaste, est dû au concours de deux facteurs: d'abord une prolifération active des parties de l'endoblaste qui ne sont pas utilisées dans la formation de l'hypoblaste: ces cellules, de ce fait, deviennent plus petites, à grains plus fins et revêtent ainsi peu à peu les caractères histologiques de l'ectoblaste; c'est là je crois, le facteur principal. Accessoirement une inflexion de l'ectoblaste s'est produite au niveau de la lèvres blastoporale et ce feuillet s'est invaginé en même temps que l'épaississement prostomial: un certain nombre des cellules qui le constituent a été ainsi incorporé à l'ébauche chordo-mésoblastique.

EYCLESHYMER et WILSON ont signalé également cette invagination.

---

Il est inutile, pour le but que je me suis proposé ici, de décrire des stades plus avancés. Leur étude soulève d'autres questions que celles que je désirais traiter. Les complications ultérieures de la gastrula, la fermeture du blastopore, la formation du dos de l'embryon, la différenciation de la chorde et du feuillet moyen, supposent l'analyse d'un matériel considérable, et sont d'une extrême difficulté chez les Ganoïdes. Sur ces différents points, le travail d'EYCLESHYMER et WILSON, encore qu'un peu sommaire, donne des indications intéressantes.

---

### Conclusions générales.

Dans le corps de ce travail, tout en décrivant les faits que j'ai pu observer, j'en ai donné l'interprétation qui me paraissait la mieux justifiée et j'ai, par la même occasion, discuté les travaux des



auteurs qui m'ont précédé. Je n'y reviendrai donc plus, et je consacrerai ce chapitre final à un bref résumé de ce qui est essentiel et à l'examen de quelques points d'une portée générale.

1<sup>o</sup> Il existe, dans les premiers stades du développement, chez *Amia calva*, un rudiment de cavité de segmentation. Au moment où elle apparaît, son plancher est anuélé.

2<sup>o</sup> Elle n'a qu'une durée éphémère; bientôt, des noyaux venus de la partie marginale du disque segmenté, envahissent son plancher et y prolifèrent activement. De nombreux blastomères s'isolent, en soulevant comme des bourgeons le plancher de la cavité de segmentation, et la font disparaître complètement en se mélangeant aux cellules issues d'une multiplication active de la voûte. Les cellules des couches profondes de la calotte segmentée ainsi formée, trahissent encore leur origine par les grandes dimensions de leurs plaquettes vitellines.

3<sup>o</sup> Le bord marginal du blastodisque descend progressivement et le disque s'étend ainsi de plus en plus, par la segmentation sur place des couches superficielles du vitellus vaguement découpé, au préalable, en gros blocs multinucléés.

4<sup>o</sup> Bien avant que le blastodisque n'ait atteint l'équateur, un clivage apparaît dans la masse compacte des cellules qui le composent et la divise en deux couches: une superficielle ou *ectoblaste*, et une profonde ou *endoblaste*, revêtue par la première et reposant sur les grandes masses syncytiales de la partie vitelline de l'œuf. Par ses conséquences, ce clivage mérite le nom de *clivage gastruléen*; au bord marginal du blastodisque, il s'arrête; l'ectoblaste et l'endoblaste se remettent en continuité, et il se constitue là un *blastopore virtuel*. Au moment du clivage gastruléen, quelques cellules, endoblastiques par leur structure, sont incorporées dans l'ectoblaste. Elles y persistent longtemps, mais il est probable qu'elles finissent par prendre les caractères des cellules du feuillet externe.

5<sup>o</sup> A la surface de l'ectoblaste se différencie très tôt une couche enveloppante. Au niveau du blastopore virtuel, cette couche se continue tout naturellement dans les cellules endoblastiques les plus profondes; ces dernières ont par leur origine même des caractères „vitellins“ très accusés, c'est à dire qu'elles sont volumineuses, claires, et riches en plaquettes vitellines de grande taille. Elles conservent très longtemps ces caractères.

6<sup>o</sup> A un moment donné, l'extension du blastodisque vers le bas par le processus indiqué au 3<sup>o</sup>, s'arrête, d'abord dans la moitié

craniale de l'œuf, puis dans sa moitié caudale. Dès lors, le blastopore virtuel est définitivement constitué et ne va pas tarder à devenir réel.

7° Il le devient d'abord dans la moitié craniale; c'est là aussi que se forme d'abord la cavité archentérique.

8° Cette transformation se fait de la façon suivante: les grosses cellules endoblastiques qui, au niveau du blastopore virtuel, arrivent jusqu'à la surface de l'œuf, se tassent en une petite masse conique, à laquelle on peut, avec SUMNER, BOEKE et LANZI, donner le nom d'épaississement prostomial. Ce dernier reste en continuité en dedans avec le reste de l'endoblaste et en haut avec la lame enveloppante. Là, c'est à dire au sommet du cône, un plissement superficiel se produit amenant la formation d'une encoche et d'une lèvre blastoporale saillante. C'est la lèvre craniale du blastopore.

9° En même temps, l'ébauche de l'archentéron se creuse et l'hypoblaste définitif se délimite, mais sans continuité directe, au début, avec l'encoche blastoporale. Les cellules endoblastiques profondes se décollent de la surface des grosses masses vitellines; elles forment ainsi la voûte de l'archentéron, dont ces masses représentent le plancher.

10° Enfin, les cellules de l'épaississement prostomial s'infléchissent en dedans, se mettent dans le prolongement direct de la voûte archentérique et constituent avec elle l'hypoblaste du tube digestif futur. Dès ce moment, et grâce à ce processus, l'archentéron s'ouvre à l'extérieur au niveau du blastopore. Il n'est jamais, dans les jeunes stades, qu'une étroite fente.

11° L'hypoblaste, chez *Amia calva*, procède donc de la couche profonde de l'endoblaste né du clivage gastruléen. Le reste de ce feuillet forme essentiellement l'ébauche de la chorde dorsale et du mésoblaste.

12° Cette dernière conclusion est conforme à celle de SOBOTTA et d'EYCLESYMER et WILSON; elle est en contradiction complète avec la manière de voir de SUMNER et de LANZI.

13° Chez *Amia calva*, l'épaississement prostomial est génétiquement distinct de la lame enveloppante; il n'a avec elle que des rapports de continuité. Il est sans portée morphologique spéciale chez les Ganoïdes, où son existence est susceptible d'une explication purement mécanique. Il est analogue, par son origine, à ce que BOEKE a désigné sous le même nom chez les Muraenoïdes; mais là,

si les observations de BOEKE sont exactes, il acquiert une importance considérable, puisqu'il serait la source de l'hypoblaste tout entier.

14° Par les processus qui président à la gastrulation, à la formation du blastopore, de l'archentéron et de l'hypoblaste, *Amia calva* forme un chaînon intermédiaire précieux entre les Amphibiens et les Téléostéens.

Je n'ajouterai que quelques mots à cette énumération.

L'embryologie des Ganoïdes a été passablement négligée jusqu'ici; on a eu longtemps pour excuse la difficulté de se procurer le matériel nécessaire. Si cette difficulté existe encore pour l'Esturgeon et le Sterlet, il n'en est pas de même pour *Amia calva* et *Lepidosteus*. Le station américaine de Mendota, à Madison, Wis., fournit en abondance des œufs et des larves à tous stades, et dans un très bon état de conservation. Aussi plusieurs travaux intéressants ont-ils paru dans ces dernières années. Mais personne ne contestera que l'œuvre est encore bien loin d'être complète.

Au point de vue embryologique, l'intérêt qui s'attache à l'ontogénèse des Ganoïdes ressort d'un double point de vue. D'abord, la position systématique du groupe fait entrevoir que l'étude de l'organogénèse permettra de tirer des conclusions phylogénétiques fructueuses. Ce qui a été fait jusqu'ici dans cette direction est plein de promesses. Mais la segmentation, la gastrulation et l'embryogénèse sont tout aussi utiles à connaître. Seulement, leur importance réside moins dans les considérations phylogénétiques qu'elles pourraient justifier que dans l'aide qu'elles apportent à la détermination exacte des lois qui président aux premières phases du développement de tous les Chordés, et aux modifications que produisent dans leur application, le type spécial de la segmentation d'*Amia* et de *Lepidosteus*, de même que la quantité et la répartition du vitellus nutritif dans leur œuf, qui les placent à mi-distance entre les Amphibiens et les Téléostéens.

*Amia* et *Lepidosteus* subissent une segmentation totale; ce fait a été bien démontré par C. O. WHITMAN et EYCLESHYMER, puis par Sobotta, par EYCLESHYMER et WILSON, mais son allure est tout autre que chez les Amphibiens. Toute la partie de l'œuf remplie de gros grains vitellins se compose, dès le moment où la gastrulation commence, de gros segments vaguement délimités, dans lesquels les divisions nucléaires vont plus vite que les divisions cellulaires. C'est là une première étape de la formation du syncytium vitellin des

Téléostéens et des Sélaciens, qui, bien étudiée au point de vue cytologique et comparatif, nous ferait peut-être mieux comprendre par quelles causes actuelles un syncytium prend naissance à la surface du vitellus dans les œufs à segmentation partielle. Et il est probable qu'il deviendrait logique d'admettre que ces causes actuelles ont été aussi des causes ancestrales; l'interprétation des faits dans un sens phylogénétique acquerrait ainsi la base scientifique la plus solide que nos moyens d'investigation permettent de lui donner.

En ce qui concerne la gastrulation, presque tout le monde, à l'heure actuelle, est d'accord pour dire qu'elle est le processus par lequel il se forme une larve à deux feuillettes, l'un externe, l'autre interne, se continuant entre eux au niveau d'un blastopore virtuel ou réel. La fermeture du blastopore lui succède, grâce à laquelle s'édifient les organes axiaux de l'embryon.<sup>1)</sup> Même chez les Mammifères, bon nombre d'embryologistes admettent maintenant, avec HUBRECHT<sup>2)</sup> que le processus qui, chez eux, équivaut à la gastrulation, est la formation de l'embryon didermique.

Sauf chez l'Amphioxus, où la gastrulation se fait par invagination, chez tous les Vertébrés elle débute par un clivage et si nous laissons de côté les Amniotes où les complications sont très grandes et où le stade gastrula n'existe en réalité plus, partout ailleurs (Cyclostomes, Amphibiens, Ganoïdes, Téléostéens et même Sélaciens) le clivage gastruléen, quand il est achevé, aboutit nécessairement à la délimitation d'un blastopore virtuel, qui ne devient réel que quand l'archentéron se creuse, et quand le dos de l'embryon commence à se former par concrescence de ses lèvres.

Peu de temps après que j'avais cherché, par mes études sur l'ontogénèse des Amphibiens, à asseoir la notion du blastopore virtuel, O. HERTWIG<sup>3)</sup> avait formulé contre elles diverses objections,

1) J'ai montré en 1907 (Recherches sur l'ontogénèse de la tête chez les Amphibiens (Arch. de biologie, Vol. 23), que la fermeture pure et simple du blastopore avait pour conséquence la formation de la tête, tandis que le tronc et la queue résultent de l'entrée en activité d'une zone de croissance secondaire. Dans ses études sur l'embryologie des Gymnophiones, MARCUS s'est rallié à cette manière voir (H. MARCUS, Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. III. Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes, in: Morphol. Jahrb., Vol. 40, 1909.

2) A. A. W. HUBRECHT, Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*, in: Verh. K. Akad. Wetensch. Amsterdam, Deel 8, 1902.

3) O. HERTWIG, Die Lehre von den Keimblättern, in: Handb. der

et la considérait comme inutile et même dangereuse. Il m'est très agréable de constater que dans son beau travail sur la „Radiumkrankheit“ des œufs de grenouille, qui vient de paraître<sup>1)</sup>, il a modifié sa première manière de voir et utilise le mot et l'idée pour interpréter certaines anomalies de la gastrulation qu'il lui a été donné d'observer.

Or, nulle part le clivage gastruléen ne se présente sur une étendue aussi grande et avec une netteté plus parfaite que chez *Amia calva*; nulle part aussi, par conséquent, la nécessité de distinguer un blastopore virtuel puis un blastopore réel ne s'impose davantage. Avec la délimitation du blastopore virtuel s'achève la formation de l'endoblaste; au moment où il devient réel l'archentéron se creuse, et l'hypoblaste définitif se constitue à sa vôte. Plus tard seulement, le dos de l'embryon commencera à se former (cf. EYCLESHYMER et WILSON).

J'ai montré dans la partie descriptive de ce travail, pourquoi le clivage gastruléen a tant d'importance chez *Amia*, et pourquoi la gastrula en procède entièrement. Les causes en sont dans la marche même de la segmentation, dans l'état rudimentaire de la cavité de segmentation, dans la prolifération précoce de son plancher, qui la fait disparaître dès qu'elle est apparue.

C'est pour toutes ces raisons que, comme je l'ai dit plus haut, le développement d'*Amia* et des Ganoïdes en général, vient préciser la définition et démontrer l'importance des lois qui président aux premières phases de l'ontogénèse de tous les Vertébrés.

---

vergleich. u. exper. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere, Jena 1903, Vol. 1, voir notamment p. 767—770 et 1003.

1) O. HERTWIG, Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Ein Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 77, 1911, et à part, FR. COHEN, Bonn.



## Explication des figures.

<i>a</i> Archentéron	<i>en</i> Endoblaste
<i>bl. r</i> Blastopore réel	<i>e. p</i> Épaississement prostomial
<i>bl. v</i> Blastopore virtuel	<i>h</i> Hypoblaste
<i>cs</i> Cavité de segmentation	<i>l</i> Lamé enveloppante
<i>ec</i> Ectoblaste	<i>v</i> Masses vitellines

## Planche 28.

Toutes les figures représentent des portions de coupes méridiennes d'œufs d'*Amia calva*, et ont été dessinés avec l'oculaire chambre claire de LEITZ, le papier étant sur la table de travail.

Fig. 1. Coupe montrant le mode de formation et l'aspect de la cavité de segmentation. GroB. ZEISS. Obj. AA.

Fig. 2. Segmentation plus avancée, la cavité est devenue virtuelle, mais son plancher, horizontal, est net et distinct. GroB. ZEISS. Obj. AA.

Fig. 3. Coupe montrant la formation de cellules, par mitose, au plancher de la cavité de segmentation. GroB. ZEISS. Obj. AA.

Fig. 4. Même stade et même œuf, montrant une portion du plancher de la cavité de segmentation pour indiquer par quel processus se forment les blastomères qui comblent et font disparaître cette cavité. GroB. ZEISS. Obj. C.

Fig. 5. Coupe montrant le clivage gastruléen en train de se produire, et le blastopore virtuel en formation. Nombreuses cellules endoblastiques enclavées dans l'ectoblaste. GroB. ZEISS. Obj. AA.

Fig. 6. Le clivage gastruléen est complet; l'ectoblaste et l'endoblaste sont nettement délimités. On voit très bien aux bords du blastodisque, à droite et à gauche, le blastopore virtuel. GroB. ZEISS. Obj. AA.

Fig. 7. Même œuf. La coupe représente le blastopore virtuel dans la moitié gauche du blastocyste. Début de la formation de l'épaississement prostomial. GroB. ZEISS. Obj. C.

Fig. 8. Fragment de coupe méridienne provenant d'un œuf un peu plus avancé que dans la figure 7. Elle montre dans la partie craniale du blastocyste, l'apparition de l'encoche blastoporale et le début du creusement de l'archentéron. L'épaississement prostomial est nettement indiqué. GroB. ZEISS. Obj. C.

Fig. 9. Dans la moitié droite ou craniale, le blastopore, l'archentéron et l'hypoblaste sont constitués. Dans la moitié gauche, le blastopore est encore virtuel, mais le blastodisque a achevé, là aussi, son extension vers le bas. GroB. ZEISS. Obj. AA.

Fig. 10. Portion de la coupe représentée fig. 9, montrant la lèvres craniale du blastopore, l'archentéron, l'hypoblaste, et l'ébauche chordo-mésoblastique. GroB. ZEISS. Obj. C.

Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Neue Beiträge zur Kenntnis der hinteren Extremität von *Halitherium Schinzi* Kaup.

Von

Otto Schmidtgen, Mainz.

Mit Tafel 29 und 2 Abbildungen im Text.

In 2 großen Gruben bei Flörsheim am Main — zwischen Mainz und Frankfurt — zu beiden Seiten der Straße nach Hochheim wird der Rupelton (Septarienton) abgebaut. Schon seit vielen Jahren sind dort Fossilien gefunden und geborgen worden. STEUER sagt über die dort aufgeschlossenen Tone folgendes<sup>1)</sup>: Es sind die Schichten mit Meletta und in früherer Zeit (auch jetzt noch d. V.) sind in einer Lage sehr schön erhaltene *Amphisyle henrichi* HECK. vorgekommen, und ebenso etwas höher Reste eines Taschenkrebses, die als *Coeloma taunicum* H. v. MEYER bestimmt worden sind. Auch sonst hat namentlich die südliche Grube viele Versteinerungen geliefert, Reste von *Halitherium*, viele Fische, Wirbel und Zähne von *Lamna* und *Notidanus*, auch Krokodilzähne sind selten gefunden worden. Unter den Muscheln ist *Leda deshayesi* DUCH. nicht selten, auch andere Conchylien finden sich zuweilen. Endlich ist aus den Mergeln eine reiche Foraminiferenfauna bestimmt worden, und in neuerer Zeit wurden viele wohlerhaltene Blattabdrücke von ENGELHARDT und KINKELIN bestimmt. Ich will noch hinzufügen, daß in

---

1) Geologischer Führer durch das Großherzogtum Hessen, Darmstadt 1911, p. 60.

allerjüngster Zeit auch wunderbare Schildkröten von hier in das SENCKENBERG'sche Museum zu Frankfurt gekommen sind.

In diesen Gruben wurden nun in den letzten Jahren verschiedene Skelette von *Halitherium Schinzi* KAUP gefunden, bei welchen neben anderen auch die Reste der hinteren Extremität ausgezeichnet erhalten waren. Durch die Ablagerung in dem fetten, gleichmäßig zarten Mergel wurden alle Einzelheiten an den Knochen gut erhalten. Deshalb geben sie uns besser wie alle aus dem Meeressand stammenden Reste von *Halitherium* ein genaues Bild dieser in Rückbildung begriffenen Extremität.

Im Frühjahr 1910 wurde in der südlichen Grube, der Firma DYCKERHOFF und Söhne gehörend, ein *Halitherium* gefunden, welches von genannter Firma in dankenswerter Weise dem Naturhistorischen Museum in Mainz überwiesen wurde. Ich konnte diesen Fund mit Hilfe des Präparators am Museum selbst heben. Das Skelet fand sich etwa 2 m unter der oberen Grenze des Rupeltones. Das Tier lag auf dem Rücken. Der Kopf war stark verdrückt, die Schwanzwirbel fehlten, ebenso Teile der linken vorderen Extremität, da an diesen Stellen die Arbeiter mit ihren Werkzeugen auf das Skelet getroffen waren. Alle Knochen zeigten zahlreiche Sprünge und fielen beim Herausnehmen auseinander, so auch die Becken- und Oberschenkelreste. Die Bruchstücke der letzteren lagen nicht mehr zusammen, da auch hier die Arbeiter, von oben kommend, zu weit vorgedrungen waren. Zum Glück lagen die abgestochenen Tonbrocken noch dabei, und in denselben fanden sich die wichtigsten Stücke der Femora.

Es zeigte sich hier wieder, von wie großer Bedeutung es ist, daß derartige Funde nicht von den Arbeitern gehoben werden, wie es leider noch vielfach geschieht. Im vorliegenden Falle hätten dann sicher die Oberschenkel- und Beckenreste, wenn überhaupt, niemals in so vollständiger Weise geborgen werden können.

Das jetzt im Mainzer Museum aufgestellte Skelet besitzt die beiden vollständigen Beckenhälften und Oberschenkel. Sogar die Epiphysen, welche abgefallen waren, konnten geborgen werden.<sup>1)</sup>

In der nördlich gelegenen Grube, der Bonner Zementfabrik gehörig, wurden im Jahre vorher und kurz nach unserem Funde

---

1) Auch die vordere Extremität ist auf der rechten Seite bis auf die Phalangen vollständig erhalten und ich behalte mir vor, dieselbe demnächst zu beschreiben.

zusammen 4 Skelete geborgen. Dieselben kamen in den Besitz der Mineralienhandlung von STÜRTZ in Bonn. Von hier gelangte das eine ins britische Museum zu London, ein zweites in das SENCKENBERG'sche Museum nach Frankfurt und 2 befinden sich noch in Bonn.

Bei allen Exemplaren fanden sich Reste der hinteren Extremität.

Alle diese Reste konnte ich zu meinen Untersuchungen heranziehen. Herr Prof. ANDREWS ließ mir von dem linken Hüftbein und dem rechten Oberschenkel des Londoner Exemplares je einen Gipsabguß herstellen. Herr Prof. ZUR STRASSEN und Herr Dr. DREVERMANN gestatteten mir die Untersuchung der bezüglichen Reste des Frankfurter Skeletes und Herr Dr. STÜRTZ stellte mir die Originale der in seinem Besitze befindlichen Stücke auf längere Zeit zur Verfügung. Schließlich ermöglichten mir Herr Geh. Oberbergrat Prof. Dr. LEPSIUS und Herr Dr. HAUPT die Vergleichung mit den im Darmstädter Landesmuseum befindlichen Hüftbeinen und Oberschenkeln von *Halitherium* aus den rheinhessischen Meeressanden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen diesen Herren für ihr großes Entgegenkommen auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Für meine Untersuchungen stand mir also folgendes Material zur Verfügung.

### Aus dem Rupelton von Flörsheim.

#### I. Museum Mainz.

Beide Hüftbeine nebst zugehörigen Oberschenkeln. Die Stücke stammen von einem jüngeren Tiere, was daraus zu entnehmen ist, daß Epiphysen und Diaphyse an den Knochen der Extremitäten noch getrennt sind. Das Gebiß ist so zerstört, daß daraus Schlüsse auf das Alter des Tieres nur schwer gezogen werden können.

#### II. Britisches Museum, London. Kat.-Nr. M 9415.

Gipsabguß der linken Beckenhälfte eines sehr jungen Tieres mit unvollständig entwickeltem Gebiß.<sup>1)</sup> Vom gleichen Tiere den Abguß des rechten Oberschenkels.

#### III. Senckenberg-Museum, Frankfurt a. M.

Von einem linken Hüftbeine die mittleren Teile; der große Teil des Iliums sowie des Ischiums fehlen.

#### IV. Im Besitze von Herrn O. STÜRTZ, Bonn.

---

1) Nach Mitteilung von Herrn STÜRTZ, Bonn.

Von einem jüngeren Tiere beide Hüftbeine nebst einem Oberschenkelbruchstück (letzteres fraglich).

V. Im gleichen Besitze.

Von einem älteren Tiere die vorderen Hälften der beiden Hüftbeine (Ilium bis zum Acetabulum exkl.).

### Aus den oligocänen Meeressanden Rhein-Hessens.

Museum Mainz, 1 linkes Hüftbein.

Landesmuseum in Darmstadt, eine große Zahl (etwa 20) von Hüftbeinen, die teilweise zu dort befindlichen Skeleten gehören, teilweise einzeln gefunden wurden. Es finden sich darunter alle Originale zur Arbeit von LEPSIUS.<sup>1)</sup> Weiterhin erhielt ich von dort 2 Oberschenkelrudimente.

Ich werde im Folgenden zuerst die Becken und dann die Oberschenkel behandeln, und zwar jeweilig zuerst eine Beschreibung des Materials geben, um dann die Funde in ihrer Gesamtheit zu würdigen.

### Das Becken.

Bezüglich der Orientierung des Beckens will ich vorweg bemerken, daß ich mich vollständig der Auffassung von ABEL<sup>2)</sup> anschließe, die, wie die vorliegenden Stücke zeigen, als die allein richtige anzusehen ist. Weiter unten werde ich dies näher begründen.

Ich beschreibe demnach im Folgenden den längeren, zylindrischen Teil, welcher in manchen Fällen am Ende kolbenförmig verdickt ist, als Ilium, den breiteren, flachen, oft schaufelförmigen Teil als Ischium und den kleineren seitlichen Fortsatz als Pubis.

Die Beschreibung der Stücke geschieht in ihrer natürlichen Lage am Skelet.

#### I. Museum Mainz (Taf. 29 Fig. 1 u. 2).

Die beiden Beckenhälften sind ziemlich vollständig erhalten und weisen eine große Übereinstimmung auf. Jedoch möchte ich jede Hälfte besonders beschreiben, um auf die geringen Unterschiede, welche dennoch vorhanden sind, aufmerksam machen zu können.

Bei der rechten Beckenhälfte (Taf. 29 Fig. 1) fehlt nur die

1) LEPSIUS, Halitherium Schinzi die fossile Sirene des Mainzer Beckens, Darmstadt 1881.

2) ABEL, Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Oesterreichs, p. 97.



äußerste Spitze des Pubis. Von oben gesehen zeigen Ilium + Ischium eine schwache Sförmige Biegung. Die Kreuzungsstelle (0Punkt) liegt über dem Acetabulum. Etwas hinter dieser Stelle entspringt medial das Pubis und verläuft medianwärts schief nach hinten und unten.

Von der Seite betrachtet zeigen Ilium + Ischium eine sehr starke Durchbiegung nach unten. An der tiefsten Stelle, über dem Acetabulum, beträgt die Abweichung von der Horizontalen 33 mm.

Das Ilium ist ein Knochenstab von zylindrischer Gestalt, dessen Umfang im vorderen Teile größer ist als im hinteren. Seine Länge beträgt, bis zum Supercilium acetabuli gemessen, 124 mm. Es ist schwach gebogen und zwar liegt die konvexe Seite nach außen. Durch diese Biegung kommt die vordere Hälfte des oben beschriebenen S zustande. Das vordere Ende ist abgestumpft und zeigt tiefe Eindrücke neben wulstförmigen Erhebungen, welche darauf hinweisen, daß hier noch Knorpelmasse gesessen hat, daß also hier die Verknöcherung noch nicht beendet war. Dasselbe ist auf der oberen Kante zu beobachten. Hier zeigt sich, beginnend 16 mm hinter dem cranialen Ende, eine 36 mm lange, 12 mm breite und stellenweise 3 mm tiefe Grube. In der Wandung derselben finden sich ebenfalls Vertiefungen zwischen wulstigen Erhöhungen. Auch hier hat noch Knorpelmasse gesessen und die Verknöcherung war noch unvollständig.

Von diesen beiden Stellen sind auch die Bänder ausgegangen, welche die Verbindung mit dem Sacrum herstellten.

Die Crista lateralis des Iliums ist sehr stark abgerundet und verläuft ziemlich nahe dem unteren Rande dieses Beckenelementes. In der Mitte etwa biegt sie etwas auf die mediale Fläche des Iliums um, und hier befindet sich, 66 mm vom vorderen Ende entfernt, ein kleiner Höcker mit rauher Oberfläche, zweifellos die Ansatzstelle eines Muskels.

Der Querschnitt des Iliums ist am hinteren Ende der oben beschriebenen Grube oval (Durchmesser 23,5 mm  $\times$  11,6 mm), und zwar liegt die längste Achse in dorsoventraler Richtung. Weiter nach hinten zu verjüngt es sich und in der Mitte ist der Querschnitt mehr rund (19,3  $\times$  16,6 mm). Dann verbreitert er sich wieder in dorsoventraler Richtung und der Durchmesser beträgt am hinteren Ende etwa 28  $\times$  21 mm.

Die Oberfläche des Iliums ist mit Ausnahme der oben benannten Stellen glatt. Rauhigkeiten treten erst wieder auf in nächster Nähe des Acetabulums. Hier zieht sich, kurz vor dem Acetabulum be-

ginnend, um den Knochen ein Ringwulst, der eine Breite von etwa 20 mm hat. Stellenweise hat er eine raue Oberfläche, an anderen Stellen zeigt er auf der Oberfläche viele, eng nebeneinanderliegende Streifen, die in der Längsrichtung des Iliums verlaufen. Dieser Ringwulst bezeichnet die Verwachsungszone zwischen Ilium und Ischium. Bei geeignet auffallendem Lichte sieht man auf der lateralen Seite des Hüftbeins eine Zickzacklinie, welche senkrecht zu den eben erwähnten Streifen auf dem Ringwulst verläuft. Diese Linie ist zu verfolgen bis beinahe zum dorsalen Rande des Acetabulums. Eine kleine Kerbe, die sich hier im Supercilium acetabuli findet, liegt genau in ihrer Verlängerung. Auf dem oberen Rande des Hüftbeins ist diese Linie weniger deutlich. Sie tritt aber wieder schärfer hervor auf der medialen Fläche. Hier ist ihr Verlauf auch durch eine Reihe von kleinen Vertiefungen gekennzeichnet. Nach unten zu ist sie bis zum vorderen Rande des Pubis zu verfolgen. Auf der glatten Fläche des Acetabulums ist von ihr nichts zu sehen.

Der Verlauf dieser Linie zeigt die genaue Grenze zwischen Ilium und Ischium, hier sind die beiden Beckenelemente miteinander verwachsen. Dies prägt sich auch deutlich auf der medialen Fläche dadurch aus, daß die rauhere Oberfläche des Iliums längs dieser Suturlinie aufhört und jenseits die glattere Fläche des Ischiums beginnt.

Vor dem vorderen Rande des Acetabulums tritt in stärkeren Vertiefungen spongiöse Knochenmasse zutage. Auch hier war also die Verknöcherung noch nicht beendet. Wenn man sich diese Vertiefungen mit Knochensubstanz ausgefüllt denkt, so wird dadurch der Wulst, welcher die Gelenkpfanne umsäumt, etwas erhöht.

Seitlich (dorsalwärts) von dieser Stelle findet sich vor dem Supercilium acetabuli, etwa in der Verlängerung der Crista lateralis des Iliums eine von vorn nach hinten verlaufende ovale kleine Grube. Ihre Länge beträgt 8,2 mm, die Breite 1,8 mm. Sie liegt etwa an derselben Stelle, wo ABEL<sup>1)</sup> bei *Eotherium* eine größere Vertiefung als Ansatzstelle des *Musculus rectus femoris* beschreibt. Ich halte die Grube bei *Halitherium* auch für die Ansatzstelle dieses Muskels, die natürlich hier viel schwächer ausgebildet ist.

Das Acetabulum hat eine ovale Gestalt. Seine größte Ausdehnung, in der Längsrichtung des Iliums liegend, beträgt 18,4 mm, seine Breite, soweit es ausgebildet ist, 10,1 mm, und die Tiefe 5 mm.

1) ABEL, Die Sirenen etc., p. 188.

Das Supercilium acetabuli ist vorn und hinten sehr stark erhöht, an den Seiten ist es dagegen niedriger. Der Rand ist meist ziemlich scharf.

Die Verknöcherung ist im Bereiche des Superciliums noch nicht ganz vollendet. Wie ich schon oben gezeigt habe, finden sich an einer Stelle vor dem vorderen Rande noch Rauhigkeiten, welche die Anwesenheit von Knorpel bezeugen. Am weitesten ist die Verknöcherung noch im Rückstande auf der ventralen Seite. Hier ist von einem ausgebildeten Rande des Acetabulums überhaupt nicht die Rede. Die glatte Gelenkfläche für den Kopf des Oberschenkels endet plötzlich in einer von vorn nach hinten verlaufenden Bruchkante. Ihr entlang zieht sich ein tiefer Graben, dessen Wand spongiöse Knochenmasse zeigt und auf die noch nicht vollendete Verknöcherung hinweist. Wenn man sich hier die Verknöcherung beendet vorstellt, dann würde die Fläche des Acetabulums wesentlich breiter, und der ventrale Rand würde zweifelsohne sehr hoch. Außerdem würde die Gestalt der Gelenkpfanne etwa nierenförmig. Der Nierensinus entspräche der Incisura acetabuli, welche sich am Beginne des hinteren Drittels am ventralen Rande findet. Dieselbe ist deutlich zu sehen. Der hintere Rand des Acetabulums, welcher ja vollständig und zwar sehr stark ausgebildet ist, erniedrigt sich etwas und biegt dabei scharf nach vorn und kurz darauf nach der Innenfläche des Acetabulums um. Er bildet so die hintere Wand der Fossa acetabuli. Die vordere Wand wäre wohl ebenso deutlich, wenn die Verknöcherung vollständig wäre. Die Oberfläche der Fossa acetabuli ist etwas rauh, während die der Gelenkpfanne verhältnismäßig glatt ist. Die Fossa acetabuli zeigt, in ihrer Verlängerung vom Acetabulum weg, schief nach hinten unten.

Das Ischium ist über das Acetabulum hinweg die direkte Verlängerung des Iliums. Es ist ein breiter, abgeflachter Knochen, der in der Mitte etwas eingeschnürt ist. Seine Länge vom hinteren Rande des Acetabulums gemessen, beträgt 88,7 mm, die Breite in der Mitte 30,4 mm und am hinteren Ende 36,8 mm. Die Dicke des Ischiums ist an verschiedenen Stellen sehr verschieden. Die größte Dicke erreicht es im Verlaufe der Mittelachse (bis 10 mm). Nach oben und unten zu wird es rasch viel dünner. Die mediale Fläche ist flach, stellenweise sogar ausgehöhlt, die laterale dagegen stark nach außen gewölbt. Der Querschnitt hat etwa die Gestalt eines Kreisabschnittes.

Der obere Rand des Ischiums, welcher an der Verwachsungs-

stelle mit dem Ilium noch ziemlich breit und stark abgerundet ist, verjüngt sich nach hinten zu bald sehr stark und geht in eine ziemlich scharfe Leiste, die Spina ossis ischii, über. Die obere Kante verläuft, von der Seite gesehen, nicht in gerader Richtung, sondern bald nach der Verjüngung bildet sich eine flache Bucht, die Incisura ischiadica major. Am hinteren Ende dieser Bucht beginnt die scharfe Spina ossis ischii, welche sich im weiteren Verlaufe nach hinten zu etwas lateral umbiegt und dadurch auf der Außenseite des Ischiums, parallel mit dem oberen Rande, einen Graben entstehen läßt. Im letzten Drittel wird die Kante wieder etwas abgerundet. Die untere Kante ist nur in ihrem ersten Drittel scharf, dann wird sie rasch stumpfer und hat im letzten Drittel eine Breite von 10 mm. Auch die untere Kante beschreibt, von der Seite betrachtet, einen Bogen und bildet eine flache Bucht. Dieselbe entspricht dem oberen Teile des Foramen obturatorium, welches beim vorliegenden Becken aber nicht mehr geschlossen ist.

Von der Mitte des unteren Randes zieht auf der medialen Fläche des Ischiums nach der hinteren oberen Ecke eine Leiste. Der unterhalb dieser Leiste liegende dreieckige Abschnitt ist schaufelförmig nach außen gebogen.

Der hintere Rand des Ischiums zeigt tiefe Löcher zwischen hohen Buckeln. Auch hier saß noch Knorpel und die Verknöcherung war noch nicht vollendet. Besonders an der oberen Ecke, an der Stelle des Tuberculum ischiadicum müssen noch größere Knorpel-massen gesessen haben.

Das Pubis ist nicht vollständig erhalten, es fehlt die vorderste Spitze. Das fehlende Stück kann aber, nach dem Verlaufe der Kanten und dem Dünnerwerden des Knochens bemessen, nur noch sehr kurz gewesen sein. Das Pubis hat die ungefähre Gestalt eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen Höhe 46 mm beträgt, wenn man die Basis an den ventralen Rand des Acetabulums legt. Der ganze Knochen ist seitlich stark zusammengedrückt und wird nach der Spitze zu immer dünner. An der Basis beträgt die Dicke 11 mm, am Bruchrande an der Spitze nur 4,3 mm.

Die vordere Kante des Pubis entspringt aus der medialen Fläche des Hüftbeines und zwar etwa an der Grenznaht zwischen Ilium und Ischium. Die Kante setzt die oben geschilderte Biegung der medialen Fläche des Iliums fort. Etwa am Ende des ersten Drittels findet sich eine kleine Erhebung auf dem Rande, das



Tuberculum pubis. Entsprechend der Verflachung des Knochens wird die Kante nach ihrem Ende zu immer schärfer.

Der hintere Rand ist die direkte Fortsetzung der unteren Kante des Ischiums. Er ist schärfer als der vordere und biegt im 2. Drittel etwas nach der medialen Fläche des Pubis über, wodurch hier eine schmale Rinne entsteht.

Die Spitze des Pubis scheint etwas nach vorn gezeigt zu haben, doch läßt sich dies natürlich nicht mit Sicherheit angeben, da das Ende fehlt. Ich lege dieser Biegung nach vorn keine Bedeutung bei, auch wenn sie, wie ich unten zeigen werde, noch bei wenigen anderen Stücken auftritt. Keinesfalls kann diese Biegung als Beweis für die Richtigkeit der früher gebräuchlichen Orientierung der Beckenelemente bei den Sirenen betrachtet werden, wie ich unten noch näher ausführen werde.

Die linke Beckenhälfte (Taf. 29 Fig. 2) ist weniger gut erhalten, es fehlen größere Stücke am Pubis, auch am Ischium sind Stücke ausgebrochen. Die gesamte Ausbildung zeigt eine überraschende Übereinstimmung mit der eben beschriebenen rechten Hälfte. Wie LEPSIUS<sup>1)</sup> angibt, ist dies durchaus nicht bei allen Halitherien der Fall.

Was oben über das rechte Ilium gesagt wurde, stimmt vollständig auch für das linke, nur liegt der auf der medialen Fläche beschriebene Höcker zum Ansatz eines Muskels hier etwas mehr dorsal. Ferner ist das Ilium weniger gebogen, so daß die S-förmige Gestalt, beim Betrachten von oben, nicht so deutlich ist. Die Größenverhältnisse sind, wie aus der Tabelle (S. 486 u. 487) ersichtlich ist, nicht ganz dieselben.

Der Ringwulst am caudalen Ende des Iliums ist auch hier sehr deutlich, besonders auf dem dorsalen Rande. Die Oberfläche zeigt hier ebenfalls eine ausgesprochene Streifenstruktur. Senkrecht zu diesen Streifen verläuft auf der Mitte des Wulstes, hier nur auf dem dorsalen Rande des Hüftbeines sichtbar, die Suturlinie. Es läßt sich also auch hier die Grenze zwischen den beiden Beckenelementen Ilium und Ischium genau festlegen. Auf der medialen Fläche ist sie übrigens durch eine Anzahl kleiner Tuberkel angedeutet, die in der Fortsetzung der oben erwähnten Linie liegen. Die glatte Fläche des Acetabulums dagegen zeigt auch hier keine

---

1) LEPSIUS, l. c., p. 154.



Spur einer Naht, doch findet sich ebenfalls in dem dorsalen Rande eine schwache Kerbe, die in der Verlängerung der Linie liegt.

Die Ausbildung des Acetabulums ist dieselbe wie die am Hüftbeine der rechten Seite. Auch hier ist der Rand am höchsten vorn und hinten, sogar etwas schärfer, und erniedrigt sich dorsal sehr stark. Auf der ventralen Seite ist auch hier ein tiefer Graben mit spongiöser Wandung, der die noch nicht vollendete Verknöcherung anzeigt.

Die Fossa acetabuli ist noch etwas deutlicher als am rechten Hüftbein. Der hohe hintere Rand des Acetabulums erniedrigt sich ventralwärts etwas und biegt ebenfalls dann scharf nach der Innenfläche der Gelenkpfanne um. Während so die hintere Wand der Fossa acetabuli noch deutlicher hervortritt als auf der rechten Seite, läßt sich die vordere Wand leicht feststellen aus dem Verlaufe des ventralen Randes des geschilderten Grabens. Derselbe erniedrigt sich nach hinten zu und biegt dann auch scharf nach der Innenfläche des Acetabulums um. Sehr klar werden die ganzen Verhältnisse, wenn man den Graben mit Plastillin ausfüllt und so die fehlende Knochensubstanz ersetzt. Ein Irrtum ist hier beinahe ausgeschlossen, da die Grenzen der fehlenden Knochenmasse genau vorhanden sind, besser wie auf der rechten Seite.

Das Ischium weicht von dem der rechten Seite nur insofern etwas ab, als es in dorsoventraler Richtung etwas mehr eingeschnürt ist und dadurch schlanker wird.

Vom Pubis fehlen große Stücke, besonders an den Rändern, so daß seine Gestalt und Größe nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann. Die vorhandenen Teile lassen aber den Schluß zu, daß kaum Abweichungen von dem der rechten Seite vorhanden waren.

## II. Britisches Museum, London, linkes Hüftbein (Taf. 29 Fig. 3).

Das mir vorliegende linke Hüftbein zeigt größere Abweichungen von den oben beschriebenen Stücken. Die Sförmige Biegung des ganzen Beckens ist nicht vorhanden, von oben gesehen verlaufen Ilium und Ischium in gerader Richtung. Auch die Biegung nach unten ist weniger stark. Die größte Abweichung von der Horizontalen, ebenfalls in der Höhe des Acetabulums liegend, beträgt hier nur 27 mm.

Das Ilium ist nur 112 mm lang und dorsoventral etwas zusammengedrückt. Auch hier ist das vordere Ende abgestumpft und auf dem oberen Rande findet sich im vordersten Teile eine tiefe

Ausbuchtung, deren Fläche nach der medialen Seite zu schief abfällt. Sie war wohl teilweise auch noch mit Knorpelsubstanz bedeckt, bezeichnet aber im übrigen die Ansatzstelle der Verbindungsbänder mit dem Sacrum.

Die *Crista lateralis* ist sehr scharf und die von ihr nach beiden Seiten verlaufenden Flächen sind vollständig eben. Die obere Kante ist sehr stark abgerundet; sie beginnt eigentlich erst 40 mm hinter dem cranialen Ende des Iliums, weil bis hierher die oben genannte Ausbuchtung reicht. Hier beginnt sie mit einer schwachen Erhebung, die nach hinten zu allmählich sich verflacht. Auf der medialen Fläche verläuft eine ziemlich scharfe Leiste. Sie nimmt ihren Anfang am vorderen Ende des Iliums, verläuft etwas unterhalb der Ausbuchtung, die, wie oben erwähnt, auf die mediale Fläche herabreicht, bis zum Ende des ersten Drittels, um hier mit einem kleinen Tuberkel zu enden. Letzterer ist wohl derselbe, der sich auch bei den Mainzer Stücken auf der medialen Fläche fand. Durch die eben erwähnte Leiste wird die medial von der *Crista lateralis* ausgehende Fläche oben begrenzt. Der Querschnitt des Iliums hat hier die Gestalt des Sektors eines Kreises, dessen Zentrum auf der *Crista lateralis* liegt.

Nach hinten zu verlieren alle Kanten an Schärfe, so daß in der Mitte der Querschnitt annähernd rund ist. Am caudalen Ende ist der dorsoventrale Durchmesser wieder größer.

Der Ringwulst an diesem Ende des Iliums ist hier nicht so stark ausgebildet wie bei den oben beschriebenen Stücken. Ob die Linienstruktur der Oberfläche vorhanden ist, läßt sich bei dem Abguß nicht genau feststellen. Sehr deutlich ist aber hier die senkrecht zur Längsrichtung des Knochens auf seiner oberen Kante verlaufende Linie, welche die Verwachsungsstelle von Ilium und Ischium bezeichnet (Taf. 29 Fig. 6). Längs dieser Linie ist sogar die Oberfläche nach der Seite des Ischiums zu etwas abgesunken, so daß eine scharfe Rinne entsteht.

Kurz vor dem vorderen Rande des Acetabulums befindet sich ein kleiner Höcker mit rauher Oberfläche, die Ansatzstelle des *Musculus rectus femoris*.

Das Acetabulum hat eine ovale Gestalt, die Durchmesser betragen 20,7 und 13,4 mm. Die längste Achse liegt in der Längsrichtung des Hüftbeins. Der Rand ist sehr scharf, er erhebt sich am höchsten und steilsten auf der ventralen Seite, doch ist hier im zweiten Drittel, von vorn gerechnet, die Verknöcherung noch nicht beendet, wie eine Grube, mit spongiöser Knochenmasse als Ober-

fläche, zeigt. Kurz hinter dieser Grube erhebt sich der Rand wieder etwas, um dann wieder niedriger zu werden, zur Bildung der Fossa acetabuli. Auch der hintere Rand, welcher ziemlich hoch liegt, erniedrigt sich allmählich und macht dabei eine Biegung nach vorn, bis er fast ganz verschwindet. Hier entsteht dadurch in dem Rande eine schmale Lücke, die Fossa acetabuli. Wenn sie auch nicht so stark ausgebildet ist wie bei den oben beschriebenen Hüftbeinen, so ist sie doch deutlich zu sehen. Der dorsale Rand des Acetabulums ist nicht so hoch, oberhalb desselben verläuft, parallel mit ihm, ein flacher Graben.

Das Ischium ist in dorsoventraler Richtung mehr auseinander gezogen wie bei den Mainzer Stücken, die Breite beträgt in der Mitte 32,8 mm und am hinteren Ende sogar 44,1 mm, während seine Länge nicht größer ist. Auch die Dicke ist dieselbe. Die Innenfläche ist wie die Außenfläche ebenfalls etwas gewölbt, so daß der Querschnitt länglich oval erscheint.

Der obere Rand ist sehr scharf und etwas nach außen übergebogen, so daß auch hier auf der Außenfläche des Ischiums eine mit dem oberen Rande parallele Rinne gebildet wird. Die Spina ossis ischii erhebt sich kaum über den Rand, so daß eine hintere Grenze für die Incisura ischiadica major nicht vorhanden ist.

Der untere Rand zeigt keine Abweichung von den oben beschriebenen Stücken.

Die untere hintere Ecke des Ischiums ist nur sehr schwach nach außen umgebogen. Eine Transversalleiste längs dieser Umbiegung fehlt auf der medialen Fläche.

Das Pubis hat ganz die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Höhe 45 mm beträgt. Die Spitze zeigt auch etwas nach vorn. Der ganze Schambeinfortsatz scheint an dem vorliegenden Stück längs der Basis dieses Dreiecks abgebrochen und nicht ganz richtig wieder angesetzt zu sein. Ich möchte darauf einen, direkt unter dem Acetabulum liegenden, in der Längsrichtung des Hüftbeins verlaufenden Graben zurückführen. Er scheint nur dadurch entstanden, daß die Fläche des Pubis über die hier angrenzende des Ischiums gehoben ist, zumal da auf der medialen Seite des Knochens dieser Hebung eine geradeso verlaufende Senkung entspricht. Das Pubis ist bis zur Spitze erhalten. Die seitliche Abplattung ist weniger stark, die Außenfläche ist etwas rauher und das Tuberculum pubis ist bedeutend schwächer ausgebildet wie bei den Hüftbeinen des Mainzer Stückes.

### III. SENCKENBERG-Museum, Frankfurt a.M. Bruchstück eines linken Hüftbeines (Taf. 29 Fig. 7).

Von diesem Becken ist nur die Acetabularregion nebst einem Stücke des Iliums erhalten. Ich erwähne dieses Fragment deshalb, weil an ihm die Verwachsungsstelle zwischen Ilium und Ischium sehr deutlich zu sehen ist. Der Ringwulst findet sich an derselben Stelle wie bei den übrigen Exemplaren. Ganz besonders gut zeigt dieses Stück die Streifenstruktur der Oberfläche dieses Wulstes. Auch die zickzackförmige Suturlinie ist hier, besonders dorsal vom Acetabulum, sehr gut sichtbar (Taf. 29 Fig. 7).

Im Umkreise des Acetabulums finden sich starke Zerstörungen der Oberfläche des Knochens, es hat den Anschein, als ob der ganze Rand der Gelenkpfanne zerbröckelt sei. Nur in der Mitte ist eine kleine glatte Fläche erhalten. Die Stelle der Incisura acetabuli ist noch zu sehen. Ich wage aber nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden, ob hier eine sekundäre Zerstörung vorliegt, ob die Erscheinung als Rückbildungsstadium oder als noch unvollständige Ausbildung zu deuten ist.

### IV. Mineralienhandlung STÜRTZ, Bonn. 2 Hüftbeine eines jüngeren Tieres (Taf. 29 Fig. 4 u. 5).

Die S-förmige Biegung ist bei den vorliegenden Beckenhälften nicht zu beobachten. Die schwache Biegung des Iliums geht im gleichen Sinne auch auf das Ischium über, so daß jedes Hüftbein, von oben gesehen, einen bogenförmigen Knochen darstellt, dessen konkave Seite nach der Mediane zu liegt. Die Durchbiegung von oben nach unten ist nicht sehr stark, an der tiefsten Stelle beträgt die Abweichung von der Horizontalen 10,2 mm.

Bei der linken Beckenhälfte hat das Ilium eine Länge von 137,3 mm. Proximal ist es keulenförmig verdickt, verjüngt sich nach hinten zu, um am Ende des zweiten Drittels die Stelle des geringsten Umfanges zu erreichen. Dann verdickt es sich wieder etwas. Es ist ziemlich stark seitlich zusammengedrückt, besonders in der vorderen Hälfte. Der Querschnitt ist hier unregelmäßig oval (36,6 mm  $\times$  19 mm). An der Stelle der stärksten Verjüngung ist er mehr kreisförmig (20,6 mm  $\times$  15,5 mm). Äußere und innere Fläche des Iliums sind ziemlich glatt, von besonderen Rauigkeiten oder Erhebungen ist nichts zu bemerken. Die äußere Fläche ist etwas mehr gewölbt als die innere.



Während beide Flächen in der oberen Hälfte beinahe parallel verlaufen, konvergieren sie nach unten zu ziemlich stark, wodurch eine verhältnismäßig scharfe Kante, die *Crista lateralis*, gebildet wird. Dieselbe ist auch hier beinahe an den unteren Rand des Iliums verlegt. Sie rundet sich nach dem 1. Drittel nach hinten zu etwas ab und verläuft so bis zum *Supercilium acetabuli*. Vor dem *Acetabulum* findet sich im Verlaufe dieser Leiste ein kleiner Höcker mit dahinterliegender ganz flacher Vertiefung. Es ist dies die Ansatzstelle des *Musculus rectus femoris*. Die Grenzen dieser Vertiefung sind sehr unbestimmt da sie selbst nur sehr flach ist, eine Messung ist deshalb nicht möglich.

Die obere Kante ist sehr stark abgerundet, in ihrem vordersten Drittel sogar durch Rauhigkeiten (Gruben und Wülste) ziemlich abgeflacht. Es ist dies wieder die Ansatzstelle der Verbindungsbänder mit dem *Sacrum*. Aber auch die Verknöcherung scheint hier noch unvollständig zu sein. Die Abflachung der oberen Kante ist im vorderen Drittel an manchen Stellen so stark, daß der Querschnitt des Iliums die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks hat, dessen Spitze auf der *Crista lateralis* liegt und dessen Schenkel etwas nach außen gewölbt sind. Nach hinten zu wird die obere Kante etwas schärfer.

Der Ringwulst am kaudalen Ende des Iliums ist vorhanden, doch ist er bei weitem nicht so stark wie bei den oben geschilderten Hüftbeinen. Seine Oberfläche zeigt deutlich die streifige Struktur, von einer dazu senkrecht verlaufenden Linie, also der genauen Grenze zwischen Ilium und Ischium, ist aber nichts zu sehen.

Das *Acetabulum* hat eine ovale Gestalt, in der Länge mißt dasselbe 19,8 mm, in der Breite 14,9 mm. Aber nicht diese ganze Fläche wurde von dem Gelenkkopf ausgefüllt. Am vorderen Rande beginnend und den oberen Rand entlang laufend findet sich eine eiförmige flache Grube mit glatter Oberfläche, zur Aufnahme des *Caput femoris*. Ihre Länge beträgt 12 mm, ihre Breite 10 mm. Der hinter ihr liegende Teil des *Acetabulums* ist etwas mehr vertieft und zeigt eine raue Oberfläche. Auch unten entlang zieht eine solche Grube, welche besonders in ihrem vordersten Teile sehr tief ist und eine raue Oberfläche, stellenweise mit spongiöser Knochenmasse, aufweist. Im vordersten Teil dieser Grube war die Verknöcherung sicher noch nicht beendet, nach hinten zu war dies jedoch zweifelsohne der Fall, wie die Oberfläche zeigt. Der vordere Rand ist in seinem ventralen Teile am höchsten und bildet hier einen ziemlich



starken Wulst. Auch der vorderste Teil des unteren Randes muß bei beendigter Verknöcherung sehr hoch gewesen sein. Nach hinten zu fällt er ziemlich stark ab.

Der Rand am hinteren Ende des Acetabulums ist sehr wenig erhoben und nicht sehr scharf. Er scheint sich hier in mehrere Buckel auflösen zu wollen. Auch am oberen Rande zeigen sich Rauigkeiten, Wülste und Vertiefungen, die auf eine beginnende Auflösung hinweisen.

Trotzdem, wie gezeigt, das Supercilium acetabuli, besonders am kaudalen Ende der Gelenkpfanne, sehr mangelhaft ausgebildet ist, findet sich doch die Stelle der Incisur. Wo die Fossa acetabuli sonst liegt, verschwindet der Rand vollständig.

Das Ischium unterscheidet sich von allen anderen vor allen Dingen dadurch, daß es einen Ramus ascendens besitzt, der sich mit dem Pubis vereinigt und das Foramen obturatorium einschließt.

Hinter dem Acetabulum beträgt die Breite des Ischiums 25,3 mm, distalwärts verbreitert es sich dann sehr stark, in der Mitte ist es 40,4 mm und am kaudalen Rande 43,9 mm breit. Die Dicke in der Mediane beträgt 8,4 mm. Die Außenfläche ist schwach gewölbt, die Innenfläche ziemlich eben. Das hintere untere Ende ist nur ganz schwach nach außen umgebogen.

Die obere Kante ist nicht vollständig erhalten, scheint aber keine Besonderheiten aufgewiesen zu haben.

Die untere Kante beschreibt, von der Seite gesehen, einen Bogen nach oben, wodurch eine große flache Bucht entsteht. 72 mm vom kaudalen Ende des Ischiums entfernt biegt sie in einem Winkel von etwa  $100^{\circ}$  nach oben um. Hier löst sich aus dem Ischium ein schmales Knochenband, der Ramus ascendens, los. Er hat an seinem Beginne eine Breite von 15,5 mm, verjüngt sich aber nach vorn zu etwas. Seine Dicke beträgt im oberen Teile bis 8,5 mm, der dorsale Rand ist ziemlich abgerundet. Nach unten zu wird der Knochen rasch dünner und der ventrale Rand ist ziemlich scharf. Letzterer ist von dem Scheitel des oben geschilderten Winkels aus gemessen 15,2 mm weit zu verfolgen. Dann ist der Ramus ascendens abgebrochen und hier findet sich eine frische Bruchfläche. Die Oberfläche dieses Astes ist auf der lateralen Seite rau, auf der medialen glatt.

Das Pubis entspringt als schmales Knochenband unterhalb des Acetabulums und verläuft etwas medialwärts nach hinten unten. Sein Querschnitt ist etwas oval, die Breite beträgt 13,6 mm. Die

Dicke läßt sich wegen eines auf der Außenfläche fehlenden Stückes nicht messen. Der vordere Rand ist zuerst ziemlich stark abgerundet, wird aber bald schärfer und trifft in der Verlängerung genau auf den unteren Rand des Ramus ascendens. Auch das Pubis zeigt kaudal eine frische Bruchfläche.

Pubis und Ramus ascendens ischii waren zweifellos miteinander verbunden. Der ganze Verlauf der Kanten an den beiden Stücken sowie die frischen Bruchflächen sprechen dafür. Das fehlende Stückchen, es ist nicht ganz 5 mm lang, muß beim Bergen des Fundes verloren gegangen sein.

Das Pubis zeigt auf der medialen Fläche, kurz vor der Bruchstelle einen starken Längshöcker mit rauher Oberfläche. Wie ich unten noch zeigen werde, tritt dieser Höcker an derselben Stelle besonders stark bei einigen Hüftbeinen aus dem Meeressande auf.

Das Foramen obturatorium hat eine annähernd runde Gestalt. Die Längsachse liegt in der Richtung des Ramus ascendens ischii und mißt 10,9 mm, die größte Breite etwa 9 mm. Genau läßt sich letzteres nicht feststellen, weil auf der einen Seite das Stück fehlt. Der hintere Rand des Foramens ist ziemlich scharf, die übrigen, soweit vorhanden, stark abgerundet.

Die rechte Beckenhälfte (Taf. 29 Fig. 5) zeigt fast genau dieselben Verhältnisse wie die linke. Als besonders hervortretende Abweichungen sind nur die folgenden zu erwähnen: Die Crista lateralis ist viel mehr abgerundet, das Ilium selbst verjüngt sich nach hinten zu viel stärker, an der dünnsten Stelle betragen die Durchmesser 21,9 mm  $\times$  15,6 mm. Der Tuberkel zum Ansatz des Musculus rectus femoris ist stärker. Das Ischium ist nicht so breit, in der Mitte mißt es 36,1 mm und am distalen Ende sogar nur 34,2 mm. Die obere Kante des Ischiums zeigt einen stärkeren Ansatz der Spina ossis ischii, auch die Incisura ischiadica major ist deutlich. Der Ramus ascendens ischii ist abgebrochen, ebenso fehlt ein großes Stück des Pubis. Die Bruchflächen sind ebenfalls frisch, eine Verbindung bestand zweifelsohne. Der vordere und obere Rand des Foramen obturatorium ist vorhanden. Gestalt und Größe scheinen ganz ähnlich gewesen zu sein wie am linken Hüftbein.

#### V. Mineralienhaus STÜRTZ, BONN. 2 Hüftbeinfragmente eines älteren Tieres.

Von beiden Hüftbeinen sind nur die vorderen Teile erhalten. Beim Hüftbein der rechten Seite fällt die Bruchfläche zusammen

mit dem vorderen Rande des Acetabulums. Das Ilium hat bis hierher eine Länge von 166,2 mm. Es ist in seinem vorderen Teile sehr stark kolbenförmig verdickt und etwas seitlich zusammengedrückt, nach unten ist es ziemlich durchgebogen. Das kraniale Ende ist abgerundet und hat eine rauhe Oberfläche, die sich auch noch 35 mm weit auf die obere Kante ausdehnt, sowie etwas auf die laterale Fläche übergreift. Bis zum Ende des ersten Drittels ist das Ilium fast überall gleich dick (37 mm  $\times$  30,8 mm). Von hier ab verjüngt es sich nach hinten zu und zwar vom Ende des zweiten Drittels ab sehr stark. Die Stelle der stärksten Einschnürung liegt etwa 25 mm vor dem vorderen Rande des Acetabulums (Durchmesser 23,8 mm  $\times$  17 mm).

Die *Crista lateralis* ist sehr stark abgerundet und tritt eigentlich nur hinter der Stelle stärkster Verjüngung etwas schärfer hervor um in einem kleinen Höcker am Vorderrande des Acetabulums zu enden. Die obere Kante beginnt hinter der oben beschriebenen rauhen Fläche, sie ist zuerst ebenfalls sehr stark abgerundet, wird aber bald etwas schärfer und beschreibt einen flachen Bogen nach außen. Nach hinten zu rundet sie sich bald wieder mehr ab. 30 mm vor der hinteren Bruchfläche findet sich im Verlaufe der oberen Kante eine schwache Erhebung, das *Tuberculum iliopectineum*.

Die beiden Seitenflächen des Iliums sind stark gewölbt, ihre Oberfläche ist verhältnismäßig glatt. Nur auf dem unteren Teile der medialen Fläche erhebt sich 64,5 mm vom vorderen Ende des Iliums entfernt ein 18 mm weit nach hinten verlaufender Wulst mit sehr rauher Oberfläche. Dieser Wulst liegt etwa an der Stelle, wo ich auch bei den Mainzer Stücken einen kleinen Höcker zum Ansatz eines Muskels beschrieben habe.

Das linke Hüftbein ist etwas weniger weit erhalten, dem rechten sonst sehr ähnlich. Die Länge des Iliums bis zur Bruchstelle beträgt 172,2 mm da der vordere Rand des Acetabulums nicht mehr vorhanden ist, dürfte das Ilium noch etwas länger gewesen sein. Sein vorderer Teil ist noch etwas mehr verdickt und das kraniale Ende schwach zugespitzt. Der Wulst auf der medialen Fläche liegt mehr nach dem dorsalen Rande zu. Von einem *Tuberculum iliopectineum* ist nichts zu sehen.

VI. Aus den oligozänen Meeressanden Rheinhessens standen mir 20 Hüftbeine aus dem Darmstädter Landesmuseum, sowie eines aus dem Mainzer Museum zur Verfügung.

Bei diesen Beckenhälften, die ich zum Vergleiche mit den Stücken aus dem Rupelton zugezogen habe, kann ich mich kürzer fassen; ich verweise auf die Abbildungen und Darstellungen bei LEPSIUS.<sup>1)</sup>

Die Hüftbeine weisen untereinander große Verschiedenheiten auf bezüglich der Größe und teilweise auch der Ausbildung der einzelnen Beckenelemente.

Das Ilium ist bei der größten Zahl der Hüftbeine am vorderen Ende sehr stark keulenförmig verdickt, am stärksten bei dem von LEPSIUS<sup>2)</sup> in Fig. 84 abgebildeten. Der auf der Medialfläche des Iliums oben öfters beschriebene rauhe Höcker zum Ansatz eines Muskels findet sich bei fast allen Stücken und zwar oft in viel stärkerer Ausbildung. Auch die Crista lateralis ist in manchen Fällen sehr scharf.

Die Ansatzstelle des Musculus rectus femoris ist als Grube nirgends zu sehen, was aber auf die Korrosion der Oberfläche zurückgeführt werden kann. Dagegen findet sich öfters etwa 1 cm vor dem vorderen Rande des Acetabulums ein Tuberkel, der diese Stelle kennzeichnet.

Der Ringwulst am hinteren Ende des Iliums ist, wenn auch nirgends so deutlich wie bei den Stücken aus dem Rupelton, doch fast überall vorhanden. Manchmal ist er, wie LEPSIUS<sup>3)</sup> angibt, durch Vertiefungen und kleine Höcker angedeutet. Bei einem Exemplar (FLONHEIM 1877) findet sich auch die Streifenstruktur auf der Oberfläche. In keinem Falle aber ist von der Suturlinie etwas zu sehen, was ja wohl ebenfalls zum Teil auf das Konto der Korrosion gesetzt werden kann. Manche Stücke sind an der Stelle, wo sonst diese Grenzlinie liegt, durchbrochen. Dies ist auch bei dem von KAUP<sup>4)</sup> abgebildeten Exemplar der Fall. Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß der Knochen an dieser Stelle besonders leicht zerbricht, zumal bei jüngeren Tieren.

Die Verhältnisse des Acetabulums sind bei den Hüftbeinen aus dem Meeressande nicht so genau festzustellen wie bei denjenigen aus dem Rupelton, weil hier die Spuren der Abreibung durch den Sand am stärksten auftreten. Bei einigen Stücken ist die Korrosion

1) LEPSIUS, l. c., p. 154—158, tab. 7.

2) LEPSIUS, l. c., tab. 7.

3) LEPSIUS, l. c., p. 156.

4) KAUP, Beiträge zur näheren Kenntnis urweltlicher Säugetiere, tab. 6 fig. 8.



so stark, daß von der Grube für den Kopf das Femur kaum noch etwas zu sehen ist, nur noch einige stark abgeriebene Höcker zeigen die Stelle des Supercilium acetabuli an. Bei anderen Exemplaren scheint das Supercilium in eine Reihe von Höckern aufgelöst, in deren Mitte die glatte Gelenkfläche liegt. Es läßt sich aber keinesfalls mit Sicherheit sagen, daß diese Anflösung stets so zu deuten ist, wie ABEL<sup>1)</sup> dies bei *Metaxytherium petersi* tut, wenn es wohl auch für manche Stücke unverkennbar zutrifft, sondern hier kann auch teilweise eine sekundäre Zerstörung durch den Sand vorliegen.

In fast allen Fällen aber, wo das Acetabulum weniger zerstört ist, zeigt sich deutlich die Incisur, auch die Fossa acetabuli ist manchmal, wenn auch nur sehr schwach, vorhanden. An einigen Stücken findet sich auch auf der hinter und unterhalb des Acetabulums liegenden Knochenfläche ein Graben in der Richtung der Verlängerung der Fossa acetabuli. Dieser ist besonders deutlich bei dem linken Hüftbeine des im Landesmuseum zu Darmstadt aufgestellten Skeletes.

Sehr große Unterschiede in der Größe weist das Ischium auf, und zwar sowohl in der Länge, als auch in der Breite und Dicke. In keinem Falle findet sich ein Ischium, welches relativ so breit ist, wie dasjenige an dem Londoner und Bonner Hüftbein aus dem Rupelton.

In vielen Fällen ist das Ischium recht kurz, was ja bei einem Teil der Stücke sicher darauf zurückzuführen ist, daß durch den Sand Teile davon abgescheuert wurden. Bei anderen wieder ist das Ischium sehr lang, bei einem Exemplar aus Flonheim (1877) hat es eine Länge von 91,2 mm, bei einer Länge des Iliums von 142 mm. Beide Beckenelemente sind in diesem Falle sehr schlank, das Ischium mißt an der schmalsten Stelle nur 27,8 mm.

Besonders auffallend ist an vielen Hüftbeinen die sehr starke Spina ossis ischii (bei einem Stück 5,6 mm). Auf den Abbildungen bei LEPSIUS ist sie ja deutlich zu sehen, er bezeichnet sie als Spina superior<sup>2)</sup>. Durch diese starke Spina werden sowohl die Incisura ischiadica major als auch die Incisura ischiadica minor sehr deutlich. Es ist bemerkenswert, daß diese starke Ausbildung der Spina sich nur bei den Exemplaren findet, bei welchen das Ischium relativ kurz und nicht übermäßig schlank ist, bei Stücken, bei welchen

1) ABEL, Die Sirenen etc., p. 137.

2) LEPSIUS, l. c., p. 155.



ferner das Ilium am vorderen Ende sehr stark kolbenförmig verdickt ist und bei welchen die S-förmige Biegung des ganzen Knochens, wie ich noch zeigen werde, fehlt. Offenbar sind es meist Hüftbeine älterer Tiere.

Am meisten variiert in Größe und Ausbildung das Pubis. In manchen Fällen ist es ziemlich lang, wenn es auch nur bei 3 Exemplaren die Länge der Rupeltonstücke erreicht. In anderen dagegen ist es sehr kurz. Alle Übergänge sind vorhanden. Bei manchen Hüftbeinen ist es zugespitzt, bei anderen wieder sehr stark abgestumpft. Auch die Lage des Pubis zu den übrigen Beckenelementen ist sehr verschieden. Meist entspringt es an derselben Stelle wie bei den oben geschilderten Hüftbeinen. Bei vielen Stücken entspringt es aber, wie ja auch die Abbildungen bei LEPSIUS<sup>1)</sup> zeigen, viel weiter nach hinten zu, oft beinahe in der Mitte des ventralen Randes des Ischiums. Der Vorderrand des Pubis liegt hier hinter dem hinteren Rande des Acetabulums. Es sieht in diesen Fällen wie ein ventraler Fortsatz des Ischiums aus und darauf ist vielleicht auch die falsche Orientierung der Beckenelemente früherer Autoren zurückzuführen.

Das Tuberculum pubis, etwa in der Mitte des vorderen Randes gelegen, ist bei vielen Stücken recht stark ausgebildet.

Bei einigen Hüftbeinen findet sich auf der medialen Fläche des Pubis ein von vorn nach hinten verlaufender, mehr oder weniger starker, rauher Wulst. Bei dem fig. 80 bei LEPSIUS abgebildeten Stück hat er eine Länge von 34 mm. LEPSIUS<sup>2)</sup> beschreibt ihn als Processus medialis. Er beginnt an der Wurzel des vorderen Randes des Pubis mit einem starken, medialwärts zeigenden Höcker. Bei anderen Beckenhälften ist er weniger stark ausgebildet. Bei einem Becken aus Flonheim ist nur der starke vordere Höcker vorhanden. Ob dieser Höcker als Tuberculum iliopectineum zu deuten ist, möchte ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, denn er liegt in allen Fällen auf der medialen Fläche des Pubis. Es wäre ja möglich, da derartige Verschiebungen bei rudimentären Organen vorkommen können.

Ein Tuberculum iliopectineum konnte ich übrigens nur bei 2 Hüftbeinen finden, in keinem Falle aber so stark ausgebildet, wie auf der KAUP'schen Abbildung<sup>3)</sup> zu sehen ist. Das Original zu dieser

1) LEPSIUS, l. c., tab. 7.

2) LEPSIUS, l. c., p. 155.

3) KAUP, l. c., tab. 6 fig. 8.

Abbildung zeigt nur eine schwache Erhebung, die durch den Ringwulst am hinteren Ende des Iliums hervorgerufen ist.

Wie ich schon oben bemerkt habe, ist die S-förmige Biegung des Hüftbeines nur bei wenigen (6) Stücken vorhanden. Sie tritt nur bei solchen Beckenhälften auf, bei welchen das Ischium schlank ist. Überall da, wo es breit und kurz ist, besonders auch überall da, wo die Spina ossis oschii so stark ausgebildet ist, stellt das Hüftbein, von oben gesehen, einen teilweise sehr stark halbkreisförmig gebogenen Knochen dar, der mit seiner konkaven Fläche medialwärts zeigt. Auch die Biegung der hinteren, unteren Partie des Ischiums nach außen ist bei diesen Stücken nirgends zu beobachten.

Bei den folgenden allgemeinen Betrachtungen werde ich, um abzukürzen, die Beckenhälften mit den Zahlen benennen, unter welchen ich sie S. 459 und 460 aufgeführt habe. Ob die rechte oder linke Beckenhälfte gemeint ist, wird durch die Indices l und r angegeben. Es bedeutet also z. B. Becken Ir das rechte Hüftbein des Mainzer Exemplars.

Wenn man nun die verschiedenen Hüftbeine miteinander vergleicht, so zeigt es sich, daß sie in vielen Punkten voneinander abweichen. Auf diese große Verschiedenheit der Halitherienbecken haben schon LEPSIUS und andere hingewiesen, sie ist ja auch verständlich bei einem in Rückbildung begriffenen Knochen. Die vorliegenden Stücke zeigen aber, daß diese Verschiedenheit noch viel weiter geht, als bisher angenommen wurde. Von besonderem Interesse ist es, daß man bei allen einzelnen Unterschiedsmerkmalen zeigen kann, wie sie bald mehr nach den phylogenetisch älteren, bald nach den jüngeren Formen hinweisen.

Bevor ich auf diese Dinge näher eingehe, will ich kurz noch einige Bemerkungen über die Orientierung der einzelnen Beckenelemente machen, da über diese Frage im Laufe der Zeiten verschiedene Ansichten geäußert worden sind. KAUF sagt über das Becken von *Halitherium* folgendes: „An dem Flonheimer Stück ist der Hüftenteil bedeutend länger; nach vorn hin mehr konkav und nach außen gekrümmt, während das Uffhofener kürzer und schief, von oben nach unten und außen abfallend ist. Der Processus für die Schambeine ist ebenfalls weniger entwickelt. Der hintere, stiel-förmige Fortsatz ist bei dem Flonheimer mehr komprimiert und mit zugeschärfter Kante versehen, bei dem Uffhofener ist dieser Teil

länger, mehr abgerundet und kolbig gestaltet.“<sup>1)</sup> Er hält also den stiel förmigen Teil, der bei dem Uffhofener Stück kolbig verdickt ist für das Ischium, den konkav nach außen gekrümmten, der bei dem Flonheimer länger ist als bei dem Uffhofener, für das Ilium und den seitlichen Fortsatz für das Pubis. Daß die KAUP'schen Angaben in dieser Weise zu verstehen sind, zeigt seine Abbildung vom ganzen Skelet.<sup>2)</sup> ABEL faßt die KAUP'schen Angaben anders auf<sup>3)</sup>, was wohl darauf zurückzuführen ist, daß er den Ausdruck „bedeutend länger“ als im Vergleiche mit einem anderen Beckenelement gebraucht annimmt, während KAUP ihn nur im Vergleiche mit demselben Beckenelemente bei dem Uffhofener Stück gebraucht.

PETERS<sup>4)</sup> deutet das Becken der Hainburger Sirene genau so wie KAUP.

LEPSIUS<sup>5)</sup> beschreibt den längeren, meist kolbig verdickten Teil als das Os pubo-ischiadicum, den kürzeren, glatt ausgebreiteten, zwei zipfligen Teil als das Ilium. Hierbei wiederum nennt er das nach oben verlaufende längere Stück Pars anterior, den nach unten abzweigenden Fortsatz Processus inferior.

Im Gegensatze zu diesen Deutungen betrachtet ABEL<sup>6)</sup> den länglich cylindrischen, am Ende kolbig verdickten Beckenabschnitt als Ilium, den breiten flachen Teil als Ischium und den seitlichen Fortsatz als Pubis.

Abgesehen von den von ihm angeführten allgemeinen Gesichtspunkten, die übrigens schon allein vollständig hinreichen, stützt er seine Ansicht auf die Befunde am Acetabulum von *Metaxytherium krahuletsi*. Er sagt hier<sup>7)</sup>: „An dem vorliegenden Reste ist die halbmondförmige Incisur sehr deutlich zu beobachten und über ihre morphologische Bedeutung kann kein Zweifel aufkommen. Die Lage der Incisur entspricht vollkommen jener bei anderen Säugetieren und würde etwaige Zweifel an der richtigen Orientierung des Beckens vollkommen beseitigen, da sie gegen hinten und unten, also in der Richtung des als Pubis gedeuteten Fortsatzes geöffnet ist.“ Was hier für *Metaxytherium* gesagt wird, stimmt in allem auch

1) KAUP, l. c., p. 21.

2) KAUP, l. c., tab. 7.

3) ABEL, Die Sirenen etc., p. 94.

4) PETERS, Das Halitheriumskelet von HAINBURG, p. 313.

5) LEPSIUS, l. c., p. 155.

6) ABEL, Die Sirenen etc., p. 96 u. 97.

7) desgl., p. 99.

für *Halitherium schinzi*. Auch hier ist bei allen Hüftbeinen die Incisur mehr oder weniger deutlich zu sehen, überall liegt sie an der für sie charakteristischen Stelle und in allen Fällen öffnet sie sich nach dem seitlichen Fortsatz, dem Pubis, zu.

Wenn aber trotzdem noch ein Zweifel über diese Deutung bestände, so würde er endgültig widerlegt durch die Befunde an dem Becken V. Hier ist die Verbindung vom Pubis und Ramus ascendens ischii noch vorhanden und es wird ein, wenn auch nur kleines Foramen obturatorium gebildet. Diese Hüftbeine beweisen also ebenfalls, daß die ABEL'sche Deutung die einzig richtige ist.

Auch der Femur zu Becken Ir, dessen Gelenkfläche am Caput femoris genau in diejenige des Acetabulums paßt, bestätigt, wie ich unten noch zeigen werde, diese Annahme in jeder Weise.

Die Grenze zwischen den einzelnen Beckenelementen läßt sich nicht überall feststellen. Zwischen Ilium und Ischium ist sie angezeigt durch den Ringwulst am hinteren Ende des Iliums. Die Oberfläche zeigt hier eine streifige Struktur und zwar verlaufen die Streifen in der Längsrichtung des Iliums. Bei einigen Hüftbeinen (Ir, II, III) zieht auf diesem Ringwulst, senkrecht zu der Streifung eine Linie, welche genau die Stelle der Symphyse bezeichnet. Bei dem Becken Ir ist, wie ich oben gezeigt habe, diese Suturlinie genau zu verfolgen. Am Becken II ist sie nur auf der oberen Kante deutlich sichtbar, auf der medialen Fläche finden sich in ihrem Verlaufe einige kleine Hügelchen. Am Becken II tritt sie auf dem oberen Rande sehr stark hervor (Taf. 29 Fig. 6), dagegen fehlt jede Andeutung auf den beiden Seitenflächen, es kann aber sein, daß dies nur an dem Gypsabgusse nicht deutlich festzustellen ist. Beim Becken III tritt die Suturlinie auf dem dorsalen Rande besonders deutlich hervor. Hier ist auch ihr Zickzackverlauf am besten zu erkennen (Taf. 29 Fig. 7). An den Beckenhälften IVr und IVl sowie an denjenigen aus dem Meeressande ist von dieser Grenzlinie nichts zu sehen, an dem Becken V fehlen diese Teile.

Wenn man diese Suturlinie da, wo sie teilweise vorhanden ist, über das Acetabulum vervollständigt, so würde ein kleinerer, vorderer Teil desselben zum Ilium, ein größerer hinterer Teil zum Ischium fallen. Beim Becken II wäre der zum Ischium fallende Teil noch größer, da hier die Grenzlinie eine Biegung nach vorn macht und in ihrer Verlängerung ganz nahe hinter den vorderen Rand des Acetabulums zu liegen käme.



KAUP schreibt über diese Grenze<sup>1)</sup>:

„Die rechte Pfanne von Flonheim zeigt eine deutliche Symphyse, die durch den kleineren vorderen Teil der Pfanne geht und diese in zwei ungleiche Teile abgrenzt.“ Das Original zeigt an der Stelle, wo KAUP auf der Abbildung, die übrigens nach dem Spiegelbild gezeichnet ist, die Symphyse angibt, einen Bruch. Wie ich schon oben angeführt habe, sind verschiedene Beckenhälften an dieser Stelle durchgebrochen, was vielleicht auf die hier noch mangelhafte Verknöcherung zurückzuführen ist. Eine Bruchfläche selbst konnte ich nicht untersuchen, da alle Stücke wieder zusammengesetzt sind.

LEPSIUS vermutet die Symphyse auch an dieser Stelle, er beschreibt<sup>2)</sup> am hinteren Rande der Gelenkpfanne (nach unserer Orientierung des Beckens wäre es der vordere) rings um den Knochen herum eine Anzahl von Vertiefungen und kleinen Höckern, die er als die letzten Reste der Verknöcherung ansieht.

Auch ABEL erwähnt<sup>3)</sup> bei *Metaxytherium krahuletzi* ein ebensolches Band rings um den Knochen verlaufend, welches sich durch zahlreiche, gedrängt stehende Längsstrahlen und Runzeln auf der Oberfläche auszeichnet. Das Band zieht hier als Transversalwulst über das Acetabulum und teilt dasselbe in ein größeres, nach vorn liegendes und ein kleineres, nach hinten liegendes Stück. Bei *Halitherium* würde, wie oben gezeigt, die Trennungslinie weiter nach vorn liegen.

ABEL vermutet die Berührungsstelle von Ilium und Ischium in der Mitte des beschriebenen Bandes, die Verhältnisse bei den aus dem Rupelton vorliegenden Hüftbeinen von *Halitherium* haben seine Vermutungen bestätigt.

Weitere Grenzlinien zwischen den Beckenelementen lassen sich nicht finden, besonders über die Grenzen des Os acetabuli läßt sich an der glatten Wand des Acetabulums nichts feststellen.

Wie ich schon oben erwähnt habe, und wie sich ja auch aus der Beschreibung der einzelnen Hüftbeine ergibt, die ich übrigens mit aus diesem Grunde so eingehend durchgeführt habe, ist der Grad der Reduktion ein sehr verschiedener. Es mag sein, daß dies zum geringsten Teil mit darauf zurückzuführen ist, daß dieser Unter-

1) KAUP, l. c., p. 21.

2) LEPSIUS, l. c., p. 156.

3) ABEL, Die Sirenen etc., p. 100.



suchung sowohl Hüftbeine von jüngeren als auch älteren Tieren zugrunde liegen. Ich kann aber nicht annehmen, daß sich alle diese Unterschiede bei gleichaltrigen Tieren verwischen würden.

Die Reduktionsbreite ist bei den verschiedenen vorliegenden Stücken so groß, daß es kaum zugänglich ist, von einem für *Halitherium* typischen Reduktionsstadium zu sprechen. Es finden sich alle Übergänge von der phylogenetisch älteren bis zur nächsten jüngeren Form. Man darf wohl annehmen, daß sich bei den älteren und jüngeren Sirenen ähnliche Schwierigkeiten bezüglich der Charakterisierung des Typus herausstellen werden, wenn einmal mehrere Hüftbeine jeder Art vorliegen.

Wie groß die Reduktionsbreite bei den einzelnen Beckenelementen ist, soll im folgenden kurz zusammengestellt werden, bezüglich der Einzelheiten verweise ich auf die obigen Beschreibungen.

Die Crista lateralis ist bei den vorliegenden Hüftbeinen ziemlich nach dem unteren Rande verlegt und auf die vordere Hälfte des Iliums beschränkt. Sie ist noch sehr scharf bei Becken II. Die flachen Seitenflächen des Darmbeines konvergieren nach unten und außen und treffen unter einem spitzen Winkel in der Crista zusammen. Der Querschnitt des Knochens hat dadurch in seinem vorderen Teile annähernd die Form eines Dreiecks. Das Ilium steht also in dieser Beziehung dem von *Eosiren lybica* noch sehr nahe, denn ANDREWS sagt von diesem <sup>1)</sup>: „The ilium is roughly trihedral in section.“

Bei dem Becken IV ist die Crista wesentlich stärker abgerundet und die Seitenflächen des Iliums sind nach außen gewölbt. Noch weiter fortgeschritten ist die Abrundung bei den Hüftbeinen I, und bei V kann man kaum noch von einer Crista lateralis sprechen, da sie sich nicht wesentlich vom übrigen Knochen abhebt.

In bezug auf die Ansatzstelle des *Musculus rectus femoris* steht Hüftbein I in den älteren Formen am nächsten, denn hier ist vor dem vorderen Rande des Acetabulums noch eine kleine, längliche Grube vorhanden, ähnlich, wenn auch kleiner wie bei *Eotherium*. Bei Becken IV ist die Grube noch kleiner und davor erhebt sich ein kleiner Höcker, ähnlich wie bei *Metaxytherium petersi*. Bei Becken II findet sich vor dem vorderen Rande des Acetabulums ein kleiner Höcker, der als Ansatzstelle des Muskels zu deuten ist.

1) ANDREWS, A descriptive Catalogue of the tertiary vertebrata of the Fajum, Egypt, p. 215.

Das Tuberculum iliopectineum ist bei *Eotherium* noch sehr kräftig<sup>1)</sup> *Eosiren* zeigt keine Spur davon.<sup>2)</sup> Bei *Halitherium* findet es sich an Becken Vr und zwei Hüftbeinen aus dem Meeressand, aber nicht so stark ausgebildet, wie es die KAUP'sche Abbildung<sup>3)</sup> zeigt. An dem Original zu dieser Abbildung ist kaum etwas davon zu sehen. Bei allen übrigen Hüftbeinen fehlt es vollständig.

Von dem oben bei einzelnen Beckenhälften geschilderten Höcker auf der Medialfläche des Pubis will ich hier absehen, da ich ihn nicht sicher als Tuberculum iliopectineum deuten kann.

Nach ABEL<sup>4)</sup> findet sich am Becken von *Metaxytherium petersi* noch ein schwacher Überrest dieses Tuberkels. Ich möchte, nach der Abbildung zu urteilen, diese Erhebung eher dem Ringwulste an der Verwachsungsstelle von Ilium und Ischium zurechnen.

Bei *Metaxytherium krahulecki* fehlt der Tuberkel vollständig, ebenso bei *Halicore*.

Das Acetabulum läßt sich auch in allen Übergängen verfolgen. Bei *Eotherium* ist die Gelenkpfanne noch gut erhalten. Sie ist groß und tief, von hufeisenförmiger Gestalt; das Supercilium acetabuli ist stark erhöht und scharf, die Fossa acetabuli wohl ausgebildet.<sup>5)</sup> Bei *Eosiren* ist die Reduktion fortgeschritten, das Acetabulum ist kleiner, wenn auch noch vollständig ausgebildet.

Die vorliegenden Hüftbeine von *Halitherium* zeigen nun alle Übergänge bis zum *Metaxytherium*. Beim Hüftbein II ist die Gelenkpfanne noch recht groß, das Supercilium noch stark erhöht und der Rand sehr scharf, auch die Incisur ist deutlich sichtbar. Dieses Becken dürfte wohl dem von *Eosiren lybica* am nächsten stehen. Die Beckenhälften Ir und II würden, bei beendeter Verknöcherung, wohl ebenso oder noch mehr den älteren Formen gleichen, denn die Incisur ist hier weit deutlicher, auch die Fossa acetabuli ist besser erhalten. Das ganze Acetabulum hat eine nierenförmige Gestalt. Es wären dann in der Reihe der Übergänge eine Anzahl Hüftbeine aus dem Meeressande einzuschalten, bei welchen das Supercilium noch wohl erhalten, die Incisur aber weniger deutlich sichtbar ist. Dann käme Becken IV; hier ist das Supercilium schon in Auflösung begriffen und die Incisur ist mehr verflacht, wenn auch noch gut

1) ABEL, Die Sirenen etc., p. 188.

2) ANDREWS, l. c., p. 215.

3) KAUP, l. c., tab. 6 fig. 8.

4) ABEL, Die Sirenen etc., p. 136.

5) ABEL, Die Sirenen etc., p. 195.

erkennbar. Ferner zeigt nicht die ganze Oberfläche des Acetabulums eine glatte Wandung, sondern nur eine kleine ovale Grube, die am dorsalen Rande liegt und bestimmt war, das Caput femoris aufzunehmen. Genau so liegen die Verhältnisse bei *Metaxytherium krahulecki*, auch hier diente nicht mehr die ganze Fläche zur Aufnahme des Caput femoris. Es finden sich dann unter den Hüftbeinen aus dem Meeressand noch Stücke, bei welchen die Auflösung des Supercilium acetabuli, wie ich oben gezeigt habe, noch viel weiter fortgeschritten ist.

Vom Ischium sagt ABEL: „Bei *Eotherium* ist es kurz und breit, nur halb so lang als das Ilium, nimmt aber im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung an Schlankheit und Länge zu.<sup>1)</sup>

Auch hierfür bieten die vorliegenden Beckenhälften eine Übergangsreihe vom älteren zum jüngeren Typus (Textfig. A S. 484). An erster Stelle wären die Hüftbeine IVr und IVl zu nennen, da bei ihnen der Ramus ascendens ischii noch vorhanden und das Foramen obturatorium noch geschlossen ist, sie stehen also in dieser Beziehung *Eotherium* am nächsten, während sie, wie vorher gezeigt wurde, in anderen Verhältnissen mehr nach dem jüngeren Typus hinneigen. Auch das Ischium selbst ist bei ihnen sehr breit und relativ kurz, es ähnelt sehr dem von *Eotherium* in der ABEL'schen Zusammenstellung<sup>2)</sup> (Textfig. B S. 485). An zweite Stelle wäre Hüftbein II zu setzen. Bei ihm ist das Ischium etwas länger und schmaler, es hat etwa die Gestalt desjenigen von *Eosiren* in der eben angeführten Zusammenstellung. Dann wäre eine Anzahl von Beckenhälften aus dem Meeressande anzuführen<sup>3)</sup>, und zwar sind es besonders die Stücke, bei welchem die Spina ossis ischii so stark ausgebildet ist, die also in dieser Beziehung sogar weniger rückgebildet sind als die bisher angeführten.

Es kämen dann die Hüftbeine Ir und Il, bei welchen das Ischium schon wesentlich länger und schlanker ist. Auch eine Anzahl von Hüftbeinen aus dem Meeressand zeigen dieses Stadium. Schließlich wäre das auch schon oben erwähnte Becken Flonheim (1877) zu nennen, welches bei weitem die schlanksten Formen zeigt.

Es ist hier noch anzufügen, daß die Biegung des hinteren unteren Teiles des Ischium nach außen sich besonders stark bei den schlanksten Formen findet. Bei den breiten Formen ist sie in

1) ABEL, Die Sirenen etc., p. 197.

2) ABEL, Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen, p. 7.

3) LEPSIUS, l. c. tab. 7, fig. 81, 82.

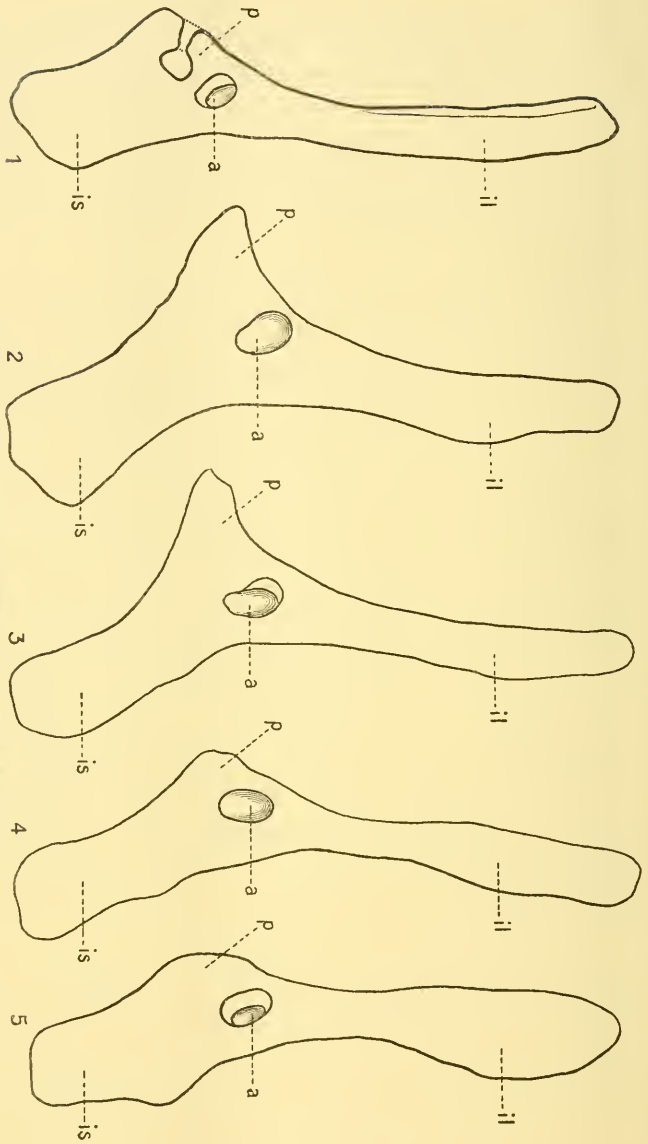


Fig. A. Hüftbeine von *Haltitherium Schinzi* Kaur.

1. Linkes Hüftbein aus dem Rippletton von Flörsheim. Orig. Brit. Museum London. 2. Linkes Hüftbein aus dem Rippletton von Flörsheim. Orig. Brit. Museum London. 3. Rechtes Hüftbein aus dem Meeressand von Flörsheim. Orig. Naturhist. Museum Mainz. (Spiegelbildlich gezeichnet.) 4. Rechtes Hüftbein aus dem Meeressand von Flörsheim bei Alzey. Orig. Landesmuseum Darmstadt. (Spiegelbildlich gezeichnet.) 5. Linkes Hüftbein aus dem Meeressand von Flörsheim bei Alzey. Orig. Landesmuseum Darmstadt.  
 (il Ilium, p Pubis, a Acetabulum, is Ischium.)  
 Die Umrisse sind mit Hilfe des Zeichenapparats auf eine Größe gebracht.

den meisten Fällen überhaupt nicht vorhanden. Auch die Sfürmige Biegung des ganzen Hüftbeines tritt nur bei den Stücken mit schlankem Ischium auf. Bei den anderen ist das Hüftbein entweder

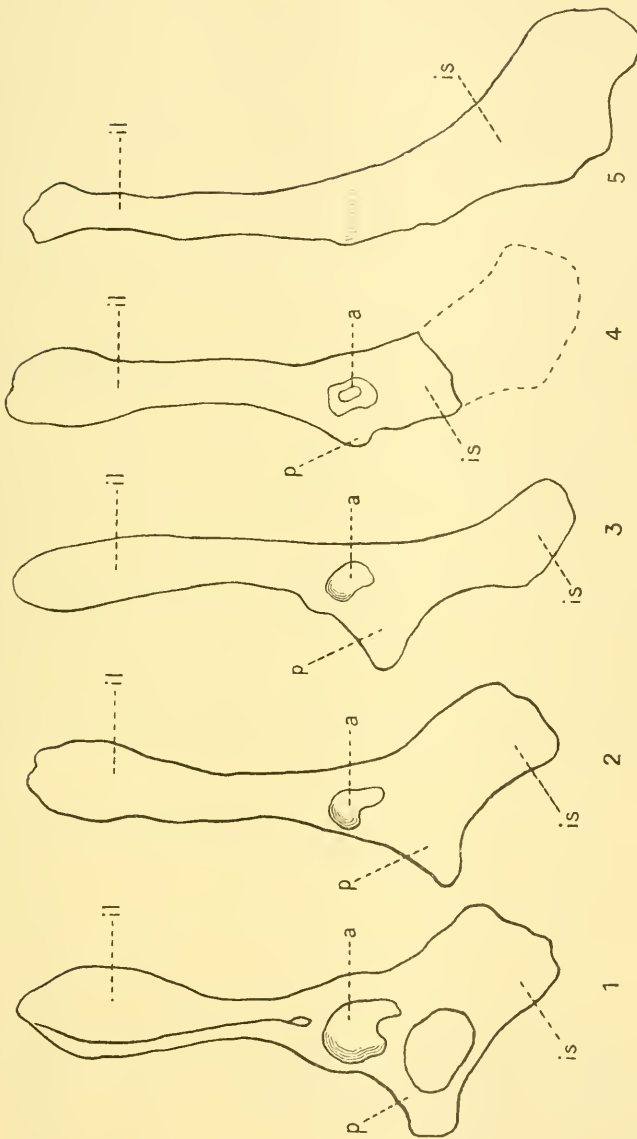


Fig. B.

Die Reduktion der Hüftbeine bei den Sirenen (aus ABEL, Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen.  
 1. *Eootherium aegyptiacum* OWEN (Mitteloozän), 2. *Eosiren tybica* ANDREWS (Oberozän), 3. *Halitherium Schinzi* KAUP  
 (Mitteloozän), 4. *Metaxytherium petersi* ABEL (Mitteloozän), 5. *Halicore dugong* LAC. (Gegenwart).  
 (il Ilium, p Pubis, a Acetabulum, is Ischium.)

gerade, wie z. B. bei Becken II, oder aber der ganze Knochen ist stark halbkreisförmig gebogen und zwar zeigt die konkave Fläche nach der Mediane zu. Auch hierfür sind also alle Übergänge vor-



handen und ich nehme an, daß, nach der jeweiligen Ausbildung des Ischiums zu schließen, die einfache gleichsinnige Biegung das ältere Stadium, die Sförmige dagegen das jüngere ist.

Eine große Reduktionsbreite findet sich auch beim Pubis (Textfig. A S. 484). Die älteste Form vertritt auch hier Becken IV, weil dort der Ramus descendens noch ausgebildet ist. Dann käme Becken II, denn hier ist das größte Pubis vorhanden. Es finden sich weiterhin, und zwar von beiden Fundplätzen, alle Übergänge zu denjenigen Hüftbeinen aus dem Meeressand, bei welchen, wie ich oben geschildert habe, das Pubis bis auf einen kurzen, stumpfen Fortsatz mit rauher Oberfläche rückgebildet ist. Wir nähern uns mit diesen Formen den Verhältnissen bei *Metaxytherium petersi*, wenn sie auch nicht ganz erreicht werden, da die Basis des Pubis bei *Halitherium* doch stets viel größer ist als dort.

Es lassen sich also für die Elemente des Beckens von *Halitherium Schinzi* Reihen aufstellen, welche mit allen Übergangsformen von der phylogenetisch älteren Formen zu den nächst jüngeren führen. Bemerkenswert ist es aber, daß der Grad der Reduktion nicht für alle Elemente eines Hüftbeines derselbe ist. Bei dem einen Becken ist die Reduktion an diesem Teile stärker, an jenem schwächer, bei dem anderen ist es gerade umgekehrt, hier setzt sie an jenem Teile stärker ein und an diesem weniger stark. Der Reduktionsgrad ist also an einem und demselben Becken für die einzelnen Beckenelemente oft sehr verschieden. Diese Verschiedenheit wechselt ihrerseits wieder bei den einzelnen Hüftbeinen.

#### Zusammenstellung einiger

	Ir (Mainz)
	mm
Länge total	232
Ilium, Länge bis zum Vorderrand des Aceatabulums	129,4
Ilium, Durchmesser an der Stelle stärkster Verjüngung	30,5 × 21
Ischium, Länge bis zum Hinterrand des Acetbulums	88,7
Ischium, Breite in der Mitte	30,4
Ischium, Breite am distalen Ende	36,8
Ischium, Dicke in der Mittelachse	10
Pubis, Länge vom unteren Rande des Acetabulums	47 + ×
Acetabulum, Längendurchmesser	18,4
Acetabulum, dorsiventraler Durchmesser	10,1
Acetabulum, Tiefe	5

### Der Femur.

Von den Oberschenkeln des Mainzer *Halitheriums* aus dem Rupelton ist der rechte am vollständigsten erhalten. Der proximale Abschnitt sowohl wie der distale waren mit dem Schafte noch nicht fest verbunden, es liegt also, wie ich schon oben angeführt habe, ein junges Tier vor. Der Femur ist ein stabförmiger Knochen von 127 mm Länge. In seinem oberen Teile ist er etwas nach innen, in seinem unteren etwas nach außen gedreht.

Der am proximalen Ende mit der Diaphyse noch nicht verknöcherte Teil setzt sich aus dem Caput femoris und dem Trochanter major zusammen. Die Gelenkfläche des Caput femoris paßt genau in die Fläche des Acetabulums von Becken Ir, nur der untere innere Teil liegt ihr nicht an, da ja im Acetabulum, wie oben gezeigt, der untere Teil noch nicht vollständig ausgebildet ist. Wenn man das Acetabulum in der oben geschilderten Weise ergänzt, dann wird die ganze so entstehende Grube von der Gelenkfläche des Caput femoris ausgefüllt. Diese Gelenkfläche ist im ganzen etwas nach außen gewölbt und fast vollständig glatt.

Rings um diese Fläche herum findet sich eine starke Einschnürung, das Collum femoris. An den Seiten ist dieselbe so stark, daß der scharfe Rand des Caput über den durch die Einschnürung entstehenden Graben übersteht. Am obersten Teile ist diese Einschnürung nicht vorhanden, hier verläuft die Gelenkfläche über den proximalen Kamm hinaus und zwar schief nach hinten und außen. Nur eine schwache

### Maße bei den Hüftbeinen.

II (Mainz)	II (London)	IVr (Bonn)	IVl (Bonn)	Darmstadt (Flonheim 1877)	Darmstadt (Flonheim)
mm	mm	mm	mm	mm	mm
225	224	235	233	254	241
122,5	112	141,9	137,3	142	131,9
28,1 × 20,6	28,7 × 25	20,6 × 15,5	21,9 × 15,6	12 × 12,2	30,9 × 23,7
85,2	86	80	79,8	91,2	89
27,3	32,8	40,4	36,1	27,8	36,8
39	44,1	43,9	34,2	39,3	36,7
11,5	10	8,4	8,4	9,2	8,9
—	45	—	—	21,4	13,9
17,3	20	19,8	18,7	21,2	16
10,2	13,4	14,9	14	15,3	10,4
5,1	6	4,1	4,9	5,1	4,5

Leiste in der Verlängerung des scharfen seitlichen Randes zeigt die Grenze an, bis zu welcher diese Gelenkfläche in die Fläche des Acetabulums paßt. Die Einschnürung selbst ist jedoch der Grenze dieser, über den proximalen Kamm verlängerten Fläche entlang zu verfolgen. Die Oberfläche des Collum ist rauh. In der Verlängerung des proximalen Kammes befindet sich am hinteren unteren Ende des Halses ein Höcker, der Trochanter major. Er ist nicht sehr stark ausgebildet, seine Oberfläche ist ebenfalls rauh. Der hintere untere Rand des Trochanter major fällt zusammen mit der distalen Kante des proximalen Knochenabschnittes. Die Achse des Gelenkkopfes geht, wenn man den Oberschenkel in seine natürliche Lage bringt, von hinten, unten und außen nach vorn, oben und innen. Der Schaft des Femur bildet mit der Achse des Caput einen stumpfen Winkel.

Der Querschnitt der Diaphyse ist unterhalb des Trochanter major beinahe rund. Sie verflacht sich nach unten zu aber bald in der Richtung von vorne nach hinten, so daß sie in der Mitte in dieser Richtung ziemlich zusammengedrückt ist, wodurch verhältnismäßig scharfe Seitenkanten entstehen. Nach dem distalen Ende zu wird ihr Querschnitt wieder etwas mehr rund. Der ganze Schaft ist etwas gebogen und zwar so; daß die mediale Seite die konkave ist. Seine Oberfläche ist glatt, mit Ausnahme von zwei Stellen. Auf der vorderen Fläche findet sich nämlich etwas unter der Gelenkfläche des Caput femoris eine rauhe Stelle mit schwachen Vertiefungen und auch einer kleinen Erhebung. Diese Rauigkeit liegt an der Stelle, wo sich an anderen Oberschenkeln der Trochanter minor findet und ich stehe nicht an, die kleine Erhebung dafür zu halten.

Auf der hinteren Fläche des Schaftes erhebt sich in der Verlängerung des Trochanter major ein sehr starker Höcker mit teilweise rauher Oberfläche. Es ist dies der Trochanter tertius, die Ansatzstelle des Musculus glutaeus. Vom Trochanter major verläuft bis zum Trochanter tertius und in diesen übergehend eine stark abgerundete Kante, die Crista glutaea. Der Trochanter tertius ist ein länglicher Wulst, dessen höchste Höhe 4,2 mm beträgt. Seine Dicke mißt an der Basis 5,3 mm, nach der Spitze zu verjüngt er sich etwas, doch bleibt sein oberer Rand ziemlich abgerundet.

Die Epiphyse am distalen Ende zeigt alle Eigentümlichkeiten des entsprechenden Stückes am Säugetieroberschenkel. Sie hat von vorn und oben gesehen die Gestalt einer unregelmäßigen Halbkugel, deren höchste Stelle etwas nach außen verschoben ist, entsprechend

der Drehung des Femur, von der ich oben gesprochen habe. An dieser Halbkugel, deren Grundfläche von vorn oben schief nach hinten unten verläuft, ist unten ein Stück abgeschnitten, wodurch eine Fläche entsteht, welche von vorn unten nach hinten oben zieht, also mit obiger Grundfläche konvergiert. Da wo beide Flächen zusammentreffen, fehlen einige Knochensplitter.

Diese untere Fläche zeigt auf beiden Seiten Vertiefungen mit spongiöser Oberfläche, welche letztere beweist, daß hier Knorpel gesessen hat. Mitten zwischen diesen Vertiefungen, deren mediale Ränder etwas erhöht sind, verläuft von vorn nach hinten eine Rinne. Wenn man die fehlenden Knorpelmassen ersetzt, wobei ein Irrtum ausgeschlossen ist, entstehen zu beiden Seiten dieser Rinne kleine Höcker. Es scheint, nach der Höhe der Grubenränder zu schließen, daß der mediale Höcker höher gewesen ist als der laterale, da sich sein hinterer Rand stärker erhebt. Derselbe biegt plötzlich scharf nach innen und vorn um und bildet so den medialen Rand der eben erwähnten Rinne.

Die beiderseitigen Höcker sind der *Condylus medialis* und *lateralis*, die Rinne der *Fossa intercondyloidea*. Daß diese vorgeschlagene Ergänzung und Deutung richtig ist, zeigt der linke Femur, bei dem diese Teile, wie ich unten zeigen werde, vollständiger erhalten sind. Auf der Außenfläche des *Condylus lateralis* erhebt sich ein kleiner, von vorn nach hinten verlaufender Wulst, der *Epi-condylus lateralis*.

Die Knochenmasse der Epiphyse, die an einer Bruchstelle sichtbar ist, ist nicht so gleichmäßig fest, wie die in der Mitte des Schaftes, sondern sie weist zahlreiche kleine Hohlräume auf. Diese mangelhafte Verknöcherung des distalen Abschnittes ist wohl als Zeichen der beginnenden Auflösung anzusehen, da ja die Reduktion vom distalen Ende zum proximalen fortschreitet.

Der linke Oberschenkel ist weniger vollständig, da der proximale Knochenabschnitt, *Caput femoris* und *Trochanter major*, fehlt. Er war zweifellos auch da, ist aber bei der Hebung des Skeletes verloren gegangen. Wie ich schon oben erwähnt habe, lagen diese Teile nicht mehr unberührt zusammen und ihr Erhalt ist nur einem günstigen Zufalle zu verdanken.

Der vorhandene Schaft zeigt beinahe dieselben Verhältnisse wie der des rechten Femur. Er ist etwas kürzer, die Reste des *Trochanter minor* sind noch geringer und auch der *Trochanter*



tertius ist etwas schwächer ausgebildet. Die Biegung und Drehung ist genau dieselbe wie oben geschildert.

Viel vollständiger ist aber die Ausbildung der Epiphyse. Ihre Gestalt ist der einer Halbkugel nicht so ähnlich, da die laterale Fläche nicht so stark gewölbt ist.

Entsprechend der Drehung des distalen Femur-Abschnittes nach außen, rückt die mediale Kante des Schaftes etwas auf seine Vorderseite. Da der Schaft sich distalwärts verdickt, rundet sich diese Kante ziemlich ab. In ihrer Verlängerung liegt die höchste Erhebung der Epiphyse.

Von unten betrachtet wird die Epiphyse in der Richtung von hinten nach vorn durch eine 8,9 mm lange, 4,5 mm breite und 2—3 mm tiefe Rinne, die Fossa intercondyloidea, durchschnitten. Diese Rinne entspringt etwas unterhalb des hinteren oberen Randes der Epiphyse und verläuft nach vorn zu. An ihrem vorderen Ende liegt eine tiefere kleine Grube mit spongiöser Oberfläche, ein Beweis, daß auch hier die Verknöcherung noch nicht beendet war. Zu beiden Seiten der Rinne erheben sich die Condylen, die besonders in ihrem hinteren Teile stark ausgebildet sind. Der Condylus medialis ist wesentlich stärker als der Condylus lateralis. Auf der medialen Fläche der Epiphyse verläuft auch hier von vorn nach hinten ein schwacher Wulst, der Epicondylus medialis. Auf der lateralen Fläche findet sich eine unbedeutende Erhebung, der Epicondylus lateralis.

Auch bei diesem Oberschenkel ist die Knochenmasse der Epiphyse bei weitem nicht so fest wie die des Schaftes.

Von dem Londoner *Halitherium* liegt mir ein Abguß des rechten Oberschenkels vor. Erhalten ist nur der Schaft, Caput + Trochanter major sowie die Epiphyse fehlen. Beide Stücke waren ebenfalls mit der Diaphyse noch nicht verwachsen und sind wahrscheinlich beim Bergen des Skeletes verloren gegangen. Daß sie sicher da waren, zeigen die rauhen Flächen am distalen und proximalen Ende des Schaftes. Der Oberschenkel war wesentlich kleiner als bei dem Mainzer Stück, ebenso etwas dünner. Er ist kaum abgeplattet, sein Querschnitt ist fast überall rund. Der Trochanter minor ist etwas stärker ausgebildet, der Trochanter tertius dagegennur durch eine schwache Erhebung gekennzeichnet. Die bei den oben beschriebenen Oberschenkeln geschilderte Drehung ist auch hier vorhanden, ebenso die Biegung nach innen zu.



Zu dem Hüftbein IV wurde nur ein angebliches Femurfragment geschickt. Es ist ein Knochenstäbchen von 32,4 mm Länge. Am einen Ende ist es 13,2 mm breit, am anderen 10,8 mm. Seine Dicke beträgt in der Mediane 6,9 mm und nimmt nach beiden Seiten zu gleichmäßig ab. Die eine Fläche ist gewölbt, die andere flach, so daß der Querschnitt die Gestalt eines Halbkreises hat. Am schmalen Ende ist eine Bruchfläche, am breiteren finden sich dagegen Rauigkeiten, als ob hier eine Epiphyse gesessen hätte.

Wenn auch dieses Bruchstück in der Nähe des Hüftbeines aus dem Ton herauspräpariert wurde, so kann ich es doch nicht als Femur ansehen. Ich halte es vielmehr für das Bruchstück einer Phalange. Beim Heben des Fundes kann es sich leicht an dieser Stelle in den Ton gedrückt haben, während es vorher vielleicht an anderer Stelle lag.

Von den Oberschenkeln aus dem Meeressand stehen mir drei zur Verfügung. Zwei aus dem Landesmuseum zu Darmstadt, die Originale zu LEPSIUS tab. 7 fig. 83 u. 79, sowie einer aus dem Mainzer Museum. Auf letzteren will ich nicht näher eingehen, da er zu stark verletzt ist. Bezüglich der beiden anderen verweise ich auf die Angaben und Abbildungen bei LEPSIUS. Ich habe nur hinzuzufügen, daß ich mit ABEL übereinstimme, wenn er den von LEPSIUS beschriebenen Trochanter minor als Trochanter tertius deutet.<sup>1)</sup> Der Trochanter minor ist nur bei dem Oberschenkel Fig. 83 schwach angedeutet. längs seinem hinteren Rande verläuft eine seichte Grube.

Die aus dem Rupelton stammenden Femora zeigen also, daß die Reduktion dieses Knochens lange nicht soweit vorgeschritten war, wie man bisher angenommen hat. Fast alle Einzelheiten des Oberschenkels der Säugetiere finden sich bei dem von *Halitherium*, wenn auch in viel kleinerer und sehr mangelhafter Ausbildung.

Wenn man die neuen Funde mit den bisher bekannten Stücken aus dem Meeressand vergleicht, so zeigt sich schon am proximalen Ende, daß die Rupeltonstücke noch viel vollständiger ausgebildet sind. Die Gelenkfläche am Caput femoris ist wesentlich größer und ihre Begrenzung viel schärfer. Der Hals ist viel stärker eingeschnürt, wenn er auch etwas kürzer ist als bei manchen der bekannten Stücke. Der Trochanter tertius zeigt eine wesentlich bessere und stärkere Ausbildung.

1) ABEL, Die Sirenen etc., p. 203.

## Femur.

Übersicht über die Größenverhältnisse der vorliegenden Stücke.

	Mainz rechts mm	Mainz links mm	London rechts mm	Darmst. rechts LEPSIUS, fig. 76 mm	Darmst. links LEPSIUS, fig. 83 mm
Länge total	127	x + 118	x + 90,8 + x	92	93,2 + x <sup>1)</sup>
Länge der Diaphyse	111,2	106	90,8	—	—
Länge der proximalen Epiphyse	8,4	—	—	—	—
Länge der distalen Epiphyse	10,9	10,2	—	—	—
Länge der Gelenkfläche am Caput	13	—	—	11	13,2
Breite der Gelenkfläche am Caput	15,8	—	—	11,2	9,8
Länge des Trochanter tertius	14,5	13,8	5,2	—	12
Dicke des Trochanter tertius	5,3	4	1	—	8
Höhe des Trochanter tertius	4,2	3,9	1	—	3,2
Durchmesser der Diaphyse in der Mitte					
in der Richtung von vorn nach hinten	6,9	7,2	8,9	7,1	11,8
in seitlicher Richtung	12,4	12,8	9,5	8,1	13,5
Durchmesser der Diaphyse am distalen Ende					
in der Richtung von vorn nach hinten	14,2	14,4	9,6	zuge- spitzt	zuge- spitzt
in seitlicher Richtung	11,8	11,6	8,8	—	—
Länge der Fossa intercondyloidea	—	8,9	—	—	—
Breite der Fossa intercondyloidea	—	4,5	—	—	—
Tiefe der Fossa intercondyloidea	—	2—3	—	—	—

Je mehr man distalwärts fortschreitet, um so vollständiger wird der Oberschenkel im Verhältnis zu den bisher beschriebenen Exemplaren. Alle Femora aus dem Meeressand waren an ihrem distalen Ende zugespitzt. Bei den vorliegenden Stücken verläuft der Schaft durchaus normal, verdickt sich nach seinem distalen Ende zu und besitzt hier eine wohlausgebildete Epiphyse. Dieselbe zeigt alle ihr zukommenden Merkmale. Es finden sich die beiden Condylen, sowie die deutliche Fossa intercondyloidea, ja sogar die Epicondylen sind vorhanden.

Alle diese Verhältnisse lassen meiner Ansicht nach mit Bestimmtheit den Schluß zu, daß auch noch eine rudimentäre knöcherne Tibia vorhanden war. Wenn sie bisher noch nicht gefunden wurde, so ist dies wohl darauf zurückzuführen, daß dieselbe entweder wegen

1) Am distalen Ende fehlt ein kleines Stück der Spitze.

ihrer Unscheinbarkeit verloren ging, oder, daß ihre Verknöcherung so mangelhaft war, daß sie sich nicht erhalten hat.

Wie ja die vorliegenden Stücke zur Genüge dartun, zeigen die der Reduktionsbasis zunächst liegenden Teile, also die distalen, vor ihrem gänzlichen Verschwinden zunächst eine mangelhafte Verknöcherung. Während in der Mitte des Schaftes der Knochen auf der Bruchfläche noch eine vollständig kompakte, einheitliche Masse darstellt, ist die Knochensubstanz am distalen Ende nicht mehr so fester Natur, sondern zeigt im Innern einen schwammigen Aufbau. Etwas mehr mag dies noch bei der Tibia der Fall gewesen sein, und es ist deshalb leicht möglich, daß diese schon in sich morsche Knochenmasse im Laufe der Zeit zerstört wurde. Wenn sich die Tibia aber bis auf unsere Zeit erhalten hat, dann muß man sie sich als dünnen, distal zugespitzten Knochenstab vorstellen.

Eine ganz ähnliche Erscheinung findet sich ja bei den Walen. Wie ABEL für die Becken gezeigt hat<sup>1)</sup>, haben wir bei den Halicoriden und Walen vollständig parallel verlaufende Reduktionsvorgänge derselben Organe. Was dort in präziser Weise für die Hüftbeine nachgewiesen wurde, mag wohl auch, worauf übrigens ABEL selbst schon hinweist, für die ganze hintere Extremität gelten. Bei dem Grönlandwal ist ein Femur mit distaler Epiphyse abgebildet<sup>2)</sup> und es findet sich, wie ABEL angibt<sup>3)</sup>, sehr selten noch eine knöcherne distal zugespitzte Tibia. Diese Verhältnisse bei *Balaena* lassen den Schluß zu, daß bei dem weit weniger reduzierten Oberschenkel von *Halitherium* ebenfalls noch eine knöcherne Tibia vorhanden war.

Es käme nun die Frage, weshalb alle aus dem Meeressand stammenden Femora distal zugespitzt sind. Ich sehe den Grund in der Zerstörung durch den scharfen Sand. Auch das proximale Ende der dorther stammenden Oberschenkel zeigt in allen Fällen deutlich die abreibende Wirkung des Sandes, und nur darauf führe ich die größere Vollständigkeit des aus dem Rupelton stammenden Stücke zurück. Um wieviel mehr kann das Zerstörungswerk des Sandes am distalen Ende fortgeschritten sein, da hier, wie ich gezeigt habe, die Knochenmasse durch ihren mangelhaften Aufbau viel weniger Widerstand entgegensetzen kann.

1) ABEL, Die Morphologie etc., p. 46.

2) Dsogl., p. 19.

3) Dsogl., p. 45.

Ich glaube, daß bei den aus dem Meeressand stammenden Oberschenkeln überall nur der festere Kern des Schaftes erhalten ist, während alle weniger festen Teile zerstört wurden. Dieser feste Kern ist natürlich distalwärts, der entgegenkommenden Reduktion entsprechend, immer dünner geworden und deshalb finden wir dort ein spitzes Ende.

Wenn man auch an den vorliegenden Oberschenkeln scheinbar die unzerstörte Oberfläche sieht, so halte ich dies doch für eine Täuschung. Bei einer so kompakten, einheitlichen Masse, wie sie uns in den Halitherienknochen aus dem Meeressand entgegentritt, wird auch der abgeriebene Knochen eine glatte Oberfläche aufweisen. Man findet öfters Rippen von *Halitherium*, die ihrer ganzen Form nach unzweifelhaft am Ende, oft am proximalen, abgerollt sind und die trotzdem hier eine scheinbar unverletzte Knochenfläche haben. Die Bruchfläche der Halitherienknochen zeigt stets eine glasharte, einheitliche Substanz mit oft muschelartigem Bruch. Wenn von dieser Masse ein Teil gleichmäßig abgerieben wurde, so ist dies meiner Ansicht nach an der Oberfläche nicht festzustellen, weil dieselbe an der abgeriebenen Stelle genau die Farbe und Beschaffenheit der benachbarten ungestörten Oberfläche annimmt. Die verschiedene Dicke der Femora aus dem Meeressand führe ich zum Teil auf verschieden starke Zerstörung durch den Sand zurück. Zum anderen Teil ist diese verschiedene Dicke zweifellos auch auf das Konto verschieden dick ausgebildeter Femora zu setzen. Wie die Rupeltonstücke zeigen, sind auch hier ziemlich große Unterschiede vorhanden, obgleich die Hüftbeine etwa dieselbe Größe aufweisen. Das darf aber nicht wundernehmen bei einem in Rückbildung begriffenen Organe.

Wenn also auch die hintere Extremität vollständig erhalten war, als man bisher annehmen konnte, so halte ich es doch für ausgeschlossen, daß sie noch funktionsfähig war. Der beste Beweis dafür ist die Tatsache, daß bei dem Hüftbein Ir die Gelenkfläche des Femur nur in einer Stellung vollständig der des Acetabulums anliegt. Daraus läßt sich der Schluß ziehen, daß die Lage des Femurs zum Hüftbein ein für allemal genau fixiert war.

Durch diese Verhältnisse ist auch die Frage nach der Richtung des Femurs endgültig gelöst. Wenn man das Caput femoris in der soeben als einzig möglich angegebenen Weise in die Gelenkfläche des Acetabulums hält, dann zeigt der Oberschenkel schief nach

vorn und unten, etwa so, wie ABEL es für *Metaxytherium* abbildet.<sup>1)</sup>

Diese Stellung des Femurs ist übrigens auch noch ein Beweis für die Richtigkeit der Orientierung der Beckenelemente.

---

1) ABEL, Die Sirenen etc., p. 209.



### Literaturverzeichnis.

---

1904. ABEL, O., Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs, in: Abh. d. k. k. geol. Reichsanstalt Wien, Vol. 19, Heft 2.
1907. —, Die Morphologie der Hüftbeinrudimente der Cetaceen, in: Denkschr. math.-naturw. Klasse k. Akad. Wissensch., Wien, Vol. 81.
1907. —, Die Entwicklungsgeschichte der marinen Säugetiere, in: Meereskunde, Berlin, Jg. 1.
1906. ANDREWS, C. W., A descriptive Catalogue of the tertiary Vertebrata of the Fajum, Egypt., London.
1900. GIEBEL, C. G., Die Säugetiere, in: BRONN, Klassen u. Ordn. d. Tierreichs.
1855. KAUP, J. J., Beiträge zur näheren Kenntnis urweltlicher Säugetiere, Darmstadt.
1881. LEPSIUS, G. R., Halitherium Schinzi die fossile Sirene des Mainzer Beckens, in: Abh. mittelh. geolog. Vereins, Vol. 1.
1867. PETERS, K. F., Das Halitheriumskelett von Hainburg, in: Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt Wien, Vol. 17.
1904. WEBER, M., Die Säugetiere, Jena.
1911. Geologischer Führer durch das Großherzogtum Hessen.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Stücke stammen vom Halitherium Schinzi KAUP aus dem Rupelton bei Flörsheim am Main.

Alle Figuren auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

<i>ac</i> Acetabulum	<i>im</i> Incisura ischiadica major
<i>c</i> Collum femoris	<i>isch</i> Ischium
<i>cf</i> Caput femoris	<i>mr</i> Ansatzstelle des Musculus rectus femoris
<i>cl</i> Condylus lateralis	<i>p</i> Pubis
<i>cm</i> Condylus medialis	<i>r</i> Ringwulst an der Grenze von Ilium und Ischium
<i>cr</i> Crista lateralis	<i>rai</i> Ramus ascendens ischii
<i>e</i> Epiphyse	<i>rdp</i> Ramus descendens pubis
<i>epm</i> Epicondylus medialis	<i>sa</i> Supercilium acetabuli
<i>fa</i> Fossa acetabuli	<i>sch</i> Schaft
<i>fi</i> Fossa intercondyloidea	<i>spi</i> Spina ossis ischii
<i>fo</i> Foramen obturatorium	<i>ter</i> Trochanter tertius
<i>g</i> Grenzlinie zwischen Ilium und Ischium	<i>tma</i> Trochanter major
<i>i</i> Incisura acetabuli	<i>tp</i> Tuberculum pubis
<i>il</i> Ilium	

### Tafel 29.

Fig. 1. Rechtes Becken. Orig. Naturhist. Museum Mainz.

Fig. 2. Linkes Becken von demselben Skelet. Orig. Naturhist. Museum Mainz.

Fig. 3. Linkes Becken. Orig. Britisches Museum London.

Fig. 4. Linkes Becken. Orig. Mineralienhaus Stürtz Bonn.

Fig. 5. Rechtes Becken von demselben Skelet. Orig. Mineralienhaus Stürtz Bonn.

Fig. 6. Mittlerer Teil des Beckens Fig. 3 von oben gesehen, um die Grenzlinie zwischen Ilium und Ischium zu zeigen.

Fig. 7. Mittlerer Teil eines linken Beckens von oben gesehen, um die Grenze zwischen Ilium und Ischium zu zeigen. Orig. Senckenberg Museum Frankfurt, Main.

Fig. 8. Rechter Femur, von hinten und innen gesehen. Orig. Naturhist. Museum Mainz.

Fig. 9. Derselbe Femur von vorn gesehen.

Fig. 10. Linker Femur desselben Skelets von hinten gesehen. Orig. Naturhist. Museum Mainz.

Fig. 11. Derselbe Femur von vorn gesehen.

Fig. 12. Rechter Femur von vorn gesehen. Orig. Britisches Museum London.

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Zur Embryonalentwicklung des *Dytiscus marginalis* L.

Von

**E. Korschelt** in Marburg.

**Mit 24 Abbildungen im Text.**

Unsere Kenntnis der Coleopterenentwicklung läßt sich nicht als besonders reich bezeichnen, wenn man die Larvenformen nicht in Betracht zieht. Nur verhältnismäßig wenige Arten sind auf ihre Embryonalentwicklung untersucht und dabei wurde die Auswahl hauptsächlich durch die Gunst des Objekts, d. h. durch dessen leichte Erreichbarkeit und Bearbeitungsmöglichkeit, also mehr durch den Zufall, als durch leitende entwicklungsgeschichtliche Gesichtspunkte bestimmt. So gehören fast alle untersuchten Käfer der großen Abteilung der Polyphagen an, während von den Adephten bisher noch keiner auf seine Entwicklung eingehender studiert wurde. Von den Polyphagen sind einige wiederholt herangezogen worden, so erwies sich *Hydrophilus* als ein besonders geeignetes Objekt und wurde infolge der ausgezeichneten Untersuchungen von KOWALEVSKY und HEIDER durch längere Zeit mit vorbildlich, nicht nur für die Entwicklung der Coleopteren, sondern der Insekten im allgemeinen; weitere Bearbeitung fand er außerdem durch GRABER und DEGENER. Ersterer zog bei seinen ausgedehnten Untersuchungen der Insektenentwicklung auch andere Käfer, so *Melolontha* und *Lina* heran. Die Chrysomeliden haben sich hinsichtlich des Studiums ihrer Entwicklung überhaupt der größten Aufmerksamkeit zu erfreuen gehabt, denn eine größere Anzahl von ihnen ist mehr oder weniger eingehend bearbeitet

worden (*Donacia* durch KÖLLIKER, MELNIKOW, HIRSCHLER, FRIEDERICHS, *Chrysomela* durch FRIEDERICHS, *Doryphora* durch WHEELER, *Lina* durch GRABER und LÉCAILLON, *Clytra*, *Agelastica*, *Gastrophysa* durch LÉCAILLON). Wie von den Lamellicorniern, so fand auch von den *Meloiden*, *Tenebrioniden* und *Curculioniden* nur je ein Vertreter Bearbeitung, *Meloë* durch NUSBAUM, CARRIÈRE und GRABER, *Tenebrio* durch CARRIÈRE, SELYS-LONGCHAMPS und SALING, *Calandra* durch TICHOMIROFF. Diese alle sind Polyphagen, von denen einige wie *Hydrophilus*, *Donacia* und *Doryphora* recht genau sowohl hinsichtlich der äußeren wie inneren Entwicklungsvorgänge untersucht wurden. Bei den Adephegen ist dies bisher überhaupt nicht der Fall gewesen, sondern bei ihnen gibt es nur kürzere, auf spezielle Punkte gerichtete Darstellungen eines Teils der Embryonalentwicklung, so die von PATTEN wegen der Augenentwicklung vorgenommene Untersuchung einiger Stadien der Ausbildung des Kopfes von *Aeilus* und diejenige DEGENER'S VON *Dytiscus*, welcher bei diesem Objekt die an *Hydrophilus* studierte Entwicklung der Mundwerkzeuge in wenigen Stadien zum Vergleich heranzieht. Deshalb ist es vielleicht nicht ohne Interesse, von einem Vertreter der Adephegen weiteres über den Verlauf der Entwicklung zu erfahren. Freilich bin ich zunächst nicht in der Lage, sie ausführlich darzustellen, aber die im Nachfolgenden zu beschreibenden Stadien geben immerhin einen Überblick über den Verlauf der Entwicklung. Dabei sollen mehr die äußeren Entwicklungsvorgänge behandelt werden, was mir insofern wünschenswert erschien, als bei der größeren Zahl der genannten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen das bei weitem größere Gewicht auf die Keimblätterbildung und die damit im Zusammenhang stehenden Fragen gelegt wurde. Über die fehlenden jüngeren Stadien gedenke ich später in anderem Zusammenhang Mitteilung zu machen.

Die bedauerliche Tatsache der Unvollständigkeit der vorläufig zu beschreibenden Stadien bedarf einer kurzen Erläuterung. Für eine zusammenhängende Bearbeitung des *Dytiscus marginalis*, von welcher bereits einige Abschnitte veröffentlicht wurden (Muskulatur von A. BAUER, Nervensystem von G. HOLSTE, Darmkanal von H. RUNGIUS, Respirationsorgane von W. ALT usw.), war auch die genauere Untersuchung der embryonalen und postembryonalen Entwicklung geplant. Während die letztere von H. BLUNCK genauer untersucht wurde und voraussichtlich bald zur Veröffentlichung gelangt, stellten sich der ersteren gewisse äußere, nicht im Objekt



liegende Schwierigkeiten entgegen, welche die Untersuchung leider nicht zur Ausführung kommen ließen. Dadurch wurde ich veranlaßt, das vorhandene, größtenteils von den Herren BLUNCK und GÜNTHER gesammelte Material einer Durchsicht zu unterziehen. Obwohl dieses bedauerlicherweise recht lückenhaft geblieben war und zumal der jüngeren Stadien fast ganz entbehrte, dürften die vorliegenden Mitteilungen nicht unerwünscht sein, da sie unsere Kenntnis der Coleopterenentwicklung nach verschiedener Richtung ergänzen. Die Auswahl des Dargebotenen richtete sich nach dem vorhandenen Material und beabsichtigt von dem Stadium, mit welchem die Beschreibung beginnt (Fig. A), die Entwicklung der äußeren Form bis zur Erlangung der Larvengestalt darzulegen, wozu die Untersuchung von Schnittserien nicht ganz zu entbehren war.

Wenn bei den nachfolgenden Darlegungen wiederholt und mehr als auf andere Coleopteren auf *Hydrophilus* zu verweisen ist, so erklärt sich dies nicht durch verwandtschaftliche Beziehungen, die im Gegenteil trotz der einigermaßen gleichartigen Lebensweise, recht entfernte sein dürften, sondern daraus, daß bei *Hydrophilus* von den obengenannten Autoren auch den Oberflächenbildern eine größere Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Im Vergleich mit *Hydrophilus* ist schon das Verhalten des Keimstreifens gegenüber dem ganzen Ei ein anderes, was besonders in älteren, aber auch schon in jüngeren Stadien hervortritt. Ohne auf die letzteren näher einzugehen, möchte ich nur erwähnen, daß der junge, bereits segmentierte, sowie der im Beginn der Extremitätenanlage stehende Keimstreifen einen verhältnismäßig geringen Teil der Eioberfläche einnimmt, indem er recht schmal ist und mit seinem Kopfende vom vorderen Eipol ziemlich weit entfernt liegt. In dieser Hinsicht ähnelt der junge *Dytiscus*-Keimstreifen dem von *Hydrophilus* noch ziemlich, wenn auch sein Umfang gegenüber dem ganzen Ei auch hier schon ein geringerer ist.

Während sich nun bei *Hydrophilus* in diesen Stadien der Keimstreifen schon sehr bald dem vorderen Eipol nähert und ihn noch vor dem Auftreten der Extremitätenanlagen erreicht (HEIDER, Fig. 6—8. Taf. 2), ist dies bei *Dytiscus* nicht der Fall, sondern wie das erste hier dargestellte, bereits bedeutend ältere Stadium zeigt, liegt zwischen dem Vorderende des Eies und Keimstreifens noch eine recht ansehnliche Strecke und der letztere bedeckt somit einen verhältnismäßig geringen Teil des Dotters (Fig. A). Es sei gleich hier

erwähnt, daß dieser Zustand oder doch zum wenigsten die mangelnde Ausbildung des Vorderendes, wie sie sich im Freiliegen des Dotters am vorderen Drittel des Embryos zu erkennen gibt, recht lange anhält und in weit späteren Stadien noch vorhanden ist (Fig. S u. T).

Bekanntermaßen ist das Verhalten des Keimstreifens gegenüber dem Dotter nicht nur bei verschiedenen Insekten, sondern auch in den einzelnen Altersstadien ein differentes und diese Verhältnisse sind auch innerhalb ein und derselben Insectenordnung keine übereinstimmenden, wie sich schon aus dem Vorhergehenden, mehr aber noch aus dem Verhalten anderer Coleopteren ergibt, bei denen die Differenzen noch weit beträchtlichere sein können, so daß man auch bei ihnen nach der Ausbreitung des jungen Keimstreifens über den Dotter sogenannte „kleinkeimige“ (*Hydrophilus*, *Melolontha*, *Melöe*) und „großkeimige“ Formen (*Doryphora*, *Chrysomela*, *Donacia*, *Tenebrio* u. a.) unterschied (HIRSCHLER 1909). Diese Unterschiede gleichen sich naturgemäß im Laufe der Entwicklung aus, können jedoch auch länger erhalten bleiben oder sich noch in späteren Stadien stark geltend machen, wie der vorhergezogene Vergleich zwischen *Hydrophilus* und *Dytiscus* erkennen läßt (Fig. A, S u. T S. 523). Ähnliches gilt für den Umschlag des Keimstreifens und seine teilweise Versenkung in den Dotter, welche Vorgänge hier jedoch nicht behandelt werden sollen, da das vorhandene Material keine genügenden Aufschlüsse darüber gibt, doch besteht die Absicht, diese und andere Lücken später noch zu ergänzen.

#### Äußere Form, Gliederung und Extremitäten.

Wenn die jüngeren Stadien zunächst außer Acht gelassen und die Betrachtung mit dem in Fig. A dargestellten Embryo begonnen wird, so zeigt er bereits alle Extremitäten in recht umfangreicher Anlage. Ganz vorn am Keimstreifen machen sich die zur Ausbildung des Gehirns und Kopfes in Beziehung stehende regelmäßig angeordnete Erhebungen und Faltenbildungen geltend, welche besonders von PATTEN und WHEELER bei anderen Käfern genauer beschrieben wurden (Fig. A u. B). Eine mediane, etwas mehr nach hinten, also gegen die Mundöffnung zu gelegene Platte ist die Anlage des Clypeus; sie geht zunächst in die der Oberlippe über, von der sie sich nur wenig unterscheidet und wird erst später durch eine Querrfurchen von ihr abgesetzt. Auf diese Bildungen, welche eine eingehendere Darstellung verlangen, soll hier nicht näher eingegangen werden.

Ventralwärts von den genannten Wulstungen, sich direkt an den Clypeus anschließend, bzw. noch mit ihm verbunden, liegt die „Oberlippe“ als ein recht umfangreiches, von hintenher median eingekerbtes und infolge des zuweilen recht tiefen Einschneidens dieser



Fig. A.

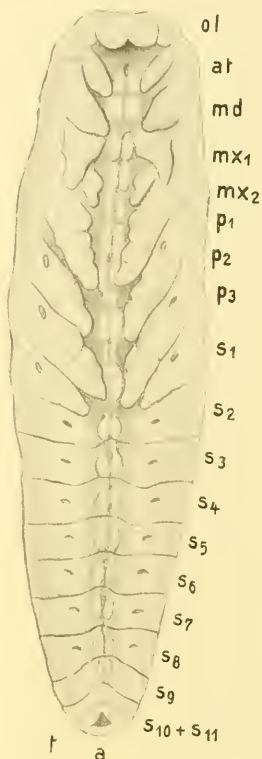


Fig. B.

Fig. A. Embryo mit sämtlichen Extremitätenanlagen, Ansicht des dem Dotter aufliegenden Keimstreifens von der Ventralseite. 17:1.

Fig. B. Vom Dotter abgelöster junger Keimstreifen mit allen Extremitäten, Ventralansicht, *a* After, *at* Antenne, *md* Mandibeln, *mx*<sub>1</sub>, *mx*<sub>2</sub> erste und zweite Maxille, *ol* Oberlippe, *p*<sub>1</sub>—*p*<sub>3</sub> Beinpaare, *s*<sub>1</sub>—*s*<sub>11</sub> Abdominalsegmente, *t* Telson. 24:1.

Spaltung fast zweiteilig erscheinendes Gebilde, welches bald die Gestalt einer quer gelagerten Platte annimmt (Fig. A u. B). Von einer wirklichen paarigen Anlage der Oberlippe, wie sie von ver-

schiedenen Insecten bekannt und auch bei Coleopteren (so bei *Donacia* von HIRSCHLER, bei *Acilius* von PATTEN und diesem Verhalten nicht unähnlich auch bei *Doryphora* von WHEELER Fig. 72 Taf. 19) beobachtet wurde, war in den mir von *Dytiscus* zu Gebote stehenden Stadien nichts zu bemerken. Auch DEEGENER spricht in seiner kurzen Beschreibung der Mundwerkzeugentwicklung bei *Dytiscus* nur von einer Spaltung am Hinterrand des Labrums.

Direkt unter der Oberlippe und deshalb an den Oberflächenbildern nicht sichtbar, liegt die ziemlich weite Mundöffnung, welche in die bereits recht ansehnliche, am blinden Ende nach vorn umbiegende Vorderdarneinstülpung führt. Zwei hinter der Mundöffnung liegende flache Höcker, welche bei den einzelnen Embryonen mehr oder weniger deutlich hervortreten und auch in etwas späteren Stadien noch bemerkbar sein können (Fig. A u. F) dürften den von HIRSCHLER bei *Donacia* als Hypopharynxhöcker bezeichneten Gebilden entsprechen. Sie sind hinter dem Hinterrand der Oberlippe eben noch sichtbar und liegen etwa in gleicher Linie mit der Antennenbasis, obwohl sie dem darauffolgenden „Intercalarsegment“ (Prämandibularsegment) angehören. Soweit sich an dem hierfür nicht besonders reichen Material feststellen ließ, treten sie bald mehr zurück, wenn sie nicht ganz verstreichen, und sind jedenfalls nicht so deutlich zu verfolgen, wie dies nach HIRSCHLER'S Schilderung bei *Donacia* der Fall sein muß und wie es auch von anderen Insecten bekannt ist, so von *Hydrophilus* nach HEIDER und *Meloë* nach NUSBAUM, um nur einige Coleopteren zu erwähnen. Da (nach DEEGENER'S Angabe) ein Hypopharynx der *Dytiscus*-Larve völlig fehlt, ist das frühe Schwinden der Höcker beim Embryo auch daraus erklärlich.

Daß die Antennen hinter der Mundöffnung angelegt werden, wie dies GRABER und HEIDER bei *Hydrophilus* im Gegensatz zu KOWALEVSKY fanden und DEEGENER bei demselben Käfer. PATTEN bei *Acilius*, WHEELER bei *Doryphora* und HIRSCHLER bei *Donacia* beobachteten, kann bei *Dytiscus* ebenfalls keinem Zweifel unterliegen, insofern die Antennenanlagen auch in den etwas späteren, hier dargestellten Stadien ihre postorale Lage in recht ausgesprochener Weise (Fig. A, B, F, G) zeigen, wie es freilich bei anderen Käfern, besonders bei *Doryphora*, noch weit auffälliger hervortreten kann (fig. 72 bei WHEELER).

Sehr umfangreich sind in diesen frühen Stadien, aber auch noch später, die Mandibeln, an denen die von *Hydrophilus* bekannte Spaltung in 2 Lappen oder Äste (HEIDER, DEEGENER) nicht bemerk-



bar ist; vielmehr fand ich sie wie bei anderen Käfern (*Aeilius*, *Doryphora*) nur als kompakte, sich gegeneinander neigende, aber zunächst noch ziemlich weit voneinander entfernte Gebilde (Fig. A, B).

Etwas mehr nach der Medianlinie zu entspringen die 1. Maxillen, deren Zweilappigkeit schon bald mehr oder weniger deutlich hervortritt (Fig. A, B). Ihnen ähneln die kleineren und noch mehr median gelegenen 2. Maxillen sehr, indem sie ebenfalls zweilappig sind und einen kürzeren gedrungenen Innenlappen sowie einen schlankeren Außenlappen aufweisen (Fig. A, B u. F). Dieser ursprüngliche Charakter der Maxillen bleibt freilich nicht lange erhalten, sondern wird später zugunsten der bei der Larve obwaltenden Verhältnisse einer Streckung der einreihigen Extremitäten aufgegeben, die dann fast ausschließlich durch den Taster vertreten ist. Zunächst allerdings verharren die Maxillen noch eine gewisse Zeit in dem geschilderten Zustand (Fig. F, G).

Die 3 Beinpaare sind auf dem hier besprochenen Stadium schon recht umfangreich; nach hinten gerichtet, reichen sie bereits weit über das Segment hinaus, dem sie angehören (Fig. A). An ihnen auftretende anfangs flache, dann tiefer werdende, besonders an der Vorderfläche zuerst bemerkbar werdende Einschnürungen deuten die Gliederung der Extremitäten an (Fig. B), die aber auffälligerweise in späteren Stadien zuweilen weniger deutlich hervortritt (Fig. F). An der Basis der Extremitäten machten sich schon etwas früher die Tracheeneinstülpungen bemerkbar; sie werden allmählich deutlicher und dann liegen die beiden Thoraxalstigma-paare als schräge Spalten über den beiden Hinterbeinen (Fig. A u. B). Nach dem Verhalten der Embryonen kann es somit gar nicht zweifelhaft sein, daß die beiden Thoraxstigma-paare dem Meso- und Metathorax angehören, wie das nächstfolgende dem 1. Abdominalsegment zukommt. Nach der Morphologie des ausgebildeten Käfers und wegen des Verbreitungsgebietes der von den Stigmen ausgehenden Tracheen konnte dies unsicher erscheinen und man war verschiedentlich geneigt, das 1. Stigma-paar dem Prothorax zuzurechnen (vgl. W. ALT, 1911), doch ist die von dem genannten Autor aufgeworfene Frage entwicklungsgeschichtlich im obigen Sinne zu entscheiden, was übrigens mit der von ALT selbst an den Larven gemachten Beobachtungen übereinstimmt.

Besonderes Interesse erregten von jeher die Anlagen der Abdominalextrimitäten. Die nach HEIDER und GRABER besonders bei *Hydrophilus* und *Melolontha* in so ausgeprägter Weise



sich geltend machenden buckelförmigen Erhebungen des Hinterleibes, welche auch bei anderen Coleopteren vorhanden und als rudimentäre Extremitäten zu deuten sind, treten auf dem jüngsten hier herangezogenen Stadium schon mehr zurück, dagegen zeigt die erste Abdominalextrimität bei *Dytiscus* eine gute Entwicklung. Sie erscheint als ein kegelförmiger, dem Segment mit breiter Basis aufsitzender Anhang, welcher dem früheren Stadium der Thoracalbeine ganz ähnlich ist (Fig. A). Seine Gestalt ist allerdings etwas wechselnd und es kommt vor, daß er im gleichen Entwicklungszustand des Embryos länger oder kürzer, schlanker oder breiter erscheint. Das liegt offenbar daran, daß seine noch zu besprechende weitere Ausbildung im einzelnen Fall früher oder später einsetzt. Zunächst erweckt der erste Abdominalanhang jedenfalls durchaus den Eindruck einer Extremität, zumal wenn er noch umfangreicher wird und durch Auftreten leichter ringförmiger Einschnürungen eine Art von Gliederung erfährt (Fig. B), wie sie auch an der rudimentären Extremität anderer Insecten beobachtet wurde, aber bei *Dytiscus* infolge der andersartigen Umbildung des Anhangs bald wieder zurücktritt.

An der Basis der ersten Abdominalextrimität befindet sich die Stigmenanlage entsprechend den beiden vorhergehenden Stigmenpaaren der Thoracalsegmente (Fig. A u. B). Darauf folgen die 8 Stigmenpaare des Abdomens, welche an den genannten beiden Figuren wie an denen der folgenden Stadien (Fig. F u. G) zu erkennen sind. Sie liegen auf hügelartigen, aber ziemlich flachen Erhebungen der Abdominalsegmente. Entsprechend gelegene Einsenkungen glaubt man auch auf dem 9. Segment zu erkennen, doch sind sie längst nicht so deutlich wie auf den vorhergehenden Hinterleibsringen, und ich bin nicht sicher, ob es sich um ein 9. Stigmenpaar handelt.

8 Stigmenpaare am Hinterleib entsprechen dem gewöhnlichen Verhalten der Insectenembryonen, doch ist auch ein 9. Paar bei Coleopteren mit mehr oder weniger großer Sicherheit, so von HEIDER bei *Hydrophilus* und HIRSCHLER bei *Donacia*, beobachtet worden, wie auch bei anderen Insecten (*Gryllotalpa*, *Phyllodromia*, *Lepisma* nach KOROTNEFF, CHOLODKOWSKY und HEYMONS) ein Stigmenpaar am 9. Segment liegen soll, obwohl einige dieser Beobachtungen einem gewissen Mißtrauen bzw. direkter Ablehnung begegnen (GRABER, 1891, HEYMONS, 1899). Nach WHEELER'S Angaben kämen bei *Doryphora* sogar den folgenden Hinterleibsringen Stigmenanlagen zu und da er solche auch am Prothorax fand, würde sich die Zahl

der Stigmen dadurch außergewöhnlich erhöhen, was als wenig wahrscheinlich anzusehen ist und von GRABER (1891) auf Grund seiner Beobachtungen an *Lina* direkt bezweifelt wird. Die Frage nach der segmentalen Zugehörigkeit der Thoraxstigmen wurde vorher bereits aufgeworfen; sie sind bei *Dytiscus* dem Meso- und Metathorax zuzurechnen, wie die 8 Abdominalstigmenpaare bei Larve und Käfer den ersten 8 Segmenten angehören. Imago und Larve dürften in dieser Hinsicht mit den Embryonen übereinstimmen, wenn auch die Lage des letzten Stigmenpaares bei der Larve eine scheinbar recht abweichende ist (vgl. hierzu weiter unten S. 528).

Die Zahl der Abdominalsegmente beträgt in den jungen, bereits mit Extremitäten versehenen Stadien 11 außer dem Telson, während die Larve nur 8 gut ausgebildete und einen 9. rudimentären Hinterleibsring besitzt. Bei Betrachtung der Oberflächenbilder könnte man zweifelhaft sein, ob man es tatsächlich mit der hier angegebenen Zahl von Abdominalsegmenten zu tun hat, indem die letzten Segmente nicht deutlich voneinander abgesetzt sind und die Zählung mit dem Endabschnitt (Telson) nur 11 Ringe ergibt (Fig. A u. B). Danach würde sich *Dytiscus* so verhalten, wie man es von anderen Coleopteren und den Insecten im allgemeinen kennt, deren Abdomen in diesem Stadium aus 11 Körperringen bzw. 10 Segmenten und dem Telson besteht. Die Untersuchung solcher oder etwas jüngerer Keimstreifen von *Dytiscus* auf Schnitten ergibt jedoch mit Sicherheit das Vorhandensein von 11 echten Segmenten (ohne das Telson).

Die Figuren C und D stellen Teile von Sagittalschnitten dar, welche lückenlosen Serien zweier im Alter wenig verschiedener Embryonen entnommen sind; Fig. E zeigt einen etwas schräg gerichteten Sagittalschnitt eines wenig älteren Embryos. Die Segmente sind durch tiefe Furchen voneinander geschieden, außerdem ist das Ectoderm inmitten der Segmente wesentlich höher, an den Grenzen ganz flach und einschichtig; ferner werden die Segmente noch dadurch als solche gekennzeichnet, daß jedem von ihnen ein besonderer Mesodermkomplex zukommt (Fig. C—E). Von eigentlichen Ursegmenten in Form von Cölomsäcken kann zwar in diesem Stadium nicht mehr gesprochen werden, aber die Mesodermsomiten sind immerhin noch deutlich voneinander getrennt und lassen auch zum Teil die Hohlräume in ihrem Inneren erkennen (Fig. C—E). Die Kennzeichnung der Segmente wird außerdem durch die bereits deutlich vorhandenen Anlagen der Ganglienpaare vervollständigt, von denen weiter unten noch die Rede sein wird.

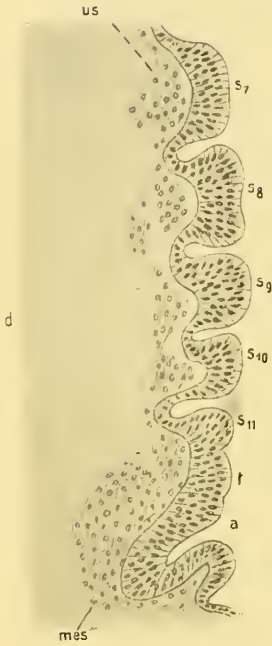


Fig. C.

Fig. C. Sagittalschnitt durch den hinteren Teil des Abdomens eines jungen Embryos mit allen Extremitätenanlagen; *a* After, *d* Eidotter, *mes* Mesoderm, *s*<sub>7</sub>—*s*<sub>11</sub> siebentes bis elftes Abdominalsegment, *t* Telson, *us* Ursegmente. ZEISS Ok. 3, Obj. C.

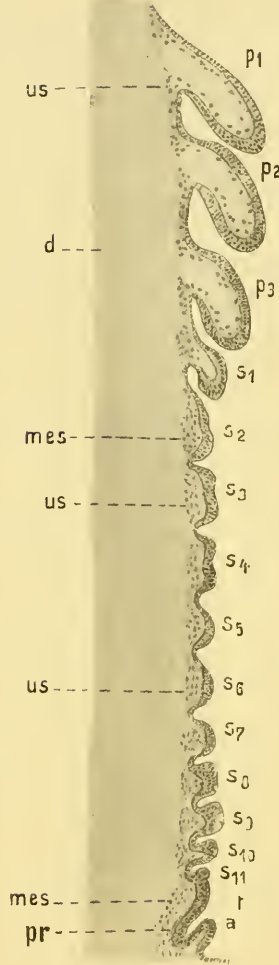


Fig. D.

Fig. D. Sagittalschnitt durch Thorax und Abdomen eines Embryos mit allen Extremitätenanlagen; *a* After, *d* Dotter, *mes* Mesoderm, *p*<sub>1</sub>—*p*<sub>3</sub> Thoralextrimitäten, *pr* Proctodäum, *s*<sub>1</sub>—*s*<sub>11</sub> die Abdominalsegmente, *t* Telson, *us* Ursegmente. ZEISS Ok. 2, Obj. A.

Fig. E. Sagittalschnitt eines jungen Embryos mit allen Extremitätenanlagen, etwas älter als der Embryo von Fig. D, der Embryo ist von den Embryonalhüllen bedeckt; *a* After, *am* Amnion, *at* Antenne, *d* Dotter, *kl* Kopflappen, *md* Mandibul, *mx*<sub>1</sub>, *mx*<sub>2</sub> 1. u. 2. Maxille, *p*<sub>1</sub>—*p*<sub>3</sub>, die drei Beinpaare, *pr* Proctodäum, *se* Serosa, *s*<sub>1</sub>—*s*<sub>10</sub> die Abdominalsegmente, *t* Telson, *us* Ursegmente. ZEISS Ok. 1, Obj. A.

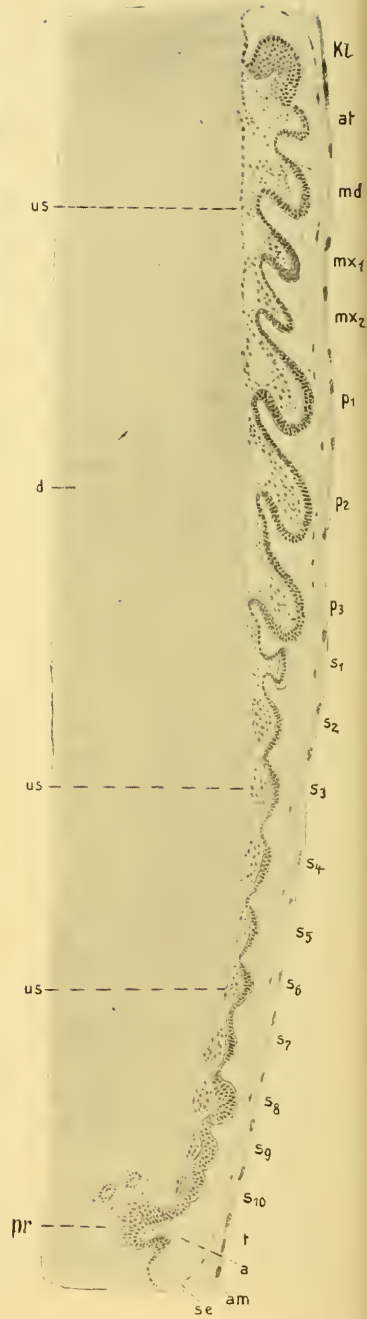


Fig. E.

In den Stadien der Fig. C und D erscheint das 11. durch eine tiefe Furche vom 10. Segment getrennt und hat einen besonderen Mesodermkomplex (Fig. C). Ziemlich nahe hinter der tiefen ist eine flachere Furche vorhanden (Fig. C u. D), welche an den Schnitten der betreffenden Embryonen regelmäßig wiederkehrt, so daß man sie als eine Trennungslinie zwischen 11. Segment und Telson ansehen muß, wobei das noch zu erwähnende Verhalten der Ganglien vor allem in Betracht zu ziehen ist. Im übrigen ist zuzugeben, daß die Trennung des 11. Segments vom Telson keine scharfe ist und auch sein Mesodermanteil in denjenigen des Telsons übergeht (Fig. C u. D). Es sei gleich hier erwähnt, daß die Unterscheidung der wahren 11 Abdominalsegmente auch an Schnitten nicht lange möglich ist und schon auf dem wenig späteren, durch den Sagittalschnitt Fig. E erläuterten Stadium nicht mehr gelingt.

Der Besitz von 12 Hinterleibsabschnitten (das Telson eingerechnet), wie er den primitiven Formen (Apterygoten, Embryonen von Archipteren und Orthopteren nach HEYMONS, BERLESE u. a.) zukommt, ist als ein ursprünglicher Charakter anzusehen und daher bei Coleopteren erwähnenswert. Übrigens beschrieb schon WHEELER für *Doryphora* 11 Segmente außer dem Telson. Obwohl diese Angabe auf Grund seiner Untersuchungen an verwandten Coleopteren (*Lina*) und anderen Insecten (*Meloë*, *Gryllotalpa*) von GRABER (1891) bezweifelt wurde, kann ich es nach den an *Dytiscus* gemachten Befunden nicht für unrichtig halten. Nach WHEELER'S Darstellung scheinen sogar bei *Doryphora* die Verhältnisse noch weit klarer zu liegen, indem das Telson seinerseits durch eine deutliche Furche von dem 11. Segment abgesetzt ist. Daß letzteres nur klein, das Telson hingegen recht umfangreich ist, würde mit dem bei *Dytiscus* an Längsschnitten (Fig. C u. D) festgestellten Verhalten übereinstimmen. Zu erwähnen ist noch, daß HIRSCHLER in Übereinstimmung mit den Angaben früherer Beobachter der Insectenentwicklung bei *Donacia* zwar nur 11 Hinterleibsabschnitte fand, den 11. jedoch, theoretischen Erwägungen folgend, als aus 2 Segmenten bestehend ansieht. Diese Auffassung entspricht dem tatsächlichen Verhalten von *Doryphora* und *Dytiscus*. Auf die Zahl der Segmente ist in Verbindung mit derjenigen der Ganglien noch zurückzukommen. Neuerdings ist sie durch JANET sowohl am Hinterende wie am Vorderende noch bedeutend höher angenommen worden, indem er den mit dem Vorder- und Enddarm eingesenkten Regionen je eine dreiteilige Gliederung zuschreibt (2 weitere Segmenttriaten außer den am Kopf,



Thorax und Abdomen zu beobachtenden). Diese vorläufig rein hypothetischen Angaben müßten erst durch unzweifelhafte entwicklungs-geschichtliche Beobachtungen gestützt werden.

Der letzte Hinterleibsabschnitt trägt als das schon mehrfach erwähnte „Telson“ die verhältnismäßig umfangreiche und in ein ziemlich tief eingesenktes, nach hinten gerichtetes Proctodäum führende Afteröffnung (Fig. A—E).

Die Beschreibung der Embryonen dieses Stadiums würde nicht vollständig sein, ohne die Erwähnung der recht deutlich hervortretenden Ganglien-kette, wobei allerdings keine eingehendere Darstellung dieser Verhältnisse beabsichtigt ist. Eine solche ließe sich erst an gefärbten Totalpräparaten der Keimstreifen und Schnitte gewinnen, wofür das vorhandene Material leider nicht ausreichte. Aus diesem Grunde kann hier nicht auf eine Diskussion der wichtigen Frage nach der Anzahl der Kopfganglien eingegangen werden. So weit es sich an Oberflächenbildern feststellen läßt, entspricht die Zahl der Ganglienpaare derjenigen der Gliedmaßenpaare. Doch kommt hinter der Mundöffnung, der Lage nach den schon erwähnten (Hypopharynx-) Höckern und somit dem Intercalarsegment entsprechend, ein wenig umfangreiches Ganglienpaar zur Ausbildung, wie sich an Schnitten durch Embryonen ungefähr vom Stadium Fig. A feststellen ließ.

Es darf gleich hier erwähnt werden, daß demselben Segment auf diesem Stadium auch ein besonderer Mesodermkomplex zukommt, der freilich nur wenig entwickelt ist. Der in die Antennenanlage sich erstreckende Mesodermkomplex besitzt an seiner Basis eine fest umschriebene, von epithelial angeordneten Zellen gebildete Cölomhöhle. Daß dieses Ursegmentpaar dem Antennensegment angehört, kann bei *Dytiscus* nicht zweifelhaft sein. Hinter ihm läßt sich auf Sagittalschnitten ein von ihm, wie auch von dem Mesodermkomplex des Mandibularsegments getrennter, freilich wenig umfangreicher Mesodermkomplex feststellen, der somit nur dem Intercalarsegment zugehören kann. Im Mandibularsegment ist auf diesem Stadium keine so deutlich umschriebene Cölomhöhle wie im Antennensegment vorhanden, doch ist der Mesodermkomplex dieses Segments im übrigen deutlich von dem vorhergehenden und folgenden abgesetzt.

Im Thorax und Abdomen entspricht jedem Segment die schon am Oberflächenbild des Keimstreifens deutlich wahrnehmbare Anlage der Ganglienpaare, zwischen denen sich auch die Längs-commissuren erkennen lassen (Fig. A u. B). An den hinteren Ab-



dominalsegmenten werden die Ganglien undeutlich und es könnte zweifelhaft erscheinen, ob das 10. Segment noch ein Ganglienpaar besitzt. Doch läßt es sich an manchen Embryonen noch mit genügender Deutlichkeit erkennen und Längsschnitte beweisen, daß es vorhanden ist, wie auch auf ihnen die Anlage des Ganglienpaares im 11. Hinterleibsring festzustellen war. Demnach treten also im Abdomen entsprechend der ursprünglichen Segmentzahl zunächst 11 Ganglienpaare auf, deren Zahl freilich schon bald wie diejenige der Hinterleibsringe selbst eine Reduktion erfährt. 11 abdominale Ganglienpaare sind auch von anderen Coleopteren beschrieben worden und bei ihnen unter Umständen in noch ausgeprägterer Weise als bei *Dytiscus* vorhanden, wie besonders aus der von WHEELER für *Doryphora* gegebenen Darstellung hervorgeht (fig. 72), so daß die Ausbildung von 11 wirklichen Abdomalsegmenten bei diesem Käfer schon dadurch erwiesen ist. Ebenso beschreibt HIRSCHLER neuerdings bei *Donacia* 11 Ganglienpaare im Abdomen jüngerer Stadien, was ebenfalls mit jener oben gemachten Annahme übereinstimmt. Sonach sind für *Dytiscus* wie für andere Coleopteren außer den 3 procephalen, 3 gnathalen und 3 thoracalen noch 11 Paar abdominale, also im ganzen 20 embryonale Ganglienpaare anzunehmen, wie es den von PATTEN, WHEELER, HEYMONS, HIRSCHLER u. a. für Coleopteren und andere Insecten gemachten Angaben entspricht.

Ehe zur Beschreibung des nächstfolgenden Studiums übergegangen wird, sei eine Bemerkung über die Dauer der Embryonalentwicklung vorausgeschickt. Das Alter der besprochenen Embryonen anzugeben, wurde absichtlich vermieden und zwar deshalb, weil gelegentlich unzweifelhaft weiter entwickelte Embryonen mit kürzerer, weniger weit entwickelte hingegen mit längerer Zeitangabe versehen waren. Dies erklärt sich daraus, daß die betreffenden Embryonen zu verschiedener Zeit, die einen bereits im April, andere erst Ende Mai oder Anfang Juni gesammelt waren und der Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung bei den *Dytiscus*-Eiern ein recht beträchtlicher ist. Nach H. BLUNCK's daraufhin angestellten eingehenden Beobachtungen dauert die Entwicklung im Ei bei 19° C im Mittel 11 Tage, bei 16° 13 Tage, bei 13° 21 Tage, bei 11° sogar 29 Tage. (Die Zwischenzahlen sind hier ausgelassen.) Diese Daten genügen, um auf Zeitangaben ohne solche über die während der Entwicklungszeit herrschende Temperatur lieber zu

verzichten. Herr BLUNCK gedenkt seine Beobachtungen, sowie diejenigen über die Art der Eiablage später selbst mitzuteilen, so daß darauf verwiesen werden kann.

In dem hier zu beschreibenden Folgestadium sind die Kopfanhänge etwas, aber kaum wesentlich weiter entwickelt. Die vorher mehr nach hinten gerichteten Antennen und Mandibeln (Fig. A u. B) stellen sich allmählich mehr quer zur Längsachse des Embryos ein (Fig. F); in ihrer Form erscheinen sie jetzt, wie auch etwas später (Fig. G) noch ebenso plump und ungegliedert wie vorher, während die beiden Maxillenpaare sich etwas zuspitzen und der Innenlappen ausgeprägter hervortritt, wie sie überhaupt im ganzen

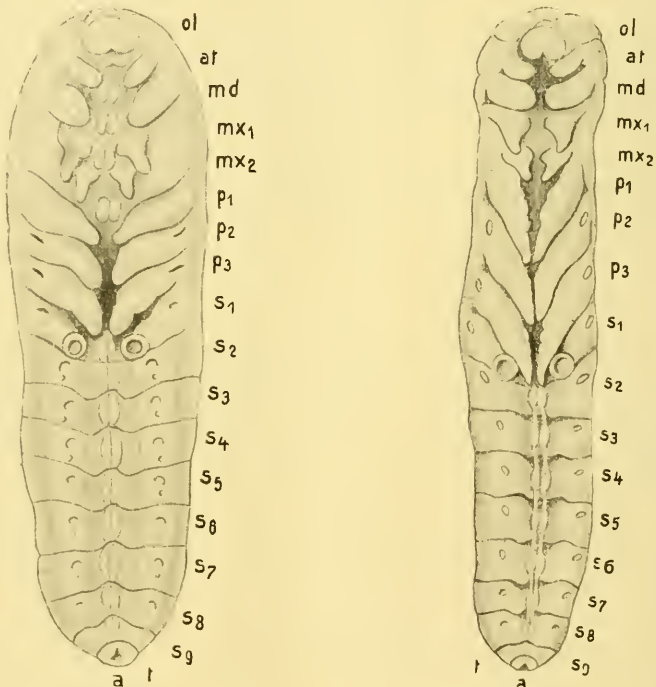


Fig. F.

Fig. G.

Fig. F. Etwas älterer Keimstreifen mit der zum Drüsenorgan umgewandelten: 1. Abdominalextremität, *a* After, *at* Antenne, *md* Mandibel, *mx*<sub>1</sub> *mx*<sub>2</sub> 1. 2. Maxille, *ol* Oberlippe, *p*<sub>1</sub>—*p*<sub>3</sub> Beine, *s*<sub>1</sub>—*s*<sub>9</sub> Abdominalsegmente *t* Telson. 20:1.

Fig. G. Etwas älterer, bei der Konservierung seitlich ein wenig zusammengezogener und daher schmaler erscheinender Keimstreifen, Bezeichnungen wie in Fig. F. 21:1.

schlanker geworden sind (Fig. F, G). Ihre Lage ist nicht wesentlich verschieden von vorher; im Gegensatz zu den beiden vorderen Anhangpaaren sind sie ausgesprochen nach hinten gerichtet und die 2. Maxillen nähern sich mit ihrer Basis bereits mehr der Mittellinie, die künftige Vereinigung dadurch andeutend.

Die Thoracalextrimitäten sind noch recht plump und wenig gegliedert, doch haben sie an Umfang zugenommen und indem sie sich mit ihren distalen Teilen nähern, verdecken sie jetzt bereits die darunter liegenden, vorher besser erkennbaren Partien (Fig. F), was in dem folgenden Stadium (Fig. G), auf welchem die Beine

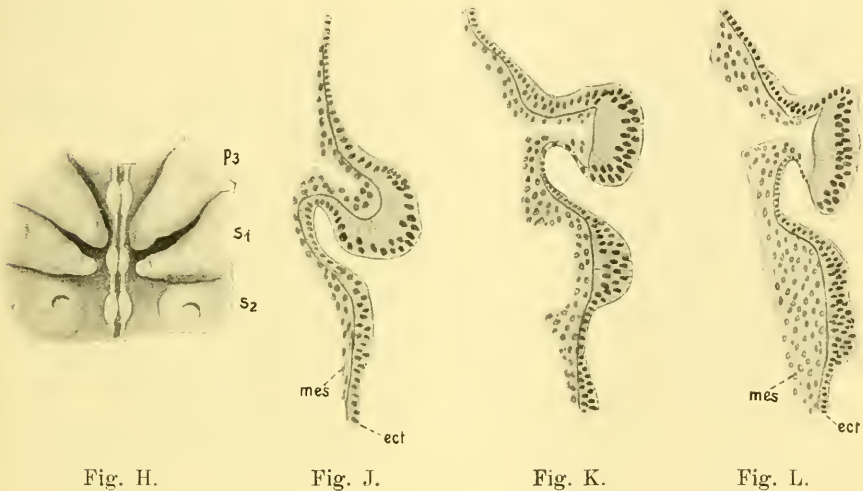


Fig. H. Das letzte Thoraxsegment mit dem 3. Beinpaar ( $p_3$ ), sowie das 1. Abdominalsegment ( $s_1$ ) mit der rudimentären Extremität von einem jungen Embryo; dahinter das 2. Abdominalsegment ( $s_2$ ) mit den Stigmen, bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. J, K u. L. Drei Sagittalschnitte durch die vorderen Abdominalsegmente ( $s_1$  u.  $s_2$ ) dreier junger Embryonen mit fortschreitender Umwandlung der 1. Abdominal-  
extremität zur breiten Epithelplatte; *ect* Ectoderm, *mes* Mesoderm. ZEISS Ok. 2, Obj. C.

etwas schlanker geworden sind und ihre Gliederung deutlicher wird, noch mehr der Fall ist. An ihrer Basis treten die beiden Stigmenpaare des Meso- und Metathorax sehr deutlich hervor.

#### Die Anhänge des 1. Abdominalsegments.

Der 1. Hinterleibsring ist in diesen wie in den folgenden Stadien durch die eigenartige, sehr in die Augen fallende Entwicklung seines rudimentären Gliedmaßenpaares ausgezeichnet (Fig. F). Wie schon

erwähnt, gleicht es zuerst den Extremitätenanlagen, besonders denen des Thorax und zeigt sogar die Andeutung einer Gliederung (Fig. B), wie sie auch bei anderen Käfern, so bei *Meloë* (von NUSBAUM) beobachtet wurde. An der Spitze der sich sehr verbreiternden Extremität kann eine leichte Einsenkung auftreten (Fig. H). Gewöhnlich nimmt die 1. Abdominalextremität schon sehr bald eine plumpe Form an, wobei sich hauptsächlich das distale Ende verbreitert (Fig. D, J). Bei Untersuchung solcher Stadien auf Schnitten zeigt sich das Ectoderm durch Höherwerden seiner Zellen stark verdickt (Fig. J), welche Veränderung auch die folgenden Segmente an dieser Stelle durchmachen (Fig. J—L), so daß sie den jüngeren Stadien der 1. Abdominalextremität und den Extremitätenanlagen überhaupt gleichen, wie man sie denn auch als solche angesprochen hat (BÜTSCHLI, CARRIÈRE, GRABER, HEIDER, NUSBAUM u. a.). Aus der von dem letztgenannten Autor für *Meloë* gegebenen Darstellung ist dies recht deutlich zu entnehmen.

Mit dem Fortschreiten der Entwicklung gleichen sich die Epithelerhöhungen der Hinterleibsringe wieder aus, während diejenige des 1. Segments sich weiter ausbildet und zwar zunächst dadurch, daß die bisherige Birnform in die von den Autoren beschriebene pilzhutförmige Gestalt übergeht (Fig. E, K, L). An Sagittalschnitten wie an Querschnitten sieht man jetzt eine ziemlich dicke Zellenplatte dem dünnen Stiel aufsitzen (Fig. E, L). Dieser zeigt nach vorn eine dickere, nach hinten eine dünnere Wand. Übrigens ist der Stiel nicht immer so gut ausgebildet, sondern die

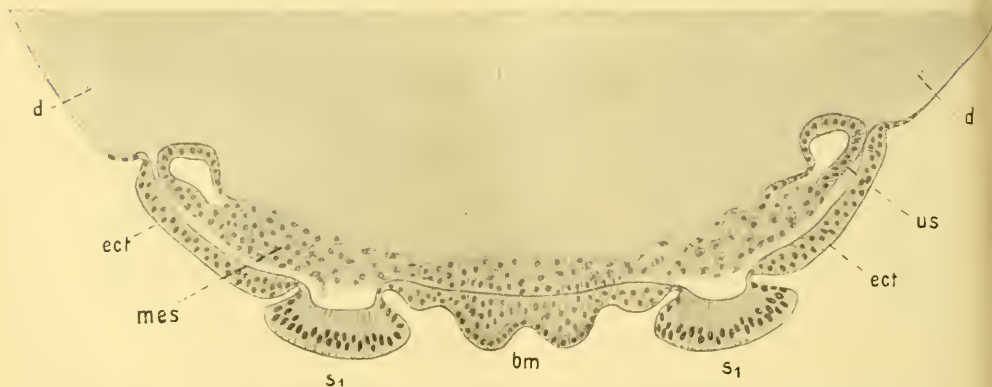


Fig. M. Querschnitt eines etwas älteren Keimstreifens mit der zur breiten Epithelplatte umgewandelten 1. Abdominalextremität; *bm* Bandmark, *d* Dotter, *ect* Ectoderm, *mes* Mesoderm, *s<sub>1</sub>* Abdominalextremität, *us* Ursegment. ZEISS Ok. 2, Obj. C.



Zellenplatte kann auch mit breiter Basis der Unterlage aufsitzen, wie dies der in Fig. M abgebildete Querschnitt zeigt. Wie in dieser Hinsicht schwankt das Organ auch sonst betreffs der Art und Zeit seiner Ausbildung, indem die beschriebene Umbildung bei manchen Embryonen bereits sehr früh, bei anderen erst später eintritt, so daß die mit 11 abdominalen Segmenten versehenen Embryonen schon die plattenförmige Verbreiterung der 1. Abdominalextrimität zeigen kann, während sie bei anderen, fast gleich alten Embryonen noch schlanker erscheint.

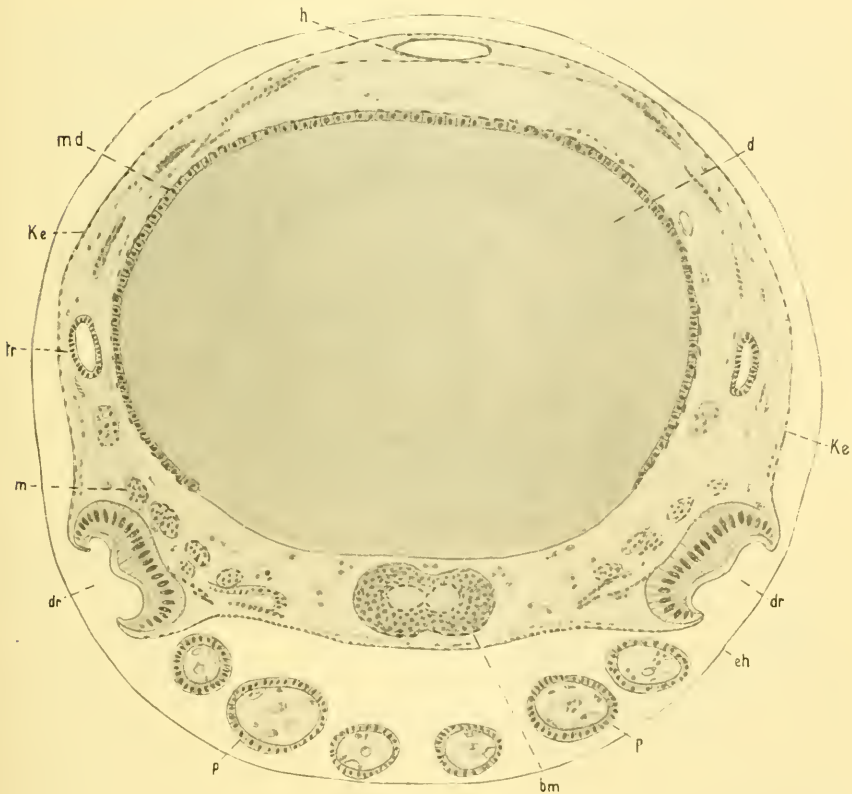


Fig. N.

Querschnitt durch das erste Abdominalsegment eines älteren Embryos.  
*bm* Bauchmark, *d* Dotter, *dr* abdominales Drüsenorgan. *eh* Embryonalhülle, *h* Herz, darunter das Pericardialeptum, *ke* Körperepithel (Hypodermis), *m* Muskel, *md* Mitteldarm, dessen Epithel ventral noch nicht geschlossen ist, *p* Querschnitte der Extremitäten, *tr* Trachee. ZEISS Ok. 3, Obj. A.



Um die weitere Ausbildung des eigenartigen Organs gleich im Zusammenhang zu besprechen, sei erwähnt, daß es recht ansehnlich an Umfang zunimmt und eine schüsselartige Einsenkung seiner Oberfläche erfährt (Fig. N, O). Es tritt an den Embryonen sehr auffällig hervor, doch läßt sich seine Extremitätennatur auch jetzt noch erkennen, was besonders durch die Lage und die Art der Verbindung mit dem Segment im Vergleich mit den Thoraxextremitäten recht deutlich wird (Fig. F, G, R) und auf Längsschnitten weit klarer

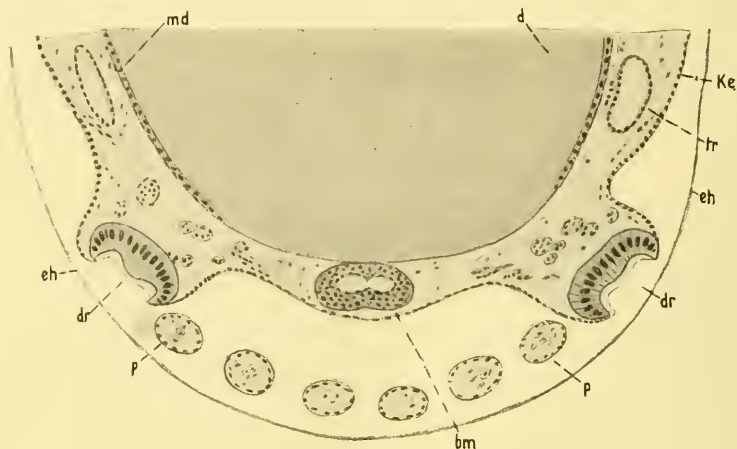


Fig. O.

Querschnitte durch den 1. Hinterleibsring eines älteren Embryos, Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. N. ZEISS Ok. 2, Obj. A.

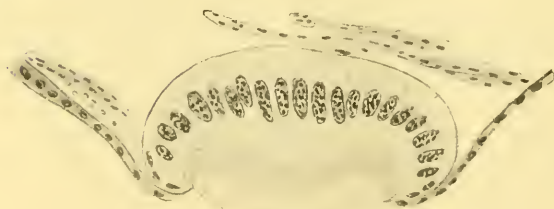


Fig. P. Die zum abdominalen Drüsenorgan umgewandelte Extremität des 1. Hinterleibs eines älteren Embryos im Querschnitt; unter dem Epithel Muskelzüge, darüber der „Stäbchensaum“ und Sekret. ZEISS Ok. 3, Obj. C.

als auf Querschnitten hervortritt. In dieser Beziehung sind ebenfalls Verschiedenheiten wie die vorher erwähnten vorhanden, indem das Organ im einzelnen Fall mehr hervortritt (Fig. O) oder sich der Körperfläche einfügt,

vielleicht sogar unter diese versenkt erscheint (Fig. N), welches letzteres Verhalten mehr für die späteren Stadien gilt (Fig. Q).

Inwiefern sich die im 1. Abdominalsegment vorhandenen und auch der rudimentären Extremität zugehörigen Muskeln dabei entwickeln und bereits in Funktion treten, muß hier unerörtert bleiben. Jedenfalls können beide Organe auch in späteren Stadien recht weit vorsehen, wie der in Fig. O abgebildete Querschnitt erkennen läßt.

Die beiden kreisförmigen Organe bestehen nunmehr aus einer Lage hoher, cylinderförmiger Zellen, die sich am Rande in die sehr dünne Hypodermis einschlägt (Fig. N, O). Die Zellen mit ihren sich intensiv färbenden, großen Kernen machen ganz den Eindruck von

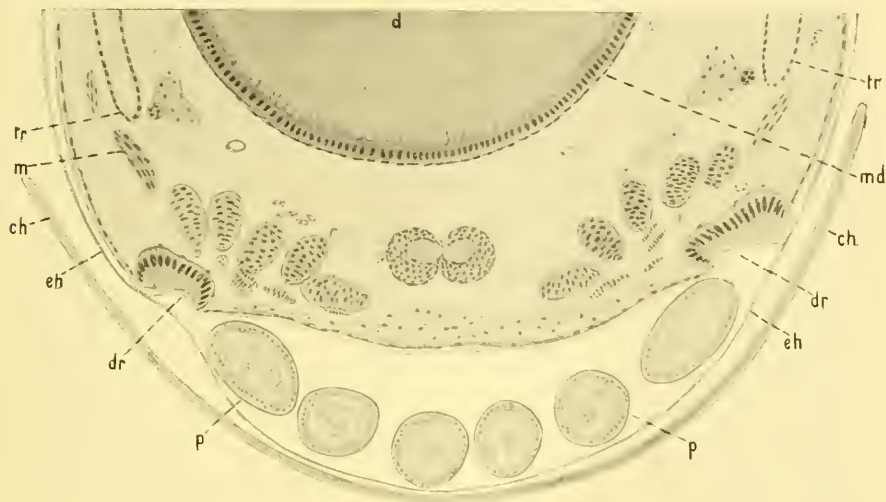


Fig. Q.

Querschnitt durch den 1. Hinterleibsring eines älteren Embryos, *ch* Chorion, die Epithelschicht des Mitteldarms (*md*) ist ventral geschlossen, Bedeutung der übrigen Buchstaben vgl. Fig. N. ZEISS Ok. 3, Obj. A.

Drüsenzellen und offenbar findet eine Sekretion statt. Spätere Stadien lassen an der Oberfläche einen schmälern oder breiteren hellen Saum erkennen (Fig. N u. P), welcher nicht nur recht regelmäßig nach außen begrenzt erscheint, sondern auch die Struktur eines Stäbchensaums zeigt (Fig. P). Sein Zustandekommen war nicht mit Sicherheit festzustellen und ich wage nicht zu entscheiden, ob es sich nur um ausgeschiedenes Secret oder um eine cuticulare Bildung handelt. Jedenfalls kann außerdem die Höhlung der Schlüssel (über dem Stäbchenraum) von einem homogenen, weniger färbaren Inhalt erfüllt sein, der wohl als Drüsensecret anzusehen ist (Fig. P).

Wie die mitgeteilten Abbildungen späterer Stadien zeigen, bleibt das eigenartige Organ recht lange erhalten, wenn es auch jetzt seine frühere Extremitätennatur kaum mehr verrät (Fig. S u. T); auch bei den ältesten Embryonen, die ich untersuchen konnte und die nicht lange vor dem Ausschlüpfen standen, war es noch gut ausgebildet (Fig. V, W). Allerdings tritt sein Umfang gegenüber den früheren Stadien verhältnismäßig zurück, wie besonders ein Vergleich der in Fig. N u. Q abgebildeten Querschnitte erkennen läßt. In den späteren Stadien scheint eine Verbindung mit den Embryonalhüllen einzutreten, die freilich in diesem Altersstadium von ihrer zelligen Struktur kaum mehr etwas erkennen lassen. Die vorher als Stäbchensaum bezeichnete Außenschicht legt sich am äußeren Rande beider Organe der Embryonalhülle dicht an und scheint mit ihr fest zu verkleben (Fig. Q); sie erscheint an dieser Stelle verbreitert und überhaupt in ihrer Form verzerrt, was sie als aus plastischer Masse bestehend erkennen läßt und vielleicht mehr für ihre Secretnatur spricht.

Das letztere Verhalten führt zu der Funktion der Organe hinüber, welche von demjenigen Autor, der sie in neuer Zeit besonders eingehend bei einem Käfer (*Tenebrio*) untersuchte, für die einer Art von Haftapparat erklärt wurde (SELYS LONGCHAMPS). Nach dieser Beobachtung heften sich die beiden Drüsenorgane an die verschmolzenen Embryonalhüllen und schließlich an das Chorion an; das Secret ist dabei nicht nur als verkittende, sondern auch als lösende Substanz gedacht, indem der Embryo durch die mit der Embryonal- und Eihaut eingegangene Verbindung zuerst nicht nur fixiert erscheint, sondern auch die Membran durch die Secretentwicklung angegriffen und schließlich zerstört wird, wodurch das Ausschlüpfen erleichtert werden könnte. In ähnlicher Weise hatte RATHKE bereits vor langen Jahren das Ankleben des *Gryllotalpa*-Embryos an der Eihaut beschrieben und die vorher erwähnte Beobachtung (Fig. Q) steht mit diesen Darstellungen in Übereinstimmung. Allerdings muß bei *Dytiscus* die Verbindung zwischen den Drüsenorganen und der Embryonalhaut nur verhältnismäßig kurze Zeit bestehen, denn ich fand sie nur auf dem erwähnten späten Stadium und auch da war keine Verbindung mit dem Chorion eingetreten, vielmehr erschien dieses immer ganz unabhängig von der darunter liegenden, ziemlich dünnen Embryonalhaut (Fig. Q). An Umfang haben beide Organe jetzt schon abgenommen und treten gegen früher bereits verhältnismäßig zurück (Fig. N—Q), obwohl sie auch jetzt noch ziemlich deutlich am Embryo wahrzunehmen sind.

Dieses Verhalten der Organe bei *Dytiscus* erschwert ihr Verständnis noch mehr, denn eine Fixierung etwa zu dem Zweck, um den Embryo schwebend zu erhalten, dürfte bei der sehr dünnen Embryonalhaut kaum mit Erfolg durchführbar sein; auch würde dies anscheinend nur einen kurzen, ganz vorübergehenden Zustand bedeuten. So bliebe die Auflösung und Durchlöcherung der Embryonalhaut, wie möglicherweise auch der Eihülle durch die Secretwirkung, doch muß man sagen, daß für diesen verhältnismäßig geringfügigen Zweck, der gewiß auf einfachere Weise erreicht werden kann, die Ausbildung und der lange Bestand der Drüsenorgane (Fig. F—W) einen fast zu großen Aufwand bedeutet. Möglicherweise handelt es sich um eine längere Zeit währende Produktion eines in die Amnionhöhle abgegebenen Secrets, welches die Oberfläche des Embryos geschmeidig zu erhalten hat oder ihm sonst von Nutzen ist.

Das längere Bestehenbleiben und die Umwandlung der 1. Abdominalextrimität in verschiedener Richtung ist eine in der Insectenentwicklung schon längst bekannte und bei ganz differenten Objekten beschriebene Erscheinung, so wurde RATHKE's Beobachtung aus dem Jahre 1844 an *Gryllotalpa* bereits erwähnt. Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß es sich um secernierende Organe handeln muß, wenn er ihnen auch respiratorische Funktionen zuschrieb. Letztere Vermutung liegt gewiß dann recht nahe, wenn die Abdominalextrimitäten zu so großen, sich über 4 Segmente erstreckenden, taschenförmigen und mit Blut gefüllten Anhängen werden, wie es nach GRABER (1888 u. 1890) bei *Melolontha* der Fall ist. Zunächst aber scheint bei den Coleopteren wie bei anderen Insecten diese Ausbildung nach der Richtung der secretorischen Funktion stattzufinden (so nach HIRSCHLER bei *Donacia*, 1909). Bei diesem Käfer geht der birnförmig gewordene Anhang durch Einsenkung seines verbreiterten Endes in ein becherförmiges Gebilde über, dessen Wand aus hohen, mit großen Kernen versehenen, secrethaltigen Zellen besteht, während die Höhlung sich mit einer fädigen Absonderung erfüllt zeigt, welche sich nach außen kuppenförmig anlagert.

Ebenfalls als Drüsenorgane lernten wir die Abdominalextrimitäten bereits aus der Darstellung von SELYS LONGCHAMPS (1904) für *Tenebrio* kennen. Nach seiner eingehenden Beschreibung und der schon früher (1891) von CARRIÈRE gegebenen Darstellung müssen sie eine ziemlich große Übereinstimmung mit denjenigen von *Dytiscus* besitzen und ähnliches gilt offenbar auch für *Hydrophilus* (HEIDER, GRABER, CARRIÈRE). Bei dem letztgenannten Käfer erkennt



man aus GRABER'S Abbildungen über dem schon ausgebildeten, leicht eingesenkten Drüsenorgan ein körniges oder regelmäßiges, mehr in Säulchen angeordnetes Secret. Auch ist bei ihm wie CARRIÈRE nicht nur von einer solchen Secretlage, sondern auch von den entsprechend modifizierten Außenteilen der Zellen die Rede, welche gegenüber dem Plasma der cylindrischen Zellen ein geringeres Färbungsvermögen besitzen. Dies würde also mit den oben für *Dytiscus* beschriebenen Verhältnissen übereinstimmen, wie auch aus CARRIÈRE'S Darstellung und seiner freilich mehr skizzenhaften Abbildung (Fig. 3, p. 121) das Vorhandensein eines „Stäbchensaums“ zu entnehmen ist; freilich wird dieser von ihm wie von GRABER nur auf die Anordnung des Secrets zurückgeführt. Daß es sich so verhält, ist nicht unmöglich und wurde weiter oben als Vermutung bereits geäußert. Eine gewisse Regelmäßigkeit in der Anordnung des von der embryonalen Abdominaldrüse ausgeschiedenen Secrets besteht nach WHEELER'S Darstellung auch bei *Nepa*, indem es sich in ziemlich langen, fast parallel gelagerten oder pinselförmig angeordneten Fäden über der Drüsenoberfläche befindet.

Ähnlich wie bei den genannten Käfern, besonders bei *Donacia* nach HIRSCHLER und *Acilius* nach PATTEN verhalten sich die Abdominalextremitäten auch bei *Meloë* nach NUSBAUM, GRABER und CARRIÈRE, bei welchen Käfern die Drüsenatur infolge der starken Secretproduktion, sowie dadurch sehr deutlich hervortritt, daß sich die Ränder des Organs stark krümmen. Auf diese Weise wird aus der schüsselförmigen Einsenkung schließlich ein Säckchen, welches sich nur noch durch einen Porus nach außen öffnet und durch diesen das Secret abgibt. Nach NUSBAUM'S, von GRABER bestätigter Angabe machen bei *Meloë* sogar die stummelförmigen Anhänge der folgenden Abdominalsegmente eine ähnliche, wenn auch längst nicht soweit gehende Modifikation wie der 1. Abdominalanhang durch, erfahren eine Einsenkung der hochcylindrischen Zellschicht und sondern sogar eine „klebrige Masse“ ab, was wegen des Vergleichs dieser Gebilde mit den ersten Abdominalextremitäten und wegen ihrer Auffassung von Wichtigkeit wäre.

Drüsiger Natur sind zum Teil auch die bestehenbleibenden Abdominalanhänge der Insecten (Apterygoten), doch kann auf die weit ausschauende Frage eines Vergleichs mit derartigen Organen hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf das Verhalten der anscheinend häufig zu Drüsen umgewandelten Abdominalanhänge bei den Embryonen anderer Insecten, soweit diese nicht bereits erwähnt



werden mußten. Die Frage hat aber begrifflicher Weise schon mehr interessiert und es sei in dieser Beziehung auf die Darstellungen von WHEELER, CARRIÈRE, GRABER, HEIDER und NUSBAUM verwiesen.

Was das spätere Schicksal des abdominalen Drüsenorgans betrifft, so stimmen meine Beobachtungen mit denen von GRABER, SELYS LONGCHAMPS und HIRSCHLER an *Hydrophilus*, *Tenebrio*, *Donacia* und anderen Insecten überein, wonach es unter das Epithel versenkt wird und einer allmählichen Degeneration verfällt. An den ältesten mir zur Verfügung stehenden und der Larve schon recht ähnlichen Embryonen sind die beiden Drüsenorgane zwar äußerlich noch zu erkennen, treten aber doch schon recht zurück und daß dies auch durch die Schnitte bestätigt wird, wurde bereits vorher erwähnt. Die beiden ältesten Embryonen, welche mir zur Verfügung standen, zeigten das Drüsenorgan nur noch ziemlich undeutlich, doch ließ sich nicht entscheiden, ob dies bei diesen beiden Embryonen nur mehr zufällig der Fall war oder ob es sich stets so verhält. Die Untersuchung auf Schnitten erwies jedenfalls, daß das Drüsenepithel in ungefähr entsprechender Weise noch vorhanden war, wie dies in Fig. Q dargestellt wurde; auch die vorher beschriebene Verbindung mit der Embryonalhülle war festzustellen. Dagegen ergab sich insofern ein Unterschied, als von dem Rande her sich kleinere, in beträchtlicher Anzahl vorhandene Hypodermiszellen über die großen Epithelzellen vorschoben. Dies erweckt den Eindruck, als wenn es von der Hypodermis überwachsen und dadurch in die Tiefe versenkt werden sollte. Möglicherweise ist es dadurch schon jetzt weniger deutlich wahrzunehmen. Ob es sich hier noch erhält und sogar noch eine gewisse Modifikation erfährt, worauf Schnitte durch junge Larven hinzudeuten schienen, ließ sich aus Mangel an Material noch nicht mit Sicherheit entscheiden. Jedenfalls ist an der soeben ausgeschlüpften Larve von dem abdominalen Drüsenorgan äußerlich nichts mehr aufzufinden, denn die betreffenden Stellen des 1. Hinterleibsringes gleichen vollständig derjenigen der nächstfolgenden Segmente.

Weitere Ausbildung der Körperform bis zur Erlangung der Larvengestalt.

In den zuletzt besprochenen Stadien der Embryonen (Fig. F G, S. 512) zeigt das Abdomen gegen vorher keine wesentliche Veränderung seiner Gestalt, nur erscheint es nach hinten weniger zugespitzt, sondern etwas breiter. Die Zahl seiner Segmente, das

Telson eingeschlossen, läßt sich äußerlich nur auf 10 bestimmen; es muß also eine Verschmelzung der hinteren Segmente stattgefunden haben. Stigmen sind 8 Paare vorhanden; sie liegen auf den wulstigen Erhöhungen der Segmente, die hinter ihnen noch eine kleinere Einsenkung zeigen (Fig. F). Ganglien lassen sich am Hinterleib von außen anfangs noch 9, später nur noch 8 Paare erkennen.

Auf dem folgenden, hier in Betracht zu ziehenden Stadium ist der Keimstreifen erheblich breiter geworden und der Embryo erscheint dadurch gedrungener, zumal in seiner hinteren Region eine Verkürzung eingetreten ist (Fig. R). Um die Beschreibung wieder mit der vorderen Region zu beginnen, sei zunächst erwähnt, daß die Ausbildung des Kopfes noch immer weit zurück ist, denn der Embryo liegt mit dem Vorderende dem Dotter flach auf, wie auch aus dem späteren Stadium der Fig. S. zu entnehmen ist. Die Sonderung des Clypeus von der Oberlippe ist noch immer recht undeutlich und das Labrum selbst stellt wie früher eine von hinten her eingekerbte Platte dar. Die Antennen sind länger und schlanker geworden, ebenso die Mandibeln. Während die ersteren noch ungliedert erscheinen, fällt in diesem Stadium an den Mandibeln eine mehrfache Einkerbung auf, welche sie in einen größeren basalen und zwei kürzere periphere Einschnitte zu gliedern scheint (Fig. R) und ihnen eine große Ähnlichkeit mit den jetzt ebenfalls gegliederten 1. Maxillen gibt. Dieses Verhalten erinnert jedenfalls an die bei niederen Insecten, z. B. bei *Machilis* vorhandene und mit den entsprechenden Verhältnissen der Myriapoden verglichene Gliederung der Mandibeln (SILVESTRI, BERLSE). Übrigens scheint sie bei *Dytiscus* nur ein recht vorübergehendes Stadium darzustellen, denn auf dem in Fig. S abgebildeten, freilich schon erheblich älteren Stadium ist von den Einkerbungen an den Mandibeln nichts zu bemerken. Daß den Mandibeln der wohl als primitiv anzusehende Charakter der Zweilappigkeit bei *Dytiscus* fehlt, wurde bereits weiter oben erwähnt.

Die 1. Maxillen sind bedeutend länger geworden und die früher (Fig. F) sehr deutliche Zweilappigkeit tritt mehr zurück, bleibt aber, wenn auch in ziemlich rudimentärer Form erhalten; die Maxillen erscheinen nunmehr gegliedert (Fig. R). Während sie früher direkt nach hinten und sogar etwas nach außen gerichtet erschienen (Fig. F), sind sie jetzt gegeneinander und nach der Mittellinie zugewendet.

Eine sehr beträchtliche Veränderung ist mit den 2. Maxillen vor sich gegangen, indem sie aus ihrer Lage hinter den 1. Maxillen noch mehr gegen die Medianlinie und nach vorn rückten, so daß sie fast auf die Höhe der Mandibeln zu liegen kommen (Fig. R).

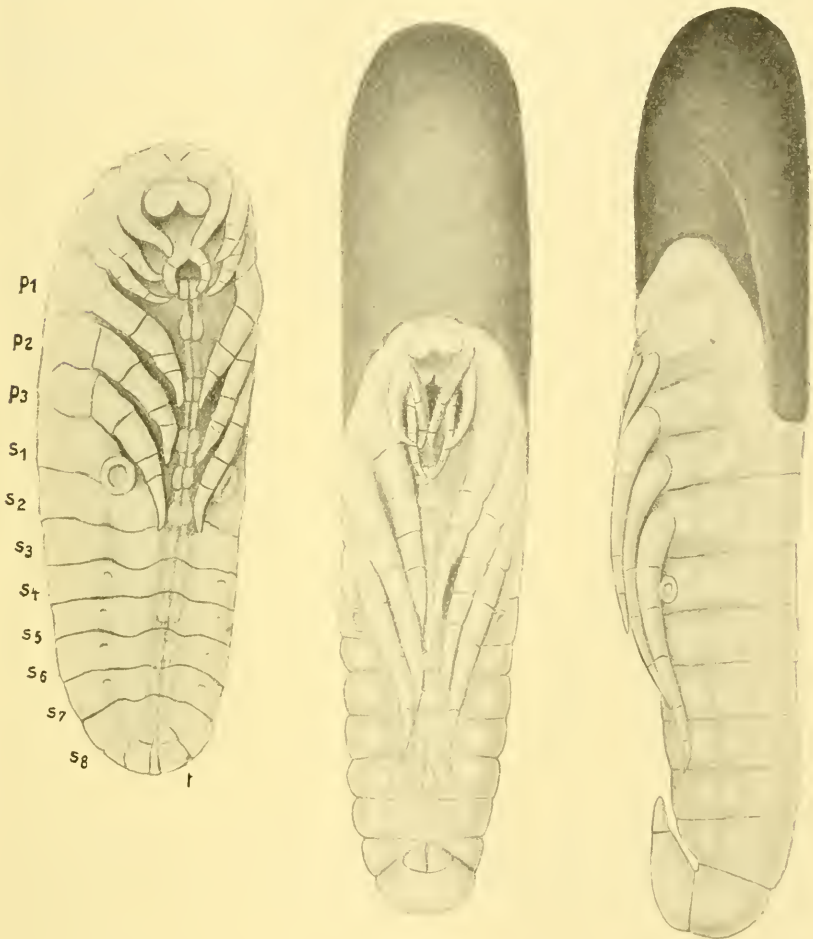


Fig. R.

Fig. S.

Fig. T.

Fig. R. Älterer, vom Dotter abgelöster Embryo (Keimstreif) mit weit ausgebildetem Drüsenorgan am 1. Abdominalsegment ( $p_1-p_3$  die 3 Beinpaare,  $s_1-s_8$  Abdominalsegmente,  $t$  Telson. 21 : 1.

Fig. S. Älterer Embryo mit weiter ausgebildeten Mundwerkzeugen in der Ventralansicht. Abdomen erst wenig umgeschlagen, Eidotter dunkel gehalten. 16 : 1.

Fig. T. Noch etwas älterer Embryo in der Seitenansicht, Abdomen etwas weiter umgeschlagen, Dotter dunkel gehalten. 17 : 1.

Gleichzeitig hat sich ihre Vereinigung zur Bildung des Labiums vollzogen, dessen Stammteil und Taster auf diese Weise geliefert werden.

Wie die Kopfgliedmaßen so haben auch die des Thorax an Umfang beträchtlich zugenommen und ihre Gliederung erfahren. Von der 1. Abdominalextrimität war bereits vorher ausführlich die Rede; die ebenfalls schon besprochenen Höcker der Hinterleibsringe gleichen sich allmählich aus; überhaupt bringen die am Abdomen sich vollziehenden Wachstumsvorgänge ziemliche Veränderungen in der Beschaffenheit der Oberfläche mit sich, wodurch auch die Stigmen mehr seitwärts verlagert werden. Auf dem zuletzt besprochenen Stadium (Fig. R) ließen sich die Stigmenpaare nur noch zum Teil und zwar allein diejenigen des 4.—7. Abdominalsegments erkennen. Freilich standen mir von diesem wie von dem darauf folgenden Stadium nur wenige Embryonen zur Verfügung, so daß eine genauere Untersuchung des vom Dotter abgelösten Keimstreifens leider nicht möglich war. Außer dem Verhalten der hinteren Stigmen wäre dasjenige der letzten Segmente und ihrer Ganglien von Wichtigkeit gewesen. So läßt sich vorläufig nur sagen, daß äußerlich 8 abdominale Ganglienpaare wahrnehmbar sind, welche den 8 deutlich abgegrenzten Segmenten angehören. Ein 9. Segment folgt; wie aber die Reduktion der vorher vorhandenen 11 Segmente und ihre Verschmelzung vor sich geht, muß ich zunächst unentschieden lassen.

Wie die letzten Hinterleibsringe, so erfahren die Ganglienpaare eine weitere Reduktion, was allerdings auf diesem Stadium mit seinen 8 Ganglienpaaren noch nicht so sehr hervortritt, zumal sich die letzten der früher vorhandenen 11 Abdominalganglienpaare äußerlich kaum ausprägten. Die Zusammendrängung der hinteren Ganglienpaare muß auf diesen Stadien sehr rasche Fortschritte machen, denn schon bei dem in Fig. S dargestellten Embryo erscheint die Ganglienzahl wesentlich reduziert und das letzte, ziemlich umfangreiche Ganglienpaar liegt bereits weit nach vorn gerückt, im 5. Abdominalsegment. Die Veränderungen, welche das Bauchmark erfahren hat, sind also gegenüber dem vorher besprochenen Stadium trotz des verhältnismäßig geringen Altersunterschiedes recht beträchtliche.

Es sollen nur noch drei, nämlich die in Fig. S, Fig. T und Fig. V, W dargestellten Stadien zur Besprechung kommen. In den beiden ersteren ist der Embryo nochmals mit dem Dotter wieder-



gegeben und zumal das Stadium der Fig. S zeigt, wie langsam bei *Dytiscus* die Bewältigung des Dotters vor sich geht. Genau ein Drittel des Dotters ist an der Ventralseite vom Keimstreifen nicht überwachsen und am Rücken ist der dotterfreie Bezirk noch erheblich größer. Hier bemerkt man im Bereich des 2. und 3. Thoraxringes ein bereits schildförmiges, nach hinten durch einen Verdickungsrand abgeschlossenes Gebilde, das sogenannte Dorsalorgan, welches in eine nach hinten spitz zulaufende Platte übergeht und von ihr durch den das Schild begrenzenden Verdickungsrand ge-

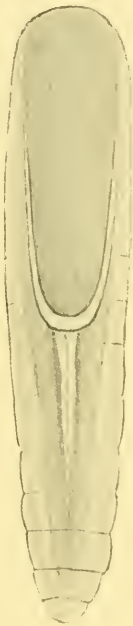
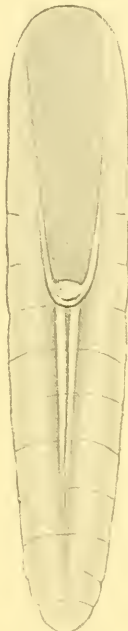
Fig. U<sub>1</sub>.Fig. U<sub>2</sub>.Fig. U<sub>3</sub>.

Fig. U<sub>1</sub>, U<sub>2</sub>, U<sub>3</sub>. Ältere Embryonen etwas verschiedener Stadien (Fig. S, T) in der Rückenansicht zur Erläuterung des Dorsalorgans und Rückenschlusses, in U<sub>1</sub> u. U<sub>2</sub> der ganze Embryo (mit Dotter dargestellt); in U<sub>3</sub> der Embryo vom Dotter abgelöst. 11:1.

trennt wird (Fig. U<sub>3</sub>). Die Platte reicht bis zur Mitte des 3. Hinterleibsringes und geht dort in einen schmalen Ectodermstreifen über, der bis zum 6. Abdominalsegment zieht, wo er sich infolge der hier bereits stattgefundenen Ausbildung der Rückenfläche in der gleichartig erscheinenden Umgebung verliert. Vor dem Schild schimmert der Dotter durch die hier noch sehr dünne Zellbedeckung durch



und das gleiche ist auch an den Seiten des Schildes, sowie seiner plattenförmigen Fortsetzung nach hinten der Fall (Fig. U<sub>3</sub>). Das Dorsalorgan liegt also mit seiner hinteren Verlängerung dem Dotter auf; von den Seiten her reichen die ecto-mesodermalen Seitenplatten ziemlich nahe heran, so daß die Rückendecke in dieser ganzen Region schon dicht vor ihrer Ausbildung steht.

Zur Erläuterung des in Fig. U<sub>3</sub> gegebenen Bildes sei hinzugefügt, daß die vordere Dottermasse (Fig. T) abpräpariert wurde und infolgedessen das Vorderende des Embryos sichtbar ist. Letzteres ist bei den Rückenansichten Fig. U<sub>1</sub> und U<sub>2</sub> nicht der Fall, so daß der noch nicht einbezogene Teil des Dotters bei ihnen deutlich hervortritt. Von dem schild- bzw. halbmondförmigen Dorsalorgan ziehen als Ausdruck entsprechender Gewebstreifen 2 ursprünglich den Embryo dorsal begrenzende, dann aber frei am Dotter hinlaufende und sich in ihm verlierende Bänder nach vorn (Fig. U<sub>1</sub> u. U<sub>2</sub>, Fig. T). Die Ausbildung der Rückenfläche vollzieht sich in verhältnismäßig kurzer Zeit, denn die 3 vom Rücken dargestellten Embryonen, welche eine recht verschiedene Form des Dorsalorgans zeigen, weichen im Alter und ihrer sonstigen Ausbildung nur wenig voneinander ab. Das Dorsalorgan tritt bald immer mehr zurück und die Ausbildung der Rückenfläche schreitet von hinten her rasch weiter fort, wodurch der Dotter allmählich in das Innere des Embryos aufgenommen wird. Das Vorderende des Embryos rückt dabei immer weiter nach vorn, um schließlich an den vorderen Pol des Eies zu gelangen. Die komplizierten Vorgänge, welche sich hierbei, wie beim Rückenschluß und der damit in Zusammenhang stehenden Ausschaltung der Embryonalhüllen abspielen und nur durch eine größere Zahl von Schnittbildern erläutert werden könnten, sollen hier nicht besprochen werden; ebensowenig soll auf die zum großen Teil in Verbindung damit sich vollziehenden Veränderungen in der Gestalt des Kopfes eingegangen werden, die von HEIDER bei *Hydrophilus* eingehend behandelt und von DEGENER bei demselben Käfer, sowie im Vergleich dazu auch bei *Dytiscus* besonders im Hinblick auf die Ausbildung der Mundwerkzeuge beschrieben wurden.

Bezüglich der weiteren Entwicklung der Kopfanhänge sei nur erwähnt, daß die „Oberlippe“ während der ganzen hier besprochenen Entwicklungsperiode in ihrer Gestalt auffallend wenig Veränderungen erleidet und sich auch jetzt noch als die umfangreiche, am unteren Rande eingekerbte Platte zeigt, von welcher sich der Clypeus wenig abhebt (Fig. S). Mit der Verbreitung des Kopfes

tritt sie dann im Umfang etwas mehr zurück, erscheint jedoch noch immer als eine verhältnismäßig breite Platte (Fig. V). In dem letzteren, schon recht weit ausgebildeten und der Larve bereits ziemlich ähnlichen Embryonalstadium sind auch die Larvenaugen deutlich hervorgetreten und erscheinen jederseits als 6 paarweis angeordnete, dunkel pigmentierte Punkte von verschiedenem Umfang, indem das hinterste Paar am größten, das vorhergehende Paar weniger umfangreich und das vorderste am kleinsten ist (Fig. V, W). Ähnliches ist aus PATTEN'S Darstellung für *Acilius* zu entnehmen,

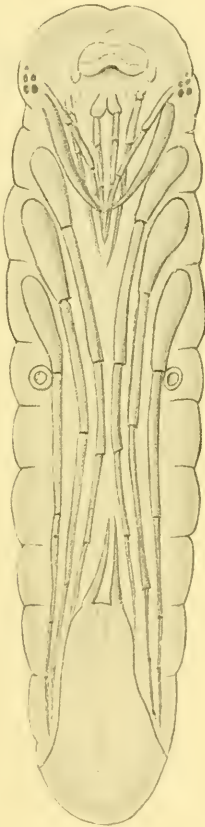


Fig. V.

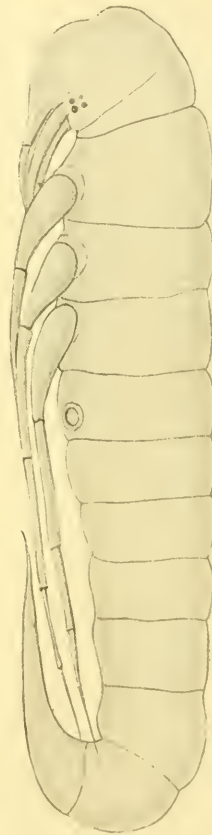


Fig. W.

Fig. V, W. Ziemlich fertig ausgebildete Embryonen mit Larvenaugen, weiter entwickelten Mundwerkzeugen und noch mehr umgeschlagenem Abdomen in ventraler und seitlicher Ansicht; abdominales Drüsengorgan noch deutlich ausgeprägt. 15: 1.

wonach den einzelnen Larvenaugen überhaupt eine weitgehende Verschiedenheit ihrer Struktur und Entwicklung zukommt.

Eine starke Veränderung erfuhren die Antennen gegenüber dem zuletzt besprochenen Stadium (Fig. R), indem sie sich seitdem bedeutend in die Länge streckten und ihre Gliederung erlangten. Die Mandibeln geben die auf kurze Zeit erkennbare Gliederung wieder auf und zeigen sich jetzt bereits, ihrer späteren Gestalt entsprechend, als die umfangreichen, bereits leicht gekrümmten Spangen (Fig. S), welche sich in dem letzten, hier zu besprechenden Stadium der bedeutenden Größe, die sie bei der Larve aufweisen, noch mehr nähern (Fig. V). Auch die beiden Maxillenpaare haben sich stark verlängert und ihre Gliederung ist ausgeprägter geworden. Am Stammglied der 1. Maxillen ist in Form eines unscheinbaren Anhangs distal und median der auch von DEGENER beschriebene und bei der Larve erhalten bleibende Rest der inneren Lade vorhanden. Der Hauptteil wird zum Taster wie bei den 2. Maxillen, deren Stammstücke sich zur Bildung der Unterlippe vereinigten, aber die Entstehung aus zwei Teilen noch deutlich erkennen lassen. Eigentlich zweigliedrig, erscheinen die Labialtaster infolge einer nachträglich eintretenden, also sekundären Gliederung wie aus 4 Gliedern bestehend.

Von den Thoraxextremitäten ist nur zu sagen, daß sie sich ähnlich wie die Mundwerkzeuge stark in die Länge gestreckt haben (Fig. S, T) und zumal in den späteren Stadien (Fig. V, W) entsprechend ihrer bedeutenden Länge bei der jungen Larve bis zum 7. oder 8. Segment reichen, wobei sie große Schlankheit zeigen (Fig. W). Von der modifizierten Abdominalextrimität, dem noch sehr deutlich sichtbaren Drüsenorgan des 1. Hinterleibsringes war oben bereits die Rede.

Eine wesentliche Veränderung hat das Hinterende erfahren, indem die schon erwähnte Reduktion der letzten Abdominalsegmente sich fortsetzte und eine Umknickung nach der Ventralseite eintrat, außerdem aber das 8. Hinterleibssegment an Länge bedeutend zunahm und sich dadurch dem Zustand näherte, den es bei der Larve zeigt. Ob die Größenzunahme des 8. Segments nur auf seinem eigenen Wachstum beruht oder zum Teil auf Kosten der sich rückbildenden folgenden Segmente geschieht, wird sich schwer entscheiden lassen, zumal die Konzentration der Ganglien nach vorn bereits früher stattfand. Die Lage des letzten Stigmenpaares fast ganz am äußersten Hinterende dieses stark verlängerten Hinterleibsabschnittes (ALT, PORTIER) spricht dafür, daß man in ihm nur das modifizierte

8. Segment vor sich hat. Jedenfalls ist bei der ausgebildeten Larve in dem ventralen Einschnitt am Hinterende des höchst umfangreichen 8. Hinterleibsringes nur eine recht kleine Platte vorhanden, welche die Styli trägt. Für die Bildung dieses sogenannten rudimentären 9. Abdominalsegments stehen die vorhergehenden 3 oder doch mindestens 2 Hinterleibsringe (der 9. und 10.) des Embryos, sowie dessen Telson zur Verfügung. Der darüber gelegene After ist gewiß in das Bereich dieses sogenannten 9. Segments zu rechnen, wenn er auch über dessen Grenze zu liegen scheint. Allerdings hängt letzteres auch von dem Kontraktionszustand des Hinterendes, speziell der Afteröffnung ab und nach der von PORTIER gegebenen Abbildung (fig. 28 p. 231) liegt z. B. die Afteröffnung im Bereich des die Styli tragenden Abschnittes. Daß die darüber am Hinterende des 8. Ringes (über den Styli) liegenden Stigmen dem 8. Segment angehören und hierher verlagert wurden, ist wohl nicht zweifelhaft; auch beim Käfer gehören sie dem 8. Segment zu.

Die im Bereich des 7. Segments erfolgende Umbiegung ist anfangs unbeträchtlich (Fig. S), wird aber mit der Größenzunahme des 8. Segments immer stärker (Fig. T). Die Styli erscheinen um diese Zeit als plumpe, kegelförmige Gebilde, die dem Ende des 8. Segments dicht ansitzen, so daß es sich bei den rudimentär gewordenen Segmenten nur um eine Erhaltung der Sternite handeln kann. Die Styli werden, wie bei den Insecten im allgemeinen, so auch bei den Coleopteren im besonderen, als aus Abdominalextremitäten hervorgegangen aufgefaßt (HEYMONS, WANDOLLECK u. a.). Bei *Dytiscus* und anscheinend auch bei anderen Käfern dürfte sich dies kaum direkt nachweisen lassen, denn die Gliedmaßenhöcker des Abdomens sind an den hinteren Segmenten und auch am 9. Segment, auf welches es hauptsächlich ankäme, nach meiner Beobachtung so wenig prominent, daß sich ein direkter Übergang in die Styli jedenfalls nicht feststellen ließ; vielmehr hat man den Eindruck, daß sie unter Verwendung beträchtlicher Partien des „9. Segments“ als recht umfangreiche Gebilde auftreten. In letzterer Hinsicht ist allerdings noch ein Vergleich weiterer Zwischenstadien nötig. Aus der plumpen Form gehen die Styli bald in eine schlankere Gestalt über. Das 8. Segment nimmt nun rasch an Umfang zu und reicht mit seiner Spitze bis zum 4. Segment, mit den Styli sogar bis in das Bereich des 3. Segments (Fig. V, W). Erst beim Ausschlüpfen der Larve wird das Hinterende wieder umgeschlagen und in seine natürliche Stellung gebracht.

### Literaturverzeichnis.

- ALT, W., Ueber das Respirationssystem von *Dytiscus marginalis* und seiner Larve, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 99, 1912.
- BAUER, A., Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*, *ibid.*, Vol. 95, 1910.
- BERLESE, A., *Gli Insetti*, Vol. 1, Mailand 1909.
- CARRIÈRE, J., Die Drüsen am ersten Hinterleibsring der Insektenembryonen, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 11, 1891.
- DEEGENER, P., Entwicklung des Darmkanals und der Mundwerkzeuge von *Hydrophilus*, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 68, 1909.
- , *Die Metamorphose der Insekten*, Leipzig u. Berlin, 1900.
- EUSCHER, H., Das Chitinskelet von *Dytiscus marginalis*, *Inaug.-Diss.*, Marburg 1910.
- FRIEDERICH, K., Untersuchung über die Entstehung der Keimblätter und die Bildung des Mitteldarms bei den Käfern, in: *Nova Acta Acad. Leopold.*, Vol. 85, 1906.
- GRABER, V., Ueber die Polyypodie der Insekten-Embryonen, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 13, 1888.
- , Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten, in: *Denkschr. Akad. Wiss. math.-nat. Cl.*, Vol. 57, 1890.
- , Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten, *ibid.*, Vol. 58, 1891.
- HEIDER, K., Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*, Jena 1899 und Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte, Spec. Teil, Jena 1891.
- HEYMONS, R., Zur Segmentierung des Insektenkörpers, in: *Abhandl. Akad. Wiss.*, Berlin 1895.



- HEYMONS, R., Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 24, 1896.
- , Ueber die abdominalen Körperanhänge der Insekten, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 16, 1896.
- , Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 62, 1897.
- , Der morphologische Bau des Insektenabdomens, in: *Zool. Ctrbl.*, Vol. 6, 1899.
- HIRSCHLER, J., Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes*, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 92, 1909.
- HOLSTE, G., Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis*, *ibid.*, Vol. 96, 1910.
- JANET, CH., Sur la morphologie de l'Insecte, Limoges 1909.
- , Sur l'Ontogenie de l'Insecte, Limoges 1909.
- KOROTNEFF, A., Die Embryologie von *Gryllotalpa*, *ibid.*, Vol. 41, 1885.
- LÉCAILLON, A., Contributions à l'étude des premiers phénomènes du développement embryonnaire chez les Insectes (Coléoptères), in: *Arch. Anat. Micr.*, Vol. 1, 1897.
- , Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides, *ibid.*, Vol. 2, 1898.
- , Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire des Chrysomélides, Thèse, Paris 1898.
- NUSBAUM, J., Die Entwicklung der Keimblätter bei *Meloë praescarabaeus*, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 8, 1888—1889.
- , Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens u. der Bauchanhänge der Insekten, *ibid.*, Vol. 19, 1889—1890.
- , Zur Frage der Rückenbildung bei den Insektenembryonen, *ibid.*, Vol. 10, 1890—1891.
- PATTEN, W., The development of Phryganids etc., in: *Quart. Journ. Micr. Sc.*, Vol. 24, 1884.
- , Studies on the eyes of Arthropods, in: *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, Vol. 6, 1886; eyes of *Acilius*, *Journ. of Morphology*, Vol. 2, 1889.
- PORTIER, P., Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques, in: *Arch. Zool. expér. gén.*, 5. sér., Vol. 8, 1911.
- RATHKE, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1844.
- RUNGUIS, H., Der Darmkanal der Imago u. Larve von *Dytiscus marginalis*, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 98, 1911.
- SALING, TH., Zur Kenntniss der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor*, *ibid.*, Vol. 86, 1907.

- DE SELYS LONGCHAMPS, M., Recherches sur le développement embryonnaire de l'appendice du premier segment abdominal chez *Tembrio molitor*, in: Bull. Acad. Roy. de Belgique, Brüssel 1904.
- WANDOLLECK, B., Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der weiblichen Käfer, in: Zool. Jahrb., Anat., Vol. 22, 1905.
- WHEELER, W. M., Ueber drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipteren-Embryonen, in: Zool. Anz., Vol. 12, 1889.
- , The embryology of *Blatta germanica* and *Doryphora decemlineata*, in: Journ. Morph., Vol. 3, 1889.
- , A contribution to Insect-embryology, in: Journ. Morph., Vol. 8, 1893.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Zur Eibildung der Enteropneusten.

Von

**Otto Maser** (Gießen).

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 30.

Bei der morphologischen Untersuchung einer neuen Enteropneustenart wurde meine Aufmerksamkeit auf das Gonadenproblem der Enteropneusten gelenkt. Es schien mir nicht unwichtig, verschiedene in der Literatur vorhandenen Angaben über die Entwicklung der Geschlechtszellen zu prüfen und sie mit meinen eigenen Befunden, die hauptsächlich an *Balanoglossus clavigerus* gemacht wurden, zu vergleichen.

Bekanntlich ist gerade die Entwicklung der Gonaden bis zu den fertigen Geschlechtszellen, so intensiv die Anatomie der Enteropneusten auch durchforscht ist, vor den morphologischen Aufgaben, die diese Tiergruppe dem Zoologen stellte, in den Hintergrund getreten. Das im Inland nicht in allen nötigen Stadien zu habende Material, sodann die ungünstige Imprägnierung der Gonaden mit Dottermassen haben einer Klarlegung im Wege gestanden.

Noch in den neueren Arbeiten ist man von einer Berücksichtigung der Kernverhältnisse sehr weit entfernt, selbst eine Erforschung der Zellmetamorphosen allein ist noch nicht vollständig durchgeführt.

Auch bezüglich der Gonaden verdanken wir die Kenntnis der

grundlegenden Tatsachen SPENGLER. Er hat in seiner Monographie nachgewiesen, „daß die jungen Gonadenanlagen weder mit der Epidermis noch mit dem Coelom in Verbindung stehen, sondern zwischen beiden liegen, im Blutgefäßsystem, beziehungsweise in den Überresten des Blastocoels“ (SPENGLER, 1893, p. 445). Bei dieser Feststellung bediente er sich mit besonderem Nutzen der Arten *Harrimania kupfferi* und *Glossobalanus minutus*. Wenn auch diese Angaben nicht unwidersprochen geblieben sind (es tritt z. B. MORGAN für ihre Entstehung aus dem Mesoblast ein), so haben doch SPENGLER's neuere Untersuchungen über die Entstehung der Gonaden aus einem Zellstrang, der sich durch den Körper des Tieres zieht und die Anlagen der Gonade repräsentiert, diese Anschauung noch weiter gestützt, denn diese Anlagen „haben ihren Sitz in den Spalten zwischen den beiden Lamellen des Lateralseptums“ (SPENGLER, 1903, p. 302).

SPENGLER macht auch die ersten Angaben über den feineren Bau der Gonaden. Er findet sie aus einer Keimschicht bestehend und erkannte ihre Epithelnatur. Bei *Harrimania kupfferi*, einem Objekt, das nach ihm für das Studium der Gonaden sich am günstigsten erweist, stellte er die Zusammensetzung der Keimschicht aus „Keimzellen und Deckzellen“ fest. Er beschreibt sie: „Während die Deckzellen klein, abgeplattet und mit einem länglichen Kern ausgestattet sind, zeichnen die Keimzellen sich schon früh aus durch ihren verhältnismäßig großen Protoplasmaleib und einen großen, runden Kern, in dem ein Kernkörperchen sichtbar ist (Taf. 16 Fig. 76sa<sup>1</sup>, Fig. 78a). Sie sind sowohl in Hoden als in Ovarien vorhanden und in beiden Fällen von gleicher Größe und Beschaffenheit, so daß sie die indifferenten Anfangsstadien der Ei- wie der Samenzellen darstellen. In den Ovarien wachsen sie heran und werden dadurch, indem sie sich in immer reicherm Maße mit Deutoplasma-Körnchen beladen, zu Eizellen. Mittlerweile vermehren sich die Deckzellen sehr stark und rücken zu einem einfachen Epithel an einander, indem die Eizellen nach außen an die Grenzmembran gedrängt und so gegen die Höhle des Ovariums ganz abgeschlossen werden“ (SPENGLER, 1893, p. 654).

Aus dem Studium der Literatur ist ein Gegensatz der Anschauungen nicht zu übersehen, und ich bin der Überzeugung, daß dieser Gegensatz weniger in der Deutung der beobachteten Zustände zu suchen ist, als vielmehr in den Objekten selbst. SPENGLER's Objekt war *Harrimania kupfferi*. Seit den Untersuchungen BATESON's über die Entwicklungsgeschichte von *Dolichoglossus kowalevskii* und von

DAVIS über die von *D. pusillus* wissen wir, daß Enteropneusten eine „direkte“ Entwicklung einschlagen können, daß sie die erste Periode ihres Larvenlebens in der Eischale verbringen und sich durch die Abwesenheit der Tornaria auszeichnen können. Wie für diese zu den Harrimaniiden gehörigen Formen ist die direkte Entwicklung auch für *H. kupfferi* anzunehmen. *H. kupfferi* nimmt außerdem in der Größe der Eier eine Sonderstellung ein. Sie werden ungeheuer groß im Verhältnis zu denen anderer Enteropneusten. SPENGLER gibt ihre Maße mit beinahe 1,5 mm im Längsdurchmesser und etwa 1 mm im Querdurchmesser an und schließt daran an: „Solche Maße lassen gewiß auf eine „direkte“ Entwicklung schließen“ (SPENGLER, 1893, p. 657).

Bei dieser extremen Differenzierung wird daher niemand ein für die Ovogenese der Enteropneusten allgemein zutreffendes Schema erwarten dürfen.

Wenden wir uns der Ovogenese bei Arten der Gattung *Balanoglossus* zu, so fällt uns vor allem die überaus reiche Ausstattung der Gonaden mit Dotter auf, eine Substanz, von der SPENGLER „bei *B. kupfferi* nur in einigen Individuen und auch da nur an begrenzten Stellen etwas wahrgenommen“ hat (SPENGLER, 1893, p. 656). SPENGLER hat ihn in seiner Monographie geschildert und fand ihn „in Massen von unregelmässiger, prismatischer Gestalt“. Er hat den Eindruck, daß es sich um ein Epithel handeln könne, dessen Zellen die Dottermassen enthielte. Da er aber ihnen nicht mit Gewißheit einen Kern zuschreiben konnte, obwohl er platte Kerne beobachtete, verhielt er sich skeptisch gegenüber der Zellnatur. Derselbe Autor erkannte auch ihre Bedeutung für die Ernährung der Geschlechtszellen. Später hat WILLEY in seiner Arbeit über *Ptychodera flava* der Produktion der Dottermassen seine Aufmerksamkeit geschenkt. Er nennt sie ihrer Färbbarkeit mit Eosin wegen „eosinophile globules“ und ist über ihre Natur zum Ergebnis gekommen, „that these cells do not contain normal nuclei, for the simple reason that the eosinophile globules themselves are apparently products of nuclear degeneration“ (WILLEY, 1902, p. 241). Diese seltsame Theorie, gegen die sich auch SPENGLER ausgesprochen hat, erscheint mir vollständig verfehlt. Es ist nicht einzusehen, wie diese ungeheuren eosinophilen Dottermassen, die die Zelle ausfüllen, aus dem Kern durch Degeneration entstehen sollen; ebenso wie seine Vorstellungen über die wahrscheinliche Hypertrophie und die anschließende Vielfältigung der Nucleoli als Ursprung der Dottermassen sehr un-



motiviert sind. Denn der Nachweis von „clear refringent inclusions“ in den großen Zentralkügelchen des Dotters ist zur Begründung der Verwandtschaft mit echten Nucleoli ungenügend.

Verfolgen wir dagegen die Ausführungen K. C. SCHNEIDER's, dessen Untersuchungsobjekt *Balanoglossus clavigerus*<sup>1)</sup> gewesen ist: „Die Epithelzellen entwickeln sich fast im ganzen Bereich der Gonade zu Dotterzellen (Fig. 545), nur an wenigen Punkten (Keimherde) verharren die Zellen unverändert und werden hier leicht übersehen. Die Dotterzellen wachsen enorm heran, und der aus ihnen austretende Dotter erfüllt oft die Sackhöhle vollständig“ (SCHNEIDER, 1902, p. 690). Er bildet in Fig. 545 seines Lehrbuchs die Dotterzellen ab als deutlich abgegrenzte Zellen, die mit stark in Eisenhämatoxylin sich färbenden Dotterkörnern erfüllt sind und die einen flachen, kleinen Kern in ihren feinen Zellmembranen tragen. Diese Kerne sind jedenfalls dieselben Gebilde, die SPENGLER an der Oberfläche der Massen als zahlreiche, kleine, platte Kerne wahrnahm.

Ich konnte speziell dieses Dotterzellstadium bei einem in Sagittalschnitten zerlegten Exemplar von *B. carnosus* beobachten. In diesen Schnitten fand ich die beiden Blätter des Epithels, das die Gonade zusammensetzt, da die Gonaden ihrer bedeutenden Ausdehnung wegen sich plattpreßten, fest aufeinandergedrückt (Taf. 30 Fig. 1). Die Membranen zwischen den einzelnen Zellen sind sehr fein, aber gut sichtbar, besonders in der Mitte, wo die Membranen beider Zelllagen zusammenstoßen. Hier ließ sich auch mit vollständiger Sicherheit feststellen, daß der kleine, platte Kern zu der Zelle gehört. Doch fand ich die Membran nicht den Kern enthaltend, wie SCHNEIDER sich ausdrückt, sondern ihn mit einer dünnen Plasmaschicht an die Membran gedrückt. Die Dotterkörner bestehen nach mit Hämalaun und Eosin gefärbten Präparaten aus zwei Schichten, einer tieftingierten, homogenen Zentralmasse und einer gleichartigen Zone von blaßroter Farbe. Diese Dotterkugeln heben sich besonders mit Eisenhämatoxylin gefärbt außerordentlich scharf ab, wie es die Fig. 2 zeigt. Um sie, die in großer Menge vorkommen, finden sich viele ebenfalls kuglige, kleinere Körner von gleicher Struktur. Sie liegen oft in der Randzone der großen Körner, die augenscheinlich eine Zerfallszone ist, und spalten sich auch aus ihnen ab. Man könnte zwar die Frage aufwerfen, ob der Prozeß vielleicht

1) SCHNEIDER schreibt irrtümlicherweise *Ptychodera clavata*.

nicht umgekehrt verlief; d. h. man müsse sich entscheiden, ob die Dotterkugeln mit ihren blassen Zerfallszonen durch Heraustreten aus den größeren ihre Entstehung verdanken, oder ob vielmehr — und dies entspräche dem natürlichen Verlauf eines physikalischen Vorgangs — die großen Tropfen durch Verschmelzung der kleinen Dottertropfen zustande kämen. Da aber in fortgeschrittener Entwicklung die Kugeln kleiner und kleiner werden, so ist über die Richtung des Verlaufs kein Zweifel möglich, um so mehr als sich dieser Zerfall der gewiß zähen Tropfen rein mechanisch durch Rütteln (veranlaßt durch die peritoneale Muskelschicht, die die Gonade umstrickt) vollziehen kann.

Sehr oft findet man den zentralen Teil der Dotterkörner mehr oder weniger vakuolisiert, was so weit gehen kann, daß die Kugel zu einer schaumartigen Struktur gelangt. Möglicherweise ist die eintretende Vacuolisierung der Vorbote der Auflösung. Die Dotterkugeln sind eingebettet in einer Flüssigkeit, die im Präparat als Gerinnsel erscheint.

Was die Geschlechtszellenbildung betrifft, so standen mir die frühesten Stadien der Eizellen nicht zur Verfügung. Auch die Gonade, die ich abbildete, um die Dotterzellen zu demonstrieren, gehörte einem männlichen Tier an. Das nächste Stadium, das ich beobachten konnte, zeichnete sich dadurch aus, daß zu den riesigen Dotterzellen noch zwei andere Zellarten hinzukommen, die in färberischem Verhalten unzweifelhaft verwandt sind. Es sind dies große Zellen, welche die „Genitalzellen“ SCHNEIDER'S repräsentieren und beträchtlich kleinere Gebilde, die Auxocyten desselben Autors (Fig. 3 u. 4). An irgendeiner Fläche eines Gonadenschnitts, in dem die Eizellen nicht eben zahlreich und schon so weit in der Entwicklung vorgeschritten sind, daß sie als solche genau kenntlich erscheinen, konnte ich eine Unmenge jener „Auxocyten“ bemerken, die reihenweise an der Gonadenmembran liegen. In diesen Reihen liegen in Abständen, die eine gewisse Regelmäßigkeit bezeugen, ebenfalls in epithelialer Lage, die „Ureizellen“, die an ihrem Plasma von eigentümlicher, lockerer Struktur und geringerer Färbbarkeit und ihrer weit größeren Masse leicht zu unterscheiden sind. In ausgezeichneter Weise lassen sich beide Arten von Keimzellen, die nach SCHNEIDER aus den Zellen der Keimherde des Gonadenepithels durch Differenzierung entstehen, in ihrem weiteren Verhalten nach Präparaten mit Hämatoxylin- und Orange-färbung studieren. Hier ist die Ureizelle samt ihrem Inhalt blau

gefärbt, dieselbe Farbe nehmen aber auf dem gemeinsamen, gelben Dotteruntergrund die Auxocyten an. Aus ihrer Lage muß man für beide Zellarten einen gemeinsamen, epithelialen Ursprung folgern. Die „Dotterkörner“ sind bei dieser Tingierung blaßblau bis milchig, die meist peripher gelagerten Kerne der Dotterzellen gut erkennbar. Die an der peripheren Wand gelegenen Auxocyten haben verschiedene Gestalt, sind entweder birnförmig, wie die Ureizellen, ohne deren Größe zu erreichen, oder langgestreckt oder kugelförmig. Die in der Nähe einer Ureizelle befindlichen Auxocyten wandern aus ihrer peripheren Stellung dem wenig von deren Wand abliegenden Ei zu und pressen sich fest an es an (Fig. 5 u. 6). Man sieht dann im Querschnitt eine große Eizelle von hellerer Färbung, umgeben von einer Anzahl, bis über ein Dutzend, Wachstumzellen. Eingeschlossen wird dieser Komplex von den Dotterzellen, deren Zellhäute eine Membran um die Keimzellen vortäuschen. Ihre Kerne, die an dieser Membran haften, bezeugen deren Zugehörigkeit zu den Dotterzellen. Der Komplex selbst hat sich ein wenig in das Innere der Gonade verschoben, und der Umfang der Gonade weist nun keine Wachstumzellen mehr auf. Die Verschmelzung des Eies mit den Auxocyten setzt ein. Der beobachtete Vorgang deckt sich also im wesentlichen mit SCHNEIDER'S Darstellung, doch weicht seine Abbildung des Verschmelzungsstadiums von meinem Befund ab. SCHNEIDER bildet eine Ureizelle ab mit umlagernden Wachstumzellen, die, ehe sie überhaupt mit ihr in Berührung gekommen sind, schon eine „Dotterhaut“ ausscheiden und erst innerhalb der Haut zusammenfließen. Ich konnte einen solchen Fall in den außerordentlich vielen Beispielen der Verschmelzung nur einigemal beobachten und halte ihn für nicht normal. Vielmehr tritt zuerst der Kontakt ein, und erst bedeutend später läßt sich eine eigene Membran der Eimutterzelle erkennen. Unter den Auxocyten ist vor und während der Verschmelzung eine beträchtliche Größenvariation bemerkbar. Wahrscheinlich sind sie befähigt, wie die Eizelle, Dotter aus der Füllung der Gonade aufzunehmen. Möglicherweise tritt auch aus dem prallen Inhalt des Eies nach Auflösung der Zellhaut zwischen den verschmelzenden Zellen ein Teil in die Hilfszelle über und vermehrt so ihr Plasma. Bezüglich des Verhaltens des Kernes kann ich SCHNEIDER direkt zitieren: „Er (der Kern) liegt während der Verschmelzung, die allseitig stattfindet, einseitig in der Eizelle, ist fast ganz frei von Mitom, dagegen von einer gleichmäßigen Körnelung dicht erfüllt, die sich von der Sarcokörnelung wenig unter-

scheidet, sodaß der Kern nur schwer, meist allein am großen Nucleolus, zu erkennen ist.“ Nach der Verschmelzung wird er sichtbar und ist von hellem Inhalt, in dem sehr fein verteilte Massen suspendiert sind (Taf. 30 Fig. 7). Der Nucleolus ist groß und scharf umrissen (Fig. 6). Die Auxocyten besitzen in genauer Übereinstimmung mit SCHNEIDER einen in ihrem stark tingierten Sark kaum sichtbaren Kern, dessen Nucleolus allein wahrnehmbar ist. Während der Verschmelzung verschwindet der Kern vollständig. In den folgenden Stadien der Entwicklung vergrößert die Eizelle ihr Volumen durch reichliche Aufnahme des Dotters. Sie ist dann bei Färbung mit Eisenhämatoxylin oder Brasilin mit einer außerordentlichen Menge kleiner schwarzer Körnchen durchsetzt, die in ihrer Färbbarkeit sich von den Dotterkörnern außerhalb des Eies wohl unterscheiden, eine Beobachtung, die auch SCHNEIDER machte. Daß der Dotter in dem Innern der Gonade in die Geschlechtszelle übergeführt wird, ist sicher, schwindet er doch aus der Gonade in demselben Verhältnis, als die Eizellen an Ausdehnung zunehmen. SCHNEIDER nimmt an, daß er in flüssigem Zustand aufgenommen wird. Aber das ist selbstverständlich, wenn man bedenkt, daß auch die „Dotterkörner“, von denen man allein annehmen könnte, daß sie in festem Zustand sich befänden, zum mindesten in späteren Stadien flüssig sind. Wenn große Dotterkörner zerfallen, so nehmen die Fragmente immer Kugelform an und schweben in der homogenen Dotterflüssigkeit. Dieser Zerfall setzt sich außerhalb des Eies bis zur Auflösung in jene umgebende Flüssigkeit fort, denn diese flüssige Masse füllt schließlich allein noch die Gonade aus, wobei sie die Eizellen umspült.

Bei einem in Sagittalschnitte zerlegten Exemplar konnte ich eine eigenartige Entwicklungsstörung der Eier beobachten. In den Gonaden hatten es nur einige wenige Eier zu jenen großen, massigen, dotterreichen Gebilden in ihrer Entwicklung gebracht, die größere Zahl war degeneriert und zurückgeblieben. Während die wenigen ausgebildeten Eier normal schienen, war bei den anderen der Kern etwas geschrumpft, und das Plasma enthielt fast keinen Dotter. Da außerhalb dieser Zellen der ernährende Dotter vollständig geschwunden war, so ist dieser pathologische Zustand bei der Abwesenheit wahrnehmbarer Parasiten aus dem Dottermangel zu erklären, derart daß einige Eier durch einen zeitlichen Entwicklungsvorsprung die Oberhand bei der Resorption des spärlichen Dotters gewannen, so daß die übrigen Zellen aus Nahrungsmangel



zugrunde gingen. Übrigens finden sich auch in Gonaden, die gar nicht anormal sind, zwischen den sich aneinander pressenden Eizellen einzelne degenerierte Zellen, die dieselben Symptome aufweisen.

Was das Deutoplasma der Eizellen und seine Beziehung zu den umgebenden Dottermassen angeht, hat SPENGLER bei *Harrimania kupfferi* eine Beobachtung gemacht, die den von mir hervorgehobenen Unterschied der Eibildung unterstreicht. Er schreibt: Die einzige Art, bei der . . . die Eizellen von verhältnismäßig sehr groben Deutoplasmakörnern angefüllt sind, ist eben *B. kupfferi* (Taf. 16 Fig. 75), bei welcher die fettähnliche Substanz nicht auftritt oder doch wenigstens nicht in der typischen Form. Wie bereits oben erwähnt, habe ich dort gelegentlich etwas angetroffen, was an dieselbe erinnert. Es handelt sich um zahlreiche Körnchen, welche durchaus den Deutoplasmakörnchen der reiferen Eizellen entsprechen, aber nicht in diesen gelegen sind, sondern die Zellen des inneren Ovarialepithels erfüllen. Ob sie wirklich der fraglichen Substanz in den Gonaden der übrigen Enteropneusten entsprechen, ist mir sehr zweifelhaft. Es spricht schon der Umstand dagegen, dass zwischen ihnen der Zellkern stets sehr deutlich sichtbar bleibt“ (SPENGLER, 1893, p. 657).

Auch in den folgenden Stadien stimmen meine Beobachtungen mit denen SCHNEIDER's gut überein. Das Mutterei wächst außerordentlich und umgibt sich mit einer dicken „Dotterhaut“ (Taf. 30 Fig. 8). Es erreicht bei *Bal. clavigerus*, dem untersuchten Objekt, einen Durchmesser von 0,12—0,16 mm, während der des Kernes zwischen 0,044—0,07 mm schwankt. Der Nucleolus mißt im Durchmesser 0,005—0,008 mm. (HILL gibt für den Eidurchmesser von *B. australiensis*  $\frac{1}{10}$  mm an.) Der Kern ist ein helles Bläschen, das den Hämatoxylin begierig aufnehmenden Nucleolus enthält, der von Vacuolen verschiedener Größe durchsetzt ist. Diese Vacuolen, denen keine Konstanz zuzuschreiben ist, haben ganz das Aussehen des von SPENGLER in Taf. 17 Fig. 21 der Monographie abgebildeten Kernkörperchens einer Eizelle von *Stereobalanus canadensis*.

Die außerordentlich dicke Dotterhaut ist nach SCHNEIDER von radiären Fasern durchzogen. Nach Färbung mit Metylgrün konnte ich dagegen eine Zusammensetzung aus Fasern oder Lamellen konstatieren, die das Mutterei tangieren und sich für kurze Strecken seiner Rundung anschmiegen oder diesen Tangentialfasern parallel



laufen. Daher findet man auch die Fasern der verschiedenen Eizellen alle in einer Hauptstreichrichtung verlaufen.

Zum Schlusse will ich die Befunde R. C. PUNNET's, die er bei „*Pt. laccadiviensis*“, einer von ihm aufgestellten Varietät von „*Ptychodera flava*“, gemacht hat, im Hinblick auf SCHNEIDER's und meine Beobachtungen einer vergleichenden Kritik unterwerfen. PUNNETT, der eine ectodermale Entstehung der Genitalzellen beweisen will, läßt sich durch fehlerhafte Beobachtungen an den Gonaden zu einer eigentümlichen Erklärungsweise der Vorgänge in den Gonaden verleiten. Nach seiner sehr wenig gestützten Hypothese gehen zwar die Genitalzellen aus dem Ectoderm hervor, das Mesoderm aber ist es, das diese Geschlechtszellen mit dem Dottermaterial versieht. Er schreibt: „Certain of the spindle-shaped mesodermal cells become first oval and then more or less spherical in shape (Pl. XL fig. 38, a—b), at the same time increasing slightly in bulk . . . . . A little later these cells appear to collect together in clusters of about 6—10 (fig. 38, c), which subsequently fuse together to form giant cells packed with granules and with the nuclei degenerating (fig. 38, d and e).“ Es wäre nicht ausgeschlossen, daß diese Vorstadien einer Dotterversorgung der Gonaden mittels mesodermaler Zellen wirklich durch die mit der Ureizelle verschmelzenden Wachstumszellen repräsentiert werden, die allerdings innerhalb der Gonadenmembran liegen, ohne daß PUNNETT jedoch den Unterschied morphologischer wie physiologischer Art erkannt hätte. Das Schicksal jener „giant cells“ ist aber nach seiner Beschreibung so seltsam, daß an der Unrichtigkeit der Beobachtung gar nicht gezweifelt werden kann. Er fährt nämlich fort: Later the nuclei disappear and the giant cells apply themselves close to the gonad. Where this occurs the wall of the gonad seems to break down and by some method which is not clear the nutriment stored in the giant cells is transferred to the interior of the gonad where it loses its granular appearance (cf. Pl. XL. fig. 37) (PUNNETT, 1903, p. 662). Was PUNNETT als solche sich der Gonadenwand als kreisförmige Ausbuchtungen anlegende Zellen deutet, sind unzweifelhaft Querschnitte stark gefüllter Blutgefäße, die peripher innerhalb der Membran hinziehen. Diese Auslegung erklärt auch ohne weiteres die Tatsache, daß die in den „Riesenzellen“ aufgespeicherte Nahrung in das Innere der Gonade überführt wird.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BATESON, W., 1884, The early stages in the development of *Balanoglossus* (sp. incert.) in: Quart. Journ. micr. Sc., (N. S.), Vol. 24.
- DAVIS, B. M., 1908, The early life history of *Dolichoglossus pusillus* RITTER, in: Univ. Calif. Publ. in Zool., Vol. 4.
- HILL, J. P., 1894, On a new species of *Enteropneusta* (*Ptychodera australiensis*) from the coast of New South Wales, in: Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. 10 (2).
- MORGAN, T. H., 1894, The Development of *Balanoglossus*, in: Journ. Morphol., Vol. 9.
- PUNNET, R. C., 1903, The *Enteropneusta*, in: Fauna Geogr. Maldive Laccadive Archip., Vol. 2.
- SCHNEIDER, K. C., 1902, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
- SPENGLER, J. W., 1893, Die *Enteropneusten*, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 18. Monogr.
- , 1903, Neue Beiträge zur Kenntnis der *Enteropneusten* I. *Ptychodera flava* ESCHSCH. von Laysan, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat.
- , 1901, Die Benennung der *Enteropneusten*-Gattungen, in: Zool. Jahrb., Vol. 15, Syst.
- WILLEY, A., 1902, *Enteropneusta* from the South Pacific with notes on the West Indian species, in: Zool. Results, WILLEY Part VI., Cambridge.
-

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 30.

Fig. 1. Gonade von *B. carnosus* W. mit den ein Epithel bildenden Dotterzellen. Die schwarzen Kerne derselben liegen den Membranen an. Die Gonade gehört einem männlichen Tier an. Hämatoxylin-Eosin-Färbung. 300 : 1.

Alle folgenden Figuren sind von *Balanoglossus clavigerus* D. CH.

Fig. 2. Gonade eines weiblichen *B. clavigerus* in vorgerückter Entwicklung. Die Dotterkörner sind tief schwarz und in Zerfall begriffen. Die großen Eier, die schon das Verschmelzungsstadium durchgemacht haben, liegen der Membran der Gonade an. Der Nucleolus tief geschwärzt. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN und ORANGE G. 300 : 1.

Fig. 3. Wachstumszellen reihen sich an der Wand der kleinen Gonade. Andere sind in Verschmelzung mit einer Ureizelle begriffen, die sich durch Dotteraufnahme schon gewaltig vergrößert hat. Hämatoxylin-Orange. 300 : 1.

Fig. 4. Gonade mit Ureizellen, die ziemlich dem Rande angelagert sind, dabei Eizellen nach der Verschmelzung mit reicher Dottereinlagerung. Dotterkörner in Zerfall. 375 : 1.

Fig. 5. Kleine Gonade mit Verschmelzungsstadien der Auxocyten. Hämatoxylin-Orange G. 300 : 1.

Fig. 6. Eine einzelne Eizelle mit allein sichtbarem Nucleolus, umgeben von einem Kranze von Wachstumszellen. Hämatoxylin-Orange G. 300 : 1.

Fig. 7. Kleine Gonade mit Eizellen nach der Verschmelzung in der Dotteraufnahme. Das helle Kernbläschen ist wieder sichtbar. Dieselbe Färbung. 300 : 1.

Fig. 8. Muttereier in ihren Membranen mit großem hellen Kern und scharf tingiertem Nucleolus. Dieselbe Färbung. 300 : 1.

Für die Aufnahme des größten Teils der Abbildungen bin ich der Firma LEITZ, insbesondere Herrn Photographen BEFORT zu großem Dank verpflichtet.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

## Das Streptostylie-Problem

und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden.

Von

Dr. J. Versluys in Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 31 und 77 Abbildungen im Text.

### Fragestellung; einleitende Bemerkungen.

Diese Arbeit versucht die Frage zu beantworten, in welchem phylogenetischen Zusammenhange die als Streptostylie und Monimostylie bezeichneten Zustände des Sauropsidenschädels zueinander stehen. Wie schon in einer ersten Arbeit über dieses Problem (VERSLUYS, 1910A) kurz dargelegt wurde, glaube ich, die Streptostylie und die damit verbundenen Bewegungen im Schädel bei Eidechsen, Schlangen, Vögeln und einem Teil der Dinosaurier lassen sich zurückführen auf einen als metakinetisch bezeichneten Zustand des Schädels bei primitiven Diaptosauriern. Bei letzteren bestand meiner Ansicht nach der Schädel aus zwei gegeneinander beweglichen Abschnitten (Fig. A u. B), einem occipitalen Segment, aus den Occipitalia, dem Basisphenoid und Parasphenoid und den Ohrkapseln bestehend; und zweitens einem maxillaren Segment, welches den ganzen übrigen Schädel, also auch das Schädeldach einschließlich der Parietalia<sup>1)</sup> und die Knochen des Gaumens<sup>2)</sup> sowie die

1) Ich spreche immer von Parietalia, auch dort, wo diese Knochen beim erwachsenen Tiere zu einem unpaaren Knochen verwachsen sind.

2) Unter diesem Namen fasse ich Pterygoide, Palatine, ev. Transversa, zusammen.



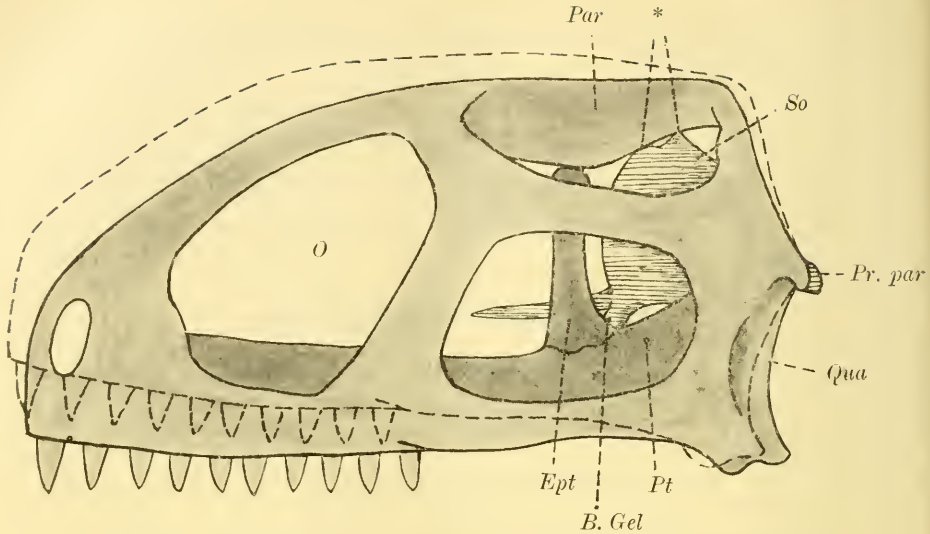


Fig. A.

Schema der Schädelbewegungen bei einem primitiven Diaptosaurier; metakinetischer Schädel (nach VERSLUYS, 1912, Textfig. 5; vgl. VERSLUYS, 1910A, tab. 12 fig. 4); das occipitale Segment ist schraffiert; das maxillare Segment, welches gegen das occipitale beweglich ist, ist in der Ruhelage, welche es bei geschlossenem Munde einnimmt, durch grauen Flächenton angegeben. Die Stellung, welche dasselbe Segment bei geöffnetem Maule etwa einnimmt, ist durch die gebrochene Linie angedeutet.

*B. Gel* Basipterygoidgelenk. *Ept* Epipterygoid. *O* Orbita. *Par* Parietale. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *So* Supraoccipitale. \* hintere Beugungslinie.

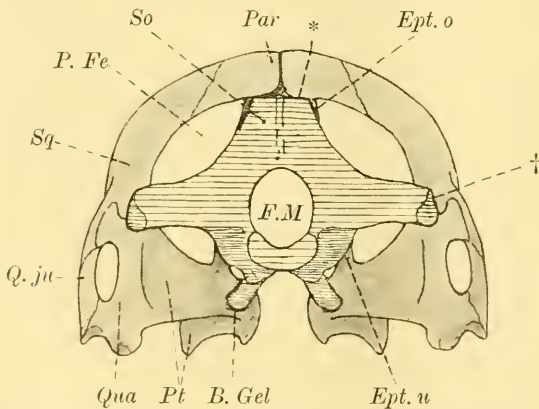


Fig. B. Hintere Ansicht eines metakinetisch modifizierten Diaptosaurierschädels, um die Lage und Ausdehnung des occipitalen Segmentes (horizontal schraffiert) und seine wenig ausgedehnte Verbindung mit dem maxillaren Segment zu zeigen; letzteres ist in grauem Flächenton angegeben (nach VERSLUYS, 1910A tab. 12 fig. 5). *B. Gel* Basipterygoidgelenk. *Ept.o* und *Ept.u* oberes und unteres Ende des Epipterygoid.

*F. M* Foramen magnum. *P. Fe* posttemporales Fenster. *Par* Parietale. *Pt* Pterygoid. *Q. ju* Quadratojugale. *Qua* Quadratbein. *So* Supraoccipitale. *Sq* Squamosum. \* hintere Beugungslinie. † Ende des Processus paroticus.

Quadratbeine umfaßte (BRADLEY, 1903, p. 482). Diese beiden Segmente standen nirgends in fester Nahtverbindung miteinander, sondern der Zusammenhang war ein etwas beweglicher, durch ziemlich reichliches Bindegewebe oder Knorpel vermittelt, zum Teil war es sogar ein gelenkiger (Basipterygoidgelenk). Besondere Muskeln, die man Schädelpterygoidmuskeln nennen kann, weil sie von der eigentlichen Schädelkapsel entsprangen und an den Pterygoiden inserierten, konnten die beiden Segmente des Schädels gegeneinander bewegen, eben weil diese so wenig fest miteinander verbunden waren. Die primitiven Diaptosaurier waren imstande, beim Öffnen ihres Maules das maxillare Schädelsegment gegen das auf der Wirbelsäule fixierte occipitale Segment zu bewegen, und zwar zog ein Teil der Schädelpterygoidmuskeln dabei die Pterygoide nach vorn; diese übten dann einen Druck auf den Oberkiefer und die Nasenregion aus, die dadurch, wie es von Eidechsen und Vögeln bekannt ist, gehoben wurden. Und diese Hebung mußte sich auf das feste Schädeldach fortsetzen bis an die etwas bewegliche Verbindung der Parietalia mit dem Supraoccipitale (Fig. A). Dabei fand auch eine Drehung statt in der Verbindung der Processus parotici mit den temporalen Deckknochen (Squamosum und Supratemporale) und den Quadratbeinen (Fig. B, bei †), welche gleichfalls durch reichliches Bindegewebe und auch Knorpel verbunden waren.

Hier möchte ich nun diese Frage näher erörtern und die Gründe bringen, die meines Erachtens beweisen, daß nicht nur der Schädel der Diaptosaurier, sondern auch der Schädel der Stammformen der Sauropsiden metakinetisch war. Daran werde ich eine Übersicht über die Umbildungen und die Rückbildungen der Schädelbewegungen bei den Sauropsiden, über die Entstehung von Streptostylie und Monimostylie aus dem metakinetischen Zustande anknüpfen.

Der Klarheit und Kürze wegen nenne ich Schädel, in denen irgendwelche Bewegungen stattfinden, kinetisch, Schädel, in denen keine Bewegungen auftreten, akinetisch. Der metakinetische Zustand ist ein spezieller Fall des kinetischen Zustandes (vgl. VERSLUYS, 1910A, p. 180, 197). Der Schädel kann nämlich auch in einer anderen Form kinetisch sein, und zwar so, daß die Hebung des vorderen Schädelteiles sich nicht auf das ganze Schädeldach fortsetzt, sondern nur bis zur Orbitalregion, wo dann das Dach durchbiegt; die bewegliche Verbindung der Parietalia mit dem Supraoccipitale, die hintere Beugungslinie fehlt dann, und es ist eine neue, vordere

Beugungslinie aufgetreten. Solche Schädel nenne ich mesokinetisch (VERSLUYS, 1910A, p. 197); hierher gehört u. a. der Vogelschädel.

Kommt neben einer hinteren Beugungslinie auch eine vordere (Durchbeugung des Schädeldaches zwischen den Orbitae) vor, so kann man von einem amphikinetischen Schädel reden (bei einem Teil der Eidechsen; VERSLUYS, 1910A, p. 197).

Ich habe zwecks Studiums der Schädel fossiler Reptilien verschiedene Museen besucht, so das British Museum Nat. Hist. in London, das American Museum Nat. Hist. in New York, das Peabody Museum in New Haven, das U. S. National Museum in Washington, das Carnegie Museum in Pittsburgh, das Musée Royal d'Historie naturelle in Brüssel, das Museum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. und die Sammlungen der Universitäten Tübingen und München. Für das weitgehende Entgegenkommen, das mir dabei überall erwiesen wurde, möchte ich nochmals meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Diese Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität zu Amsterdam angefangen und im Zoologischen Institut der Universität zu Gießen vollendet. Für mancherlei wertvolle Unterstützung bin ich Herrn Prof. C. PH. SLUITER und Herrn Prof. MAX WEBER in Amsterdam, und ganz besonders auch Herrn Prof. J. W. SPENGLER aufs herzlichste verbunden.

## 1. Teil.

### Über den Bau des Schädels und die Schädelbewegungen bei den Stammformen der Sauropsiden.

Um die Frage, ob der Schädel dieser Tiere metakinetisch war, beantworten zu können, muß zunächst erörtert werden, wie ihr Schädel gebaut war, soweit dieser Bau für das vorliegende Problem von Bedeutung ist. Dabei ist vor allem der Schädel der *Cotylosauria*, der *Pelycosauria* und der primitiveren *Diaptosauria* wichtig, da diese Formen den ersten Reptilien noch sehr nahe stehen. Wo diese Schädel ungenügend bekannt sind, kann manchmal noch durch Vergleichung anderer Reptilien oder durch Heranziehung des Amphibien-schädels ziemlich sichere Auskunft erhalten werden.<sup>1)</sup>

---

1) Ich betrachte die Reptilien als monophyletische Gruppe.

## 1. Über den Zusammenhang von Quadratbein, Pterygoid und Epipterygoid untereinander.

Quadratbein, Pterygoid und Epipterygoid waren zweifellos bei den primitiven Reptilien zu einem festen Ganzen verbunden. Hierfür sprechen besonders deutlich die Verhältnisse, welche SCHAUINSLAND (1900, 1903) und HOWES and SWINNERTON (1901) bei Embryonen von *Sphenodon* fanden. Es entsteht hier ein kräftiges, knorpeliges Palatoquadratum, aus welchem durch Verknöcherung das Quadratbein und das Epipterygoid entstehen, während sich im engen Anschluß an die Knorpelmasse das Pterygoid als Deckknochen bildet (Fig. C). Bei der Verknöcherung tritt eine innige Verbindung von

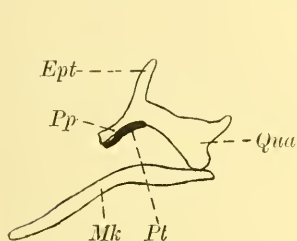


Fig. C.

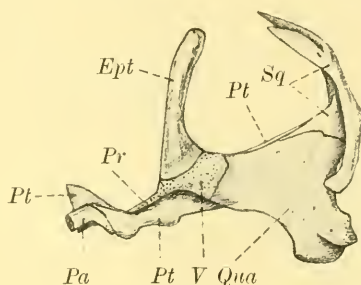


Fig. D.

Fig. C. Palatoquadratknochen bei einem jüngeren Embryo von *Sphenodon* (nach HOWES and SWINNERTON, 1901, tab. 3 fig. 4; das Pterygoid eingetragen nach fig. 5). 8:1. *Ept* Processus ascendens (verknöchert als Epipterygoid). *Mk* Meckelscher Knorpel. *Pp* Processus pterygoidens. *Pt* Pterygoid. *Qua* Teil der später als Quadratbein verknöchert.

Fig. D. Linkes Quadratbein, Pterygoid und Epipterygoid von einem älteren Embryo von *Sphenodon*, von außen gesehen (nach HOWES and SWINNERTON, 1901, tab. 4 fig. 11). Knorpel punktiert. Knochen glatt. 5:1. *Ept* Epipterygoid. *Pa* Palatinum. *Pr* Pterygoidfortsatz des Palatoquadratum. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *Sq* Squamosum. *V* knorpeliger Rest des Palatoquadratum.

Quadratbein und Pterygoid auf, indem beide Knochen sich mit größeren Flächen eng aneinander legen. Epipterygoid und Quadratbein sind noch bei alten Tieren durch eine größere Knorpelpartie direkt verbunden (Fig. D V). Das Palatoquadratum von *Sphenodon* schließt sich direkt an ursprüngliche Zustände der Fische und Amphibien an; besonders auffallend ist die Ähnlichkeit, die die Embryonen von *Sphenodon* in dieser Beziehung mit denen der Gymnophionen aufweisen (vgl. PETER, 1898). Dadurch wird es unmöglich, anzunehmen, daß bei den Stammformen von *Sphenodon* das Quadrat-



bein beweglich mit dem Pterygoid (und dem Epipterygoid) verbunden war wie bei Eidechsen; dann wäre eine so vollständige Erhaltung des knorpeligen Zusammenhanges dieser Skeletteile bei den Embryonen von *Sphenodon* nicht zu erwarten. Vielmehr ist die bewegliche Verbindung bei den Eidechsen aus einer unbeweglichen hervorgegangen, wie daraus erhellt, daß bei einer Reihe ganz verschiedener Lacertilier ein ehemaliger knorpeliger Zusammenhang von Quadratbein und Epipterygoid bei den Embryonen durch einen Blastemstrang noch angedeutet wird (Fig. E); in einigen Fällen, bei Embryonen von *Zonurus*, *Eremias* und *Mabuia*, verknorpelt dieser Strang

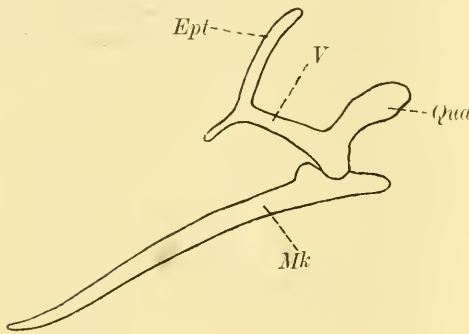


Fig. E.

Palatoquadratknorpel bei einem Embryo von *Eremias capensis* (nach BROOM, 1903 B, p. 109, fig. 3). 40 : 1. *Ept* Processus ascendens (Epipterygoid). *Mk* Meckel'scher Knorpel. *Qua* Pars Quadrata. *V* Verbindungsstrang der Pars quadrata zum Processus ascendens.

noch. BROOM, dem wir diese Beobachtungen verdanken, bemerkt dazu (1903B, p. 111): „The occurrence of a cartilaginous connection between the quadrate and epipterygoid in Lacertilian embryos of types so diverse as *Zonurus*, *Eremias* and *Mabuia* renders it practically certain that the immediate ancestors of the lizards were possessed of a fixed quadrate as in *Sphenodon*.“

Bei Crocodilierembryonen bildet das Palatoquadratum, einschließlich des Processus ascendens, eine kontinuierliche Knorpelmasse wie bei *Sphenodon* (W. K. PARKER, 1883).

Wir finden denn auch bei weitaus den meisten Sauropsiden, besonders auch bei den primitiveren Formen, Quadratbein, Pterygoid und, wenn vorhanden, das Epipterygoid fest miteinander verwachsen. So bei Cotylosauriern, Pelycosauriern, Anomodontiern, Saurapterygiern, Placodontiern, Schildkröten, bei *Sphenodon* (Diaptosauriern), bei Pseudosuchiern, Parasuchiern, Crocodiliern, Pterosauriern, Ichthyosauriern. Besonders deutlich ist der feste Zusammenhang dieser Knochen bei *Dimetrodon*, einem Pelycosaurier, wie aus Fig. F ersichtlich.

Demgegenüber stehen nur wenige Ordnungen, bei denen eine



mehr oder weniger bewegliche Verbindung des Quadratbeins mit dem Pterygoid (und Epipterygoid) bekannt ist; es sind die Lepido-

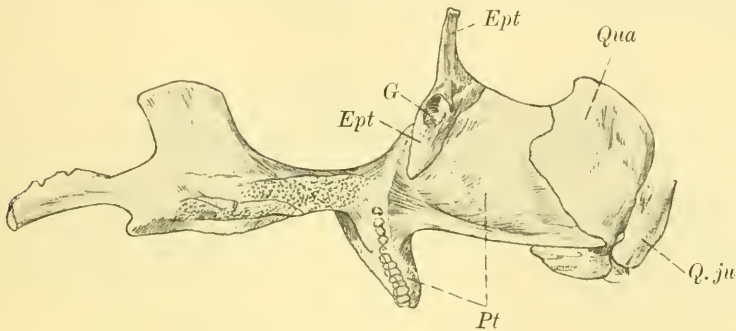


Fig. F.

Quadratbein, Pterygoid und Epipterygoid von *Dimetrodon incisicus* von der Innenseite gesehen (nach CASE, 1910B, p. 192 fig. 3). 1:4.  
*Ept* Epipterygoid. *G* Gelenkfläche für den Processus basipterygoideus. *Pt* Pterygoid. *Q. ju* Quadratojugale. *Qua* Quadratbein.

saurier, also die Eidechsen, einschließlich der Mosasaurier, und die Schlangen; dann ein Teil der Dinosaurier und die Vögel. Man muß hier wohl eine sekundäre Lockerung annehmen, vermutlich entstanden unter dem Einflusse der Schädelbewegungen; für Eidechsen ist dies durch die Ontogenese sichergestellt, für Dinosaurier wegen ihrer Abstammung von *Pseudosuchia* und schließlich von Diaptosauriern wohl auch nicht zu leugnen.

Es führen also sowohl die Ontogenese als die Untersuchung der Verhältnisse bei erwachsenen Tieren zum Schluß, daß eine feste Verbindung von Quadratbein, Pterygoid und Epipterygoid der ursprüngliche und auch der weitaus am meisten verbreitete Zustand bei den Sauropsiden ist; letztere schließen darin direkt an Amphibien und Fischen an. So kann ich denn auch EDGEWORTH (1907, p. 533) nicht beistimmen, wenn er aus dem Verhalten der Kaumuskelatur während der Ontogenese schließt, die primitiven Sauropsiden hätten ein bewegliches Palatoquadratum und ein „fixed (membranous) palatopterygoid bar“ gehabt und die Vögel hätten diesen Zustand beibehalten. EDGEWORTH nimmt im Anschluß an diese Auffassung auch an, der Processus ascendens (Epipterygoid) bei Crocodiliern, Rhynchocephaliern und Lacertiliern sei eine Neubildung (1907, p. 533, 548). Auch dieser Ansicht kann ich nicht beipflichten; der Processus ascendens ist schon bei Amphibien vorhanden (GAUFF

1891, p. 110) und unter den Reptilien bekannt bei weitaus den meisten Ordnungen, besonders auch bei Cotylosauriern. Bei unseren Betrachtungen über die Schädelbewegungen werden wir auch mit seinem Vorhandensein rechnen müssen.<sup>1)</sup>

## 2. Über die Verbindung von Quadratbein und Pterygoid mit den Deckknochen des Schädeldaches und mit der Nasenregion.

Quadratbein und Pterygoid bildeten also bei den primitiven Sauropsiden eine feste Knochenbrücke, und es ist für unsere weiteren Erörterungen wichtig, festzustellen, ob und mit welchen anderen Teilen des Schädels dieselbe unbeweglich verbunden war.

Da ist zunächst die feste Verbindung des vorderen Endes dieser Brücke mit der Nasenregion des Schädels zu betonen, die durch Vermittlung der Vomeres, der Palatine und der oft vorhandenen Ossa transversa zustande kommt. Diesen Zustand besitzen auch die Crossopterygier und die Amphibien; derselbe kam also sicher den Stammformen der Sauropsiden zu; dadurch waren bei diesen Tieren Bewegungen des Quadratbein-Pterygoid-Komplexes ohne Beteiligung der Palatine, der Oberkieferknochen und anschließender Schädelteile nicht möglich.<sup>2)</sup>

Das hintere, vom Quadratbein gebildete Ende der Brücke war seinerseits mit den Deckknochen der Temporalgegend unbeweglich verbunden, wie es auch GADOW (1902, p. 359) und FUCHS (1909 A, p. 153 u. f.) betont haben. Schon bei den Stegocephalen finden wir das Quadratbein in fester syndesmotischer Verbindung mit den temporalen Deckknochen, mit dem Quadratojugale, dem Squamosum, vielleicht auch noch mit dem Supratemporale, also in fester Verbindung mit dem geschlossenen Schädeldache (Fig. G). Denselben Zustand finden wir bei den Cotylosauriern, die sowohl das geschlossene temporale Schädeldach, als dessen Verbindung mit dem Quadratbein von den Stegocephalen übernommen haben. Sogar das sogenannte Quadratloch einiger Stegocephalen (Fig. G *Q. l.*; es ist auch bekannt von *Anaschisma*, Fig. W, vgl. BRANSON, 1905, p. 579)

1) Nähere Angaben über das Epipterygoid (Processus ascendens) findet man weiter unten.

2) So blieb es bei allen Sauropsiden mit Ausnahme eines Teiles der Vögel und Schlangen, insoweit bei diesen die an Oberkiefer und Zwischenkiefer anschließenden Knochen (Nasalia usw.) nicht mit bewegt werden.

finden wir in weiter Verbreitung bei Sauropsiden wieder.<sup>1)</sup> Es ist dort bekannt von Rhynchocephaliern (*Sphenodon* Fig. H), Pelycosauriern (Fig. T<sup>2</sup>), Parasuchiern (Fig. M<sup>2</sup>), Ichthysauriern (Fig. P<sup>2</sup>),

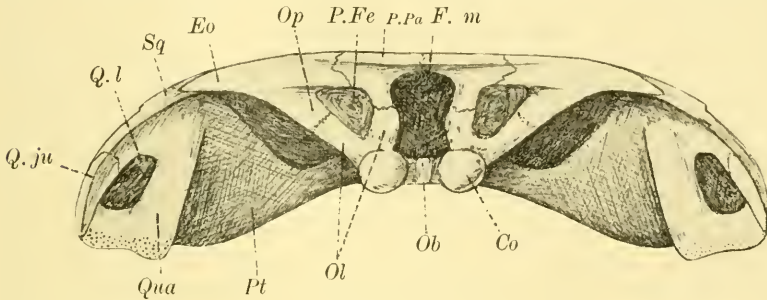


Fig. G.

Hintere Schädelansicht von *Capitosaurus stantonensis* (nach WOODWARD, 1904, p. 172, Textfig. 34). 2:3.

Co Condylus. Eo Epioticum. F.m Foramen magnum. Ob Basioccipitale. Ol Occipitale laterale. Op Opisthoticum (?). P.Fe Posttemporales Fenster. P.Pa Postparietalia. Pt Pterygoid. Q.ju Quadratojugale. Q.l Quadratloch. Qua Quadratbein. So Supraoccipitale. Sq Squamosum.

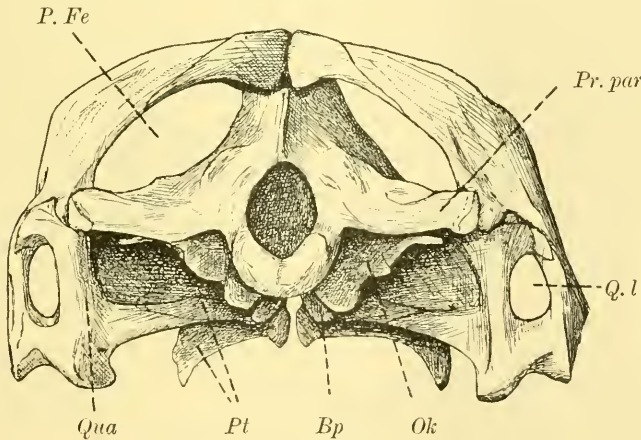


Fig. H.

Hintere Schädelansicht von *Sphenodon*, etwas von rechts (nach VERSLUYS, 1910A, Textfig. L, p. 206). 2:1.

Bp Basipterygoidfortsatz. Ok Ohrkapsel. P.Fe posttemporales Fenster. Pr.par Processus paroticus. Pt Pterygoid. Q.l Quadratloch. Qua Quadratbein.

1) Von Cotylosauriern ist dieses Loch allerdings noch nicht bekannt; dennoch ist es wegen seiner weiten Verbreitung als sicher zu betrachten, daß es den primitivsten Reptilien zukam.

Placodontiern (Fig. A<sup>3</sup>) und Dinosauriern („*Creosaurus*“; OSBORN, 1903, p. 698—699, fig. 1, 2). Dadurch wird aber die Ähnlichkeit in der Befestigung von Quadratbein und temporalen Deckknochen bei Stegocephalen und Reptilien eine so große, daß an einer direkten Vererbung dieser unbeweglichen Verbindung nicht gezweifelt werden kann. Das Schädeldach der Cotylosaurier, auch der kleineren Formen (*Procolophon*, *Pariotichus* etc.), macht einen durchaus soliden Eindruck, und es ist, auch durch die Wölbung desselben, als sicher zu betrachten, daß eine Durchbiegung dieses Daches nicht (oder jedenfalls nur in sehr geringem Maße) möglich war, so daß durch diese Verbindung Quadratbein und Pterygoid unbeweglich mit dem ganzen Schädeldache verbunden waren. Bei den übrigen Sauropsiden zeigt das Schädeldach in der Temporalgegend zwar beinahe immer, durch das Auftreten von ein oder zwei Schläfenlöchern, eine Rückbildung zu ein oder zwei Jochbogen, aber diese behalten in der Regel ihre feste Verbindung mit dem Quadratbein bei und sind auch meist viel zu kräftig, um irgendwelche nennenswerte Durchbiegung erleiden zu können, so daß auch dann das Quadratbein am Schädeldach fixiert bleibt. Die wenigen Fälle (Eidechsen, Schlangen, einen Teil der Dinosaurier, die Vögel), wo eine bewegliche Verbindung des dorsalen Endes des Quadratbeins mit den Deckknochen (dem Squamosum) vorliegt, sind denn auch sicher durch sekundäre Lockerung der ursprünglich unbeweglichen Verbindung zu erklären. Die Lockerung war die Folge der weiteren Spezialisierung, respektive Umbildung der Schädelbewegungen, ermöglicht durch eine Einschränkung der Verbindung des Quadratbeins mit den Deckknochen (vgl. im zweiten Teil dieser Arbeit, und VERSLUYS, 1910A, p. 210). Interessant ist, daß, während der Seitenrand des Quadratbeins wohl immer in syndesmotischer, suturaler Verbindung mit den temporalen Deckknochen trat, das verdickte, obere Ende jenes Knochens mit seiner regelmäßig gewölbten Oberfläche in eine entsprechenden Vertiefung des Squamosums passen kann, so daß man an ein Gelenk denken muß. SCHAUMSLAND (1903, p. 3) beschreibt diesen Zustand von *Sphenodon*-Embryonen wie folgt:

„Sehr beachtenswert ist auch das Verhalten des Squamosum zum Quadratum. In den jüngsten Stadien legt sich ersteres dem letzteren nur oberflächlich an; dann aber entwickelt sich im Squamosum eine Gelenkpfanne, welche den Kopf des dorsal-kaudalen Teils des Quadratums umfaßt. Eine ähnliche, nur schwächer ausgebildete Gelenkpfanne findet sich auch am Quadratojugale, in welche der ventral-kaudale Abschnitt des



Quadratum hineinragt. Diese gelenkige Verbindung zwischen dem Quadratum und Squamosum schwindet später aber vollständig; das letztere umwächst nämlich den dorsal-kaudalen Quadratum-Kopf, und ausserdem bildet sich an diesem ein kleiner Knorpelfortsatz aus, welcher in eine Vertiefung des Squamosum hineinragt und die Beweglichkeit dieser Skeletteile unmöglich macht. Mit Recht legt FÜRBRINGER bei den Reptilien (1900, p. 599 u. f.) Gewicht darauf, ob das Quadratum gelenkig oder ungelenkig mit dem Squamosum verbunden sei, und hält den ersten Zustand, die „Streptostylie“ für den ursprünglicheren im Gegensatz zum letzteren, der „Mominostylie“. Der Nachweis, dass junge Stadien von *Sphenodon* ein streptostyles Verhalten zeigen, ist demnach nicht unwichtig. Jedenfalls muss aber bei dieser Form die gelenkige Verbindung phylogenetisch sehr frühzeitig aufgetreten und auch wieder verschwunden sein, da ja bei *Sphenodon* das Quadratum auch sonst noch durch das weite Herüberwachsen des Pterygoids und das spätere Verschmelzen mit diesem Knochen gänzlich unbeweglich gemacht wird.“

Bis so weit SCHAUNSLAND, der die geschilderten Verhältnisse durch mehrere Abbildungen, wovon ich hier in Fig. J und K zwei

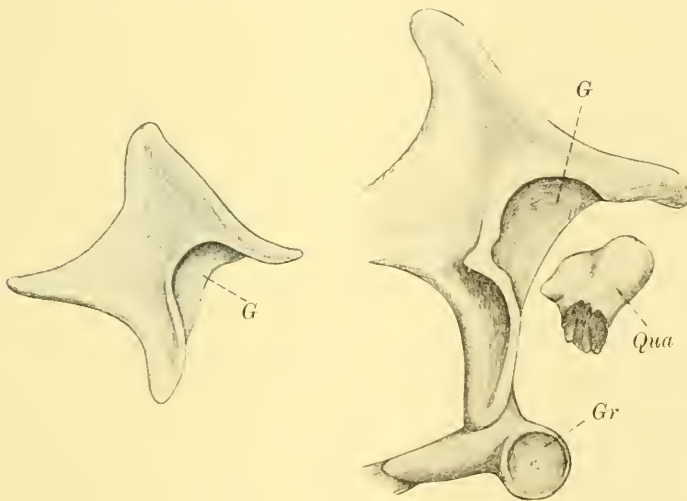


Fig. J.

Fig. K.

Fig. J. Rechtes Squamosum eines jungen *Sphenodon*-Embryos, von innen (nach SCHAUNSLAND, 1903, tab. 4 fig. 11). Vergrößert.  
G „Gelenkpfanne“ für das Quadratbein.

Fig. K. Rechtes Squamosum und Quadratojugale von *Sphenodon*, von innen gesehen (nach SCHAUNSLAND, 1903, tab. 4 fig. 13). Vergrößert.  
Neben der „Gelenkpfanne“ G liegt das obere Ende des Quadratbeins Qua. Gr Gelenkgrubenähnliche Vertiefung des Quadratojugale, in die ein Höcker des Quadratbeins paßt.



wiedergebe, erläutert hat. GAUPP (1905, p. 781) erwähnt diesen Befund SCHAUINSLAND'S und sagt dann: „es zeigt sich also auch hier zuerst ein Merkmal des streptostylen Typus, das secundär verloren geht.“<sup>1)</sup>

Ich glaube aber nicht, daß wir in diesem Verhalten bei *Sphenodon* eine Erinnerung an einen ehemaligen, streptostylen Zustand, an eine gelenkige Verbindung von Quadratbein und Squamosum sehen dürfen (vgl. VERSLUYS, 1910 A, p. 210). SCHAUINSLAND sagt nichts über einen Gelenkspalt; wenn ein solcher vorhanden gewesen wäre, hätte er wohl darauf hingewiesen. HOWES and SWINNERTON (1901) geben zwei Abbildungen von Schnitten (l. c., tab. 5 fig. 13, 14), in welchen auch die Quadratbein-Squamosum-Verbindung getroffen worden ist, und es wird darin kein Gelenkspalt abgebildet (vgl. Taf. 31 Fig. 1). Es handelt sich hier nur um eine Aneinanderlagerung. Weil das Quadratbein, oder besser der Quadratknorpel, dorsal eine regelmäßig gewölbte Gestalt hat, wie es sich ja bei diesem knorpeligen Skeletstücke erwarten läßt, muß sich das Squamosum bei seinem Entstehen zunächst wie eine Mütze auf dieses dorsale Ende legen, wobei eine Vertiefung im Squamosum entsteht, die einer Gelenkpfanne ähnlich ist, die aber nicht beweist, daß hier jemals Bewegungen stattfanden.

In dieser Meinung werde ich bestärkt durch die Verhältnisse, die ich bei *Chelone* finde. Am macerierten Schädel erwachsener Tiere mittlerer Größe (etwa 14 cm Schädellänge) hat die Verbindung von Quadratbein und Squamosum auch viel Ähnlichkeit mit einem Gelenk. Das Quadratbein endet dorsal mit glatter Oberfläche, die auf einen Knorpelüberzug hinweist, ist gewölbt und paßt in einer ziemlich glattwandigen Vertiefung des Squamosums. Die Untersuchung von Spiritusmaterial ergibt aber, daß dennoch kein Gelenk vorhanden ist. Das dorsale Ende des Quadratbeines bleibt sehr lange teilweise knorpelig (auch bei Schädeln von 20 cm Länge muß noch Knorpel vorhanden sein) und hat eine regelmäßig gewölbte Oberfläche, wie es eben bei dem Vorhandensein von Knorpel zu erwarten ist. Das Squamosum schmiegt sich dieser knorpeligen Oberfläche des Quadratbeines enge an und zeigt nun natürlich auch eine von glatten Wänden begrenzte Vertiefung, entsprechend der Wölbung des Quadratums. Dabei liegt, namentlich mehr vorn, äußerst wenig Bindegewebe zwischen Squamosum und Knorpel des

1) Man vergleiche hierzu M. FÜRBRINGER, 1900, p. 599—600, Fußnote.

Quadratums, so daß die Verbindung eine sehr feste, unbewegliche ist; sie ist so, wie sie ja meistens ist, wenn Deckknochen sich einem knorplig bleibenden Abschnitte des primordialen Craniums eng anlegen; und nur die zufällige Wölbung des dorsalen Endes des Quadratbeines läßt den Gedanken an eine gelenkige Verbindung aufkommen. Ist endlich der Knorpel ganz verknöchert, dann entwickelt sich auch dieser Teil der Verbindung von Squamosum und Quadratbein zu einer *Sutura serrata*; dieselbe kann sich aber erst bilden, nachdem der Knorpel verknöchert ist und Knochen an Knochen stößt.

Ein ähnliches, an ein Gelenk erinnerndes Verhalten ist deswegen an dieser Stelle auch noch bei anderen fossilen Reptilien zu erwarten, und dies ist insoweit interessant, als dadurch (unter dem Einflusse der vorhandenen Schädelbewegungen) leichter eine Gelenkbildung zwischen Squamosum und Quadratbein auftreten konnte.

Wir kommen zum Schlusse, daß das Quadratbein bei den Stammformen der Sauropsiden fest und unbeweglich mit dem Squamosum und dem Quadratojugale verbunden war.

Die von Quadratbein und Pterygoid gebildete Knochenbrücke war also hinten mit den temporalen Deckknochen, vorn mit der Nasenregion des Schädels durchaus fest verbunden, und da diese beiden Regionen des Schädels durch das feste Schädeldach auch unbeweglich verbunden waren, so ergibt sich, daß beim Schädel der primitiven Reptilien nur solche Bewegungen der Quadratbeine und Pterygoide möglich waren, an denen sich auch die Nasenregion und das Schädeldach beteiligten. Vermehrt wurde noch die Starrheit dieses großen Abschnittes des Schädels durch das Epipterygoid, welches, wie wir weiter unten sehen werden, einen vom Pterygoid zum Parietale emporsteigenden vertikalen Knochenpfeiler bildete.

### 3. Die Verbindung des Pterygoids mit der Basis der Hirnkapsel (Basisphenoid und Basisoccipitale).

Die Verbindung des Pterygoids mit Basisphenoid und Basisoccipitale ist bei den Sauropsiden sehr verschieden. Oft ist sie fest, als ausgedehnte, syndesmotische Verbindung entwickelt, eine *Sutura squamosa* oder *Sutura serrata*; dann ist jede Schädelbewegung ausgeschlossen. Bei einem Teil der Sauropsiden aber ist sie beschränkt auf eine gelenkige Verbindung der Pterygoide mit den Basispterygoidfortsätzen des Basisphenoids, oder es fehlt auch jede Verbindung;

diesen Zustand finden wir bei denjenigen lebenden Sauropsiden, bei denen Bewegungen im Schädel stattfinden (Eidechsen, Schlangen, Vögel). In dieser gelenkigen Verbindung liegt ja ein Hinweis auf Schädelbewegungen, und es ist sehr wichtig, daß sie, wie wir jetzt nachweisen wollen, einen primitiven Zustand darstellt.

Wir wollen zuerst die Verbreitung der beiden Zustände fest-

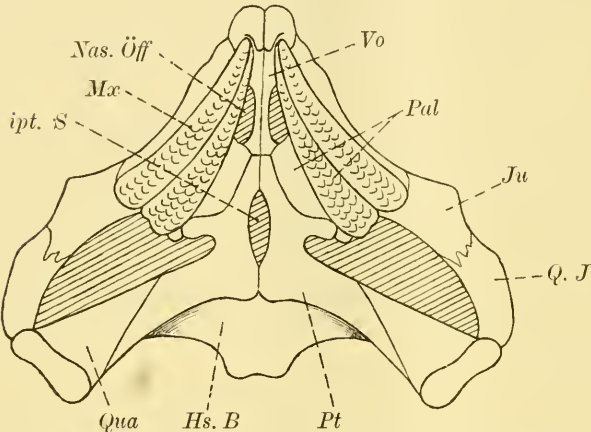


Fig. L. Munddach von *Hyperodapedon gordonii* (nach BOULENGER, 1903, p. 176, Textfig. 1), restauriert und verkleinert. *Hs. B* Hirnschädelbasis. *ipt. S* interpterygoidaler Spalt (Gaumenspalt). *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Nas. Öff* innere Nasenöffnungen. *Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid. *Q. J* Quadratojugale. *Qua* Quadratbein. *Vo* Vomer.

Anomodontiern (Fig. M), Nothosauriern (Fig. X<sup>2</sup>), Plesiosauriern (Fig. N) und bei Placodontiern (Fig. B<sup>3</sup>). Bei den Ichthyosauriern war die Verbindung der Pterygoide mit der Hirnschädelbasis, jedenfalls öfters nur eine wenig feste Sutura squamosa (Fig. Q<sup>2</sup>). Vielleicht war bei einigen Plesiosauriern auch nur eine ähnliche Anlagerung vorhanden, z. B. bei der in Fig. N abgebildeten Form; bei anderen aber ist der Zusammenhang so fest, daß am fossilen Schädel keine Naht sichtbar ist.

Viele Sauropsiden aber zeigen einen solchen festen Zusammenhang nicht. Die Pterygoide und Quadratbeine bleiben bei vielen von der Basis des Hirnschädels deutlich entfernt und werden nur gestützt von einem Fortsatz des Basisphenoids, dem paarigen Basispterygoidfortsatz, womit sie gelenkig verbunden sind. Das freie, die Gelenkfläche bildende Ende der Fortsätze ist dementsprechend beim macerierten oder fossilen Schädel etwas gewölbt, während am

feststellen. Eine mehr oder weniger ausgedehnte, wohl sicher unbewegliche Verbindung findet man bei einem Teil der Diaptosaurier (*Choristodera*, Fig. D<sup>2</sup>; *Rhynchosaurier*, Fig. L), bei Crocodyliern, bei einem Teil oder allen Pterosauriern (Fig. O<sup>2</sup>), bei

Pterygoid entweder keine Gelenkfläche sichtbar bleibt oder nur eine seichte Grube die Stelle angibt, wo ein Knorpelüberzug die Gelenkfläche bildete. Daß an dieser Stelle wirklich ein Gelenk vorhanden war, läßt sich natürlich bei fossilen Formen manchmal

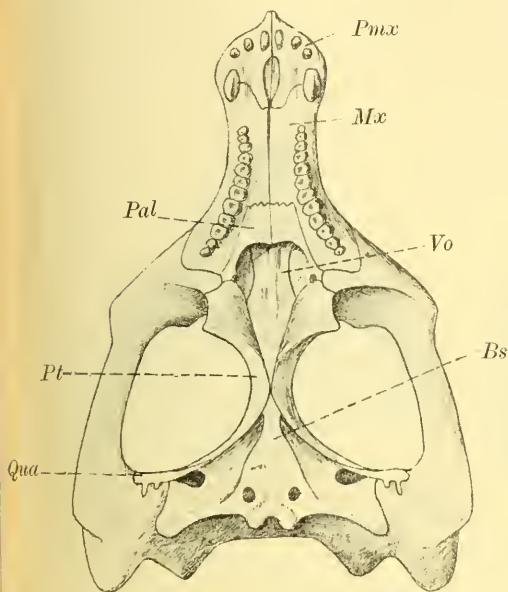


Fig. M.

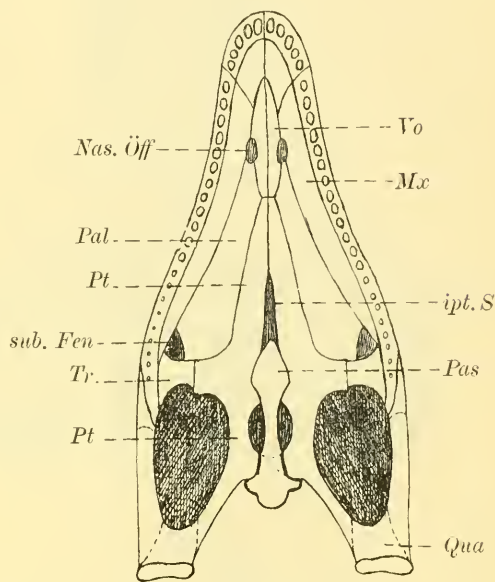


Fig. N.

Fig. M. Munddach von *Gomphognathus* (nach BROOM, 1903A, tab. 26 fig. 11).  
Verkleinert.

Bs Basisphenoid. Mx Maxillare. Pal Palatinum. Pmx Premaxillare. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. Vo Vomer.

Fig. N. Munddach von *Plesiosaurus macrocephalus* BUCKL. (nach ANDREWS, 1896, Textfig. 2 und tab. 9 fig. 1 mit einigen Änderungen nach dem Originale; aus VERSLUYS, 1909, p. 290. Textfig. C). 1:5.

ipt. S interpterygoidaler Spalt. Mx Maxillare. Nas. Öff' innere Nasenöffnung. Pal Palatinum. Pas Parasphenoid. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. sub. Fen suborbitales Fenster. Tr Transversum. Vo Vomer.

nicht sicher feststellen. Bei vielen Stücken sind die Knochen so aneinander gepreßt, daß ein Gelenkspalt nicht mehr erkennbar ist. Aber nach Literaturangaben und eigenen Beobachtungen kann ich für folgende lebende oder fossile Sauropsiden das Vorhandensein eines Basipterygoidgelenkes angeben. Cotylosaurier: *Limnoscelis* (Fig. O), *Labidosaurus spec.* (Fig. U<sup>1</sup>), *Stephanospondylus* (Fig. Y<sup>1</sup>), *Procolophon* (Fig. P), *Bolosaurus* (Fig. C<sup>2</sup>) und, wahrscheinlich, *Pariotichus*



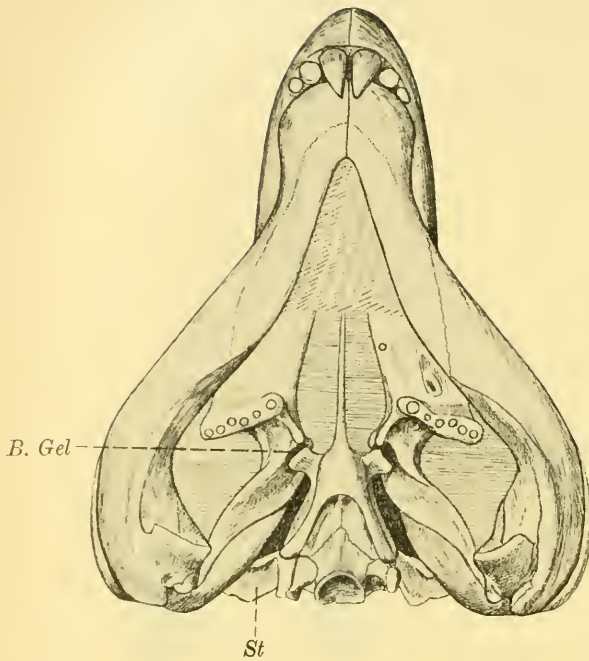


Fig. O.

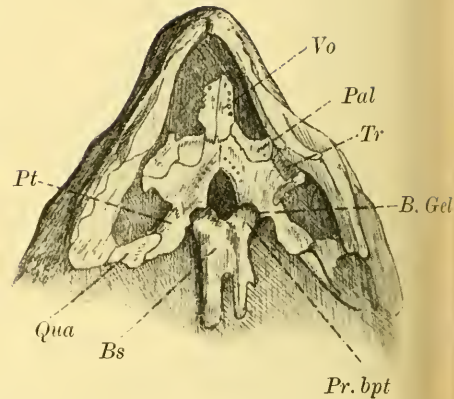


Fig. P.

Fig. O. Munddach von *Limnoscelis paludis* (nach WILLISTON, 1911C, p. 383, Textfig. 3). 3:10.

*B. Gel* Basipterygoidgelenk. *St* Stapes.

Fig. P. Munddach von *Procolophon laticeps* (nach SEELEY, 1890, tab. 9 fig. 9). 1:1.  
*B. Gel* Basipterygoidgelenk. *Bs* Basisphenoid. *Pal* Palatinum. *Pr. bpt* Processus basipterygoideus. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *Tr* Transversum. *Vo* Vomer.

(Fig. W<sup>1</sup>); Pelycosaurier: *Dimetrodon* (Fig. S<sup>2</sup>); Diaptosaurier: *Palaeohatteria* (wahrscheinlich), rudimentär bei *Sphenodon*; Lepidosaurier: typisch bei Eidechsen (Fig. F<sup>2</sup>), auch bei den Mosasauriern, bei primitiven Schlangen; Dinosauriern: das Gelenk ist in mehreren Fällen sicher vorhanden, sowohl bei Theropoden als Sauropoden; Parasuchier: *Mystriosuchus* (Fig. N<sup>2</sup>); bei Vögeln ist das Gelenk sehr verbreitet und von verschiedenen Autoren als ein primitives Merkmal hervorgehoben worden. Vielleicht besaßen auch einige Pterosaurier ein Basipterygoidgelenk (*Scaphognathus?*, *Rhamphorhynchus?*); die Basipterygoidfortsätze waren jedenfalls öfter recht gut entwickelt.

Wir finden also 2 verschiedene Typen des Munddaches, einen



mit beweglicher Verbindung von Pterygoid und Basisphenoid, den man als kinetischen Typus bezeichnen kann, und einen mit unbeweglicher Verbindung beider Knochen, den akinetischen Typus des Munddaches. — Wir müssen nun entscheiden, welcher von den beiden Typen der Verbindung von Pterygoiden und Basisphenoiden, der kinetische oder der akinetische, der primitive Zustand bei den Sauropsiden war. Wäre die unbewegliche Verbindung die primitivere, so wäre damit jede Bewegung innerhalb des Schädels unmöglich: der primitive Schädel wäre akinetisch gewesen. Es läßt sich aber sicher nachweisen, daß die gelenkige, bewegliche Verbindung die ursprünglichere ist (vgl. VERSLUYS 1910A, p. 200, Fußnote). Beide Zustände sind so weit verbreitet, daß man immer annehmen muß, der eine sei wiederholt aus dem anderen hervorgegangen; da ist es aber sehr wenig wahrscheinlich, daß der bewegliche Zustand, mit seinem charakteristischen Basispterygoidgelenke wiederholt entstanden ist: während sehr gut denkbar ist, daß die gelenkige Verbindung mehrere Male in die unbewegliche, feste umgebildet worden ist. Dabei ist zu berücksichtigen, daß der kinetische Typus des Munddaches immer denselben Bau aufweist, während im akinetischen Typus nicht unerhebliche Unterschiede gefunden werden, wie man erwarten kann, wenn man eine wiederholte Entstehung des akinetischen aus dem kinetischen Zustande annimmt. Besonders interessant ist für diese Frage *Sphenodon*, der einen Übergang zwischen den beiden Typen darstellt (Fig. Q). Die Basispterygoidfortsätze sind hier kurz und die Pterygoide (und die damit verbundenen Fortsätze der Quadratbeine) legen sich demzufolge den Ohrkapseln auf einer kurzen Strecke an und sind damit durch straffes Bindegewebe so gut wie unbeweglich

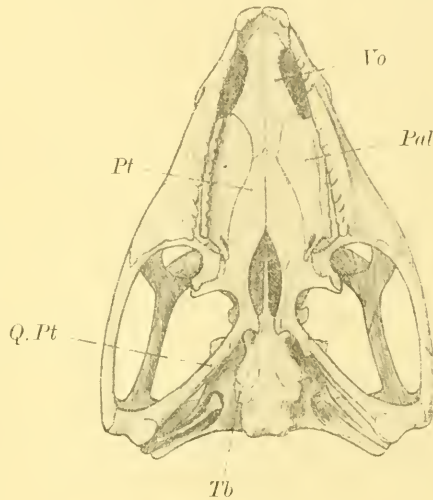


Fig. Q.

Munddach von *Sphenodon* (nach MCGREGOR, 1906, p. 41, Textfig. 3). 1:1.  
*Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid. *Q. Pt* Von Quadratbein und Pterygoid gebildete vertikale Knochenplatte. *Tb* Tuberculum sphenoccipitale. *Vo* Vomer.

verbunden. Weiter vorn stützen die Pterygoide sich gegen die Basipterygoidfortsätze, aber auch diese Verbindung gestattet nur sehr minimale Verschiebungen (ich untersuchte Spiritusmaterial) und ein eigentliches Basipterygoidgelenk fehlt. Die Tatsache aber, daß während der Entwicklung von *Sphenodon* ein Basipterygoidgelenk mit sehr deutlicher Gelenkspalte auftritt (HOWES and SWINNERTON, 1901, p. 53, vgl. meine Fig. 2 auf Taf. 31) zeigt, daß *Sphenodon* von Formen mit gut entwickeltem Basipterygoidgelenke abstammt (vgl. GAUPP, 1901, p. 986 und 1905, p. 779; FUCHS, 1909A, p. 157, 1910 B, p. 254 deutet die Befunde anders). Es hat bei *Sphenodon* die Umbildung des kinetischen zum akinetischen Typus des Munddaches angefangen, nicht umgekehrt; in diesem Falle ist der kinetische Typus zweifellos der ursprüngliche. Weiter ist interessant, daß die Gelenkfläche auf dem Pterygoid nicht von einem einfachen Knorpelüberzug bedeckt wird, wie man bei einer neuen Entstehung des Gelenkes erwarten sollte (das Pterygoid ist ein Deckknochen), sondern von einem nicht unerheblichen Knorpelstück gebildet wird, welches nach GAUPP (1900, p. 489, 490, 537) bei *Lacerta*-Embryonen ziemlich ansehnlich ist. Ich finde ähnliche Verhältnisse u. a. bei Embryonen von *Hemidactylus* (Taf. 31, Fig. 3, *Kn*). Der Knorpel wurde von HOWES and SWINNERTON (1901, p. 53; vgl. meine Fig. 2 auf Taf. 31, *Kn*) und SCHAUINSLAND (1903, tab. 1 fig. 3; tab. 2 fig. 6; tab. 3, fig. 9; *cart. articul.*) auch bei *Sphenodon* gefunden und abgebildet. GAUPP deutet den Knorpel als einen selbständig gewordenen Teil des Palatoquadratknorpels und ich stimme ihm darin bei. Allerdings gelang es mir bei Eidechsen nicht, ebensowenig wie GAUPP bei *Lacerta*, einen Zusammenhang dieses Knorpels mit der Basis des Epipterygoids zu finden, auch nicht im Blastemzustande, obwohl ich verschiedene Serien von *Lacerta*, *Platydictylus* u. a. Lacertiliern darauf durchsuchte; man wird also annehmen müssen, daß der Zusammenhang, jedenfalls bei den von mir untersuchten Arten, verloren gegangen ist. Und man darf dies um so eher tun, als er bei *Dimetrodon*, einem permischen Pelycosaurier, noch vorhanden war, denn hier wird die Gelenkfläche von der nach unten verlängerten Basis des Epipterygoids, also von einem Teile des Palatoquadratum gebildet (vgl. Fig. F, bei G). Wenn aber das Knorpelstück einen abgetrennten Teil des Palatoquadratum darstellt, so ist es alten Ursprungs und weist darauf hin, daß auch das Basipterygoidgelenk ein altes Gelenk ist.

Weiter läßt auch die Verbreitung des Gelenkes bei näherer Be-

trachtung wenig Zweifel, daß es sehr primitiv ist. Es ist schon jetzt von mehreren Cotylosauriern und Diaptosauriern und von *Dime-trodon*, einem Pelycosaurier bekannt, das heißt von denjenigen Sauro-psiden, die den primitivsten Bau aufweisen und die auch zu den geologisch ältesten Formen gehören. Von keinem Cotylosaurier ist bis jetzt eine ausgedehnte Verwachsung von Pterygoid und Hirn-schädel bekannt; neben den oben genannten Formen (S. 559), *Limno-scelis*, *Stephanospondylus*, *Procolophon*, *Paritichus*, *Labidosaurus* (zum Teil) und *Bolosaurus*, denen wahrscheinlich ein Basispterygoidgelenk zukam, kennen wir noch den Gaumen von *Pareiasaurus* (Fig. R), *Elginia*, *Diadectes* (Fig. A<sup>2</sup>), *Empedias* und *Seymouria* (Fig. X<sup>1</sup>) und immer wird die Verbindung ausschließlich durch die Basispterygoidfortsätze

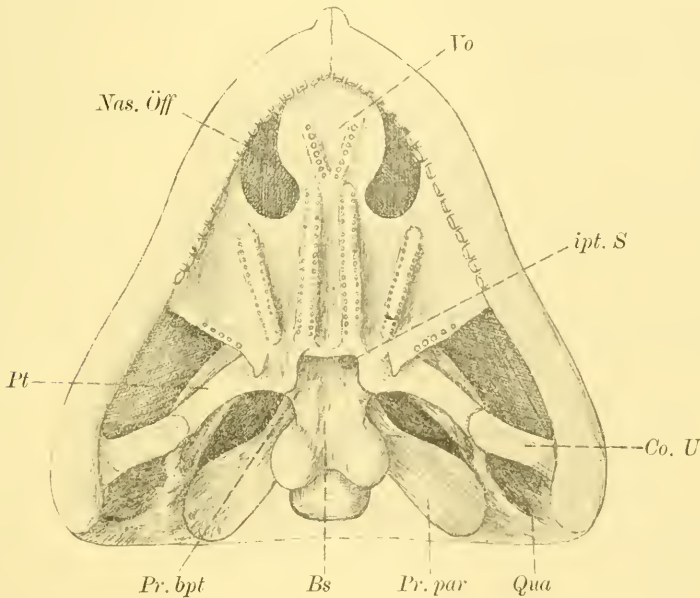


Fig. R.

Munddach von *Pareiasaurus bairdi* (nach Figuren von SEELEY, 1893, tab. 19, WOODWARD, 1898, fig. 13 und eigenen Beobachtungen über die Basispterygoidfortsätze und das sphenoidale Rostrum; vgl. auch NEWTON, 1894, p. 488). 1:6. Das Rostrum sphenoidale und der interpterygoidale Spalt sind in den Originalen nicht deutlich und vielleicht nicht ganz zutreffend angegeben; die Grenzen der Knochen sind unklar. *Bs* Basisphenoid. *Co. U* Condylus des Quadratbeins für den Unterkiefer. *ipt. S* interpterygoidaler Spalt. *Nas. Öff* innere Nasenöffnungen. *Pr. bpt* Processus basipterygoideus. *Pr. par* Processus paroticius. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *Vo* Vomer.

vermittelt. Bei *Pareiasaurus*<sup>1)</sup> fand ich sogar Andeutungen dafür, daß dieses Genus möglicherweise noch Spuren des Basispterygoidgelenkes beibehalten hatte; bei *Diadectes* bildet CASE (1905) kein Gelenk ab und beim Material, welches von der nahe verwandten Gattung *Empedias* im American Museum of Natural History in New York vorhanden ist (COPE-Sammlung) fand ich auch keine Andeutungen eines Gelenkes. Von *Elginia* ist über ein Gelenk nichts bekannt, da der Schädel nur als Hohlraum überliefert worden ist, so daß NEWTON (1894) ihn nur nach Ausgüssen und Abdrücken beschrieben hat, wobei ein eventuelles Gelenk nicht erhalten sein konnte. Bei *Seymouria* (BROILL, 1904) gibt das Material in dieser Frage keinen Aufschluß; einige Stücke von *Labidosaurus* zeigen kein Basispterygoidgelenk (u. a. das Material im Münchener Museum; vgl. BROILL, 1904) von einem anderen Stück ist es von CASE (1899, p. 237, fig. 1; fälschlich als *Pariotichus* bezeichnet) und WILLISTON (vgl. meine Figur U<sup>1)</sup>) abgebildet.

Aber auch wenn (wahrscheinlich) allen oder den meisten dieser Formen ein Basispterygoidgelenk fehlte, so schließen sie sich doch im Munddach dem kinetischen Typus noch sehr nahe an und besitzen keinesfalls einen typischen akinetischen Gaumen.

Von den Diaptosauriern zeigt ein isoliertes Basisphenoid der permischen *Palaeohatteria* deutliche Basispterygoidfortsätze, deren Enden wie Gelenkfacetten gestaltet sind (Fig. S); dasselbe erinnert sehr an das Basisphenoid von *Sphenodon* (Fig. T) und dies weist darauf hin, daß *Palaeohatteria* einen ähnlichen, nach dem kinetischen Typus gebauten Gaumen hatte.

Auch das Munddach der primitiven, permischen Pelycosaurier, die am Anfang der *Theromora* gestellt werden (BROOM, 1910), ist durchaus nach dem kinetischen Typus gebaut (Fig. S<sup>2)</sup>). Ein isoliertes Basisphenoid zeigt Basispterygoidfortsätze mit recht deutlichen terminalen Gelenkfacetten für die Pterygoide (Fig. U).

Es geht hieraus klar hervor, daß die primitivsten Reptilien, die wir kennen, die Cotylosaurier, *Palaeohatteria* und die Pelycosaurier, einen nach dem kinetischen Typus gebauten Gaumen hatten; unter diesen Formen ist kein Fall bekannt, in dem eine ausgedehnte Verwachsung der Pterygoide mit der Basis der Hirnkapsel eingetreten war, der

1) Die von BROOM, 1910, p. 202, Textfig. 1, angegebene Lage der Grenze von Pterygoid und Basisphenoid bei dieser Form kann nicht richtig sein.



also vom akinetischen Typus war. Und von einer Reihe dieser alten Formen darf mit mehr oder weniger großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß ein Basispterygoidgelenk vorhanden war; wo es fehlte, kann nur an Rückbildung gedacht werden, wie sie auch bei *Sphenodon* eingetreten ist.

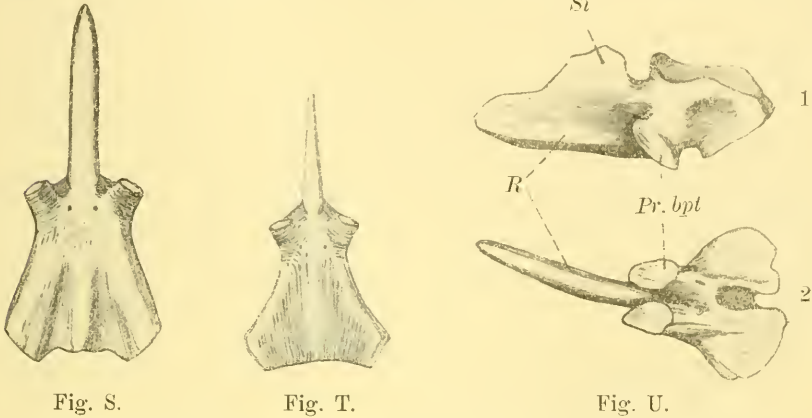


Fig. S.

Fig. T.

Fig. U.

Fig. S. Basisphenoid von *Palaeohatteria* (nach CREDNER, 1888, p. 513, Textfig. 13). ca. 2:1.

Fig. T. Basisphenoid von *Sphenodon* (nach CREDNER, 1888, p. 513, Textfig. 14). ca. 2:1.

Fig. U. Basisphenoid von *Dimetrodon incisivus* (nach CASE, 1907A, tab. 11, fig. 2 u. 3); Fig. 1 von der Seite, Fig. 2 von unten gesehen. 1:2. *Pr. bpt* Basispterygoidfortsatz. *R* Rostrum sphenoidale. *Si* Verknöcherung im Septum interorbitale.

Und die Ansicht vom hohen Alter des Basispterygoidgelenkes wird nun auch noch bestätigt durch das Auftreten des Gelenkes bei verschiedenen Amphibien. Bekanntlich kommt es bei einem großen Teil der Anuren vor. WIEDERSHEIM (1877, p. 420, 425, 481; fig. 65, 70, tab. 23 und fig. 116, tab. 26) fand das Gelenk bei erwachsenen *Ranodon*, *Salamandrella*, *Hynobius*, *Ellipsoglossa* und *Plethodon*; bei anderen Urodelen tritt es bei den Larven auf, oder der Zusammenhang von Pterygoid und Hirnschädel ist an der betreffenden Stelle jedenfalls ein lockerer; später bildet sich dann eine Synchrondrosis (StöHR, 1880, p. 510, bei *Triton*). An Schnitten durch den Kopf eines erwachsenen *Onychodactylus* finde ich keine typische Synchrondrosis, die Lage eines event. ehemaligen Gelenkspaltes läßt sich vielmehr noch deutlich erkennen. Die genannten Urodelen mit Basispterygoidgelenk dürften zu den primitivsten Vertretern dieser Ordnung



gehören. Wichtig ist das Vorkommen des Gelenkes bei einem Teil der Gymnophionen, die ja ein recht alter Zweig des Amphibienstammes bilden. Es war von diesen Tieren früher nicht bekannt, ich finde es aber sehr gut ausgebildet bei einer erwachsenen *Siphonops* und bei Embryonen von *Hypogophis* (vgl. VERSLUYS, 1910A, p. 201, Fußnote). Das Gelenk liegt bei den Amphibien etwas weiter nach hinten als bei den Sauropsiden, und es fehlen Basipterygoidfortsätze (diese sind jedenfalls höchstens als kurze Höcker angedeutet), aber dies scheint mir kein Grund zu sein, an der Homologie des Gelenkes zu zweifeln. Auch liegt es bei den Amphibien nicht zwischen Basisphenoid und Pterygoid, sondern zwischen Basisphenoid und Palatoquadratum; doch ist dies kein wesentlicher Unterschied, denn auch bei den Sauropsiden bildet das Pterygoid nicht selbst die Gelenkfläche, sondern letztere wird von einem besonderen Knorpelstück gebildet, welches genetisch dem Palatoquadratum angehören dürfte (vgl. GAUPP, 1900, p. 537; 1905, p. 767), wie schon S. 562 erörtert wurde.

Das Gelenk ist bei Anuren und Urodelen von so geringer funktioneller Bedeutung, daß eine rezente Neubildung hier auch deswegen nicht annehmbar erscheint. Seine Verbreitung bei Anuren, Gymnophionen und Urodelen weist auf sein hohes phylogenetisches Alter hin. Demnach ist im Fehlen des Gelenkes bei den Stegocephalen (wo es bis jetzt noch nicht gefunden wurde) ein sekundärer Zustand zu erblicken.<sup>1)</sup> Das Gelenk kam schon den primitiven Amphibien zu und wurde von diesen auf die Sauropsiden vererbt.

Mit dieser Gelenkbildung steht bei den Sauropsiden allgemein die Bildung der Basipterygoidfortsätze im Zusammenhang. Diese Fortsätze finden wir, wie die Durchsicht meiner Figuren zeigt, bei beinahe allen Sauropsiden mit kinetischem Typus des Munddaches, und ich bin mit GAUPP (1902, p. 215, 1910, p. 424) der Meinung, daß sie schon den Stammformen der Sauropsiden zukamen, ja vielleicht noch weiter zurückgehen (vgl. VEIT, 1907, p. 184 u. 201). Durch die Ableitung des akinetischen Typus des Munddaches vom kinetischen wird dann aber auch verständlich, daß wir bei ersterem Typus bisweilen (Ichthyosaurier; vgl. Fig. R<sup>2</sup>; Plesiosaurier, Fig. Z<sup>2</sup>) noch mehr oder weniger verkümmerte Basipterygoidfortsätze finden. Nach GAUPP (1910, p. 413) und KUNKEL (1911, p. 360) treten bei *Podocnemis* und *Emys lutaria* während der Ontogenese noch rudimen-

1) Man vgl. FUCHS, 1909B, p. 30—31 und 1910A, p. 45—46.

täre Basipterygoidfortsätze auf (vgl. NICK, 1912, p. 105); GAUPP (1902, p. 215) erwähnt sie von einem Crocodilierembryo.

Wir kommen also zum Schluß, daß die primitiven Sauropsiden ein Munddach von kinetischem Typus hatten, d. h. die Pterygoide waren nur mittels der Basipterygoidgelenke mit der Hirnkapsel verbunden; Basipterygoidfortsätze des Basisphenoids hielten die Pterygoide von der Schädelbasis ab.

#### 4. Die Verbindung des Quadratbeines und der anschließenden Deckknochen mit der Hirnkapsel.

Die Ausdehnung und Festigkeit der Verbindung des Quadratbeines und der anschließenden Deckknochen (Squamosum; Supratemporale) mit der Hirnkapsel (Occipitale laterale und Opisthoticum vor allem) wechseln sehr wesentlich, wie ein Vergleich der Chelonier und Crocodilier mit den Eidechsen und Schlangen zeigt.

Meist kommt bei den Reptilien die Verbindung des Quadratbeines und Squamosums mit der Hirnkapsel mittels eines Fortsatzes des letzteren, des Processus paroticus, zustande, und zwar in der Weise, daß sich erstere Knochen gegen die Vorderfläche des Endabschnitts des Processus paroticus anlegen und so von hinten her gestützt werden (vgl. Fig. A u. H, S. 546 u. 553). Beim metakinetischen Schädel bilden die Processus parotici sehr wichtige Stützpunkte für das maxillare Schädelsegment (vgl. den Eidechschädel. Fig. V, sowie Fig. A, S. 546). Die Berührungsflächen sind unter diesen Verhältnissen natürlich wenig ausgedehnte, und dies dürfte der primitive Zustand

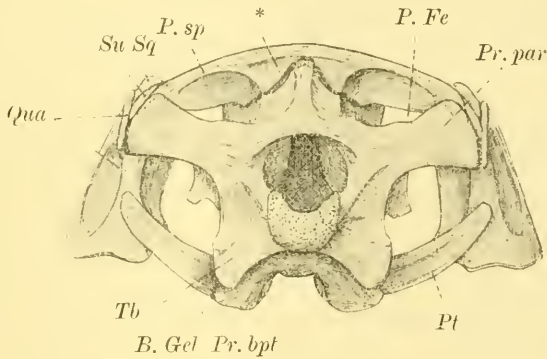


Fig. V.

Hintere Schädelansicht von einer Eidechse, *Tupinambis*. Vergrößert.

*B. Gel* Basipterygoidgelenk. *P. Fe* Posttemporales Fenster. *P. sp* Posttemporale Knochenspanne. *Pr. bpt* Processus basipterygoideus. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *Sq* Squamosum. *Su* Supratemporale. *Tb* Tuberculum sphenooccipitale. \* hintere Biegungslinie.

gewesen sein. Zunächst ist da zu betonen, daß die feste Verbindung von Quadratbein und Ohrkapseln, wie sie die Crocodilier und Chelonier aufweisen, nicht direkt an die bei Urodelen und Anuren bestehende feste Verbindung angeschlossen, also nicht davon abgeleitet werden darf, denn sie kommt in ganz anderer Weise zustande. Bei den genannten Amphibien ist sie die Folge einer direkten Verschmelzung der knorpiligen Anlagen des Palatoquadratum und der Ohrkapseln<sup>1)</sup>; bei den Crocodiliern und Schildkröten dagegen findet eine solche Verschmelzung der knorpiligen Skeletelemente nicht statt, und es kommt erst in späteren Perioden der Embryonalentwicklung zu einer Aneinanderlagerung und Nahtbildung der betreffenden Knochen. KINGSLEY hat diesen Unterschied meines Wissens zuerst ganz zutreffend hervorgehoben (KINGSLEY, 1900, p. 249—250; GAUPP, 1905, p. 703; FUCHS, 1909A, p. 155). Es liegt also in dem, was uns die Crocodilier und Chelonier zeigen, kein Grund vor, bei primitiven Reptilien eine (nahezu) unbewegliche Verbindung des Palatoquadratum mit den Ohrkapseln vorauszusetzen, im Gegenteil. Auch von anderen Reptilien ist mir keine Verwachsung von Palatoquadratknorpel und Ohrkapsel nach Art der Urodelen und Anuren bekannt, wobei allerdings zu betonen ist, daß unsere Kenntnisse speziell der Cotylosaurier noch ziemlich beschränkt sind. Man wird die Reptilien ableiten müssen von Amphibien, bei welchen die betreffende Verschmelzung noch fehlte und kann dies auch tun, weil die Gymnophionen sie nicht aufweisen, und sie auch von Stegocephalen nicht bekannt ist. Von einigen Stegocephalen wissen wir, daß eine solche Verschmelzung fehlte, indem das Quadratbein die Ohrkapseln resp. den Processus paroticus gar nicht erreichte (wie bei den Gymnophionen); dies ist der Fall bei *Anaschisma browni* (vgl. Fig. W) und bei *Capitosaurus* (Fig. G, S. 553), vermutlich auch bei *Eryops* (Fig. A<sup>1</sup>) und anderen Formen.

Es liegt also sicher kein Grund vor, diese Verschmelzung von Palatoquadratknorpel und Ohrkapsel der Urodelen und Anuren auch für die primitiven Sauropsiden anzunehmen.

Dagegen spricht nun noch ein Grund, nämlich die eigentümliche Art, in der die Befestigung des Quadratbeines am Processus paroticus bei den Lacertiliern zustande kommt. Der typische Zustand dieser Verbindung bei Eidechsen ist, daß sich zwischen den

1) Genauere Untersuchung möglichst vieler Formen ist noch ein Desiderat.

beiden Knochen eine scheibenförmige Knorpelmasse von sehr wechselnder Größe befindet, welche vom Quadratbein durch einen Gelenkspalt getrennt ist, dem Processus paroticus dagegen eng anliegt; das Quadratbein besitzt hier gleichfalls eine überknorpelte Gelenk-

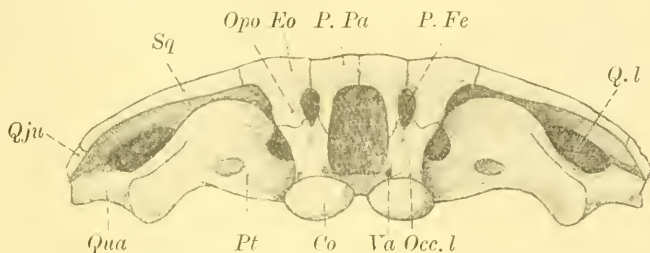


Fig. W.

Hinterer Schädelansicht von *Anaschisma browni* (nach BRANSON, 1905, p. 580, Textfig. 3), 1:5.

Co Hinterhauptcondylus. Eo Epioticum. Occ. l Occipitale laterale. Opo Opisthoticum (Processus paroticus). P. Fe Posttemporales Fenster. P. Pa Postparietale. Pt Pterygoid. Q. l Quadratloch. Q. ju Quadratojugale. Qua Quadratbein. Sq Squamosum. Va Loch für den Nervus vagus.

fläche, so daß eine typische Diarthrose vorliegt. Der Knorpel scheint auf den ersten Blick ein unverknöchertes Teil des Processus paroticus zu sein, doch ist dies nicht so; es besteht oft eine deutliche Grenze gegen letzteren, und die Ontogenese zeigt, daß die Knorpelmasse zweifellos aus einem Fortsatz der Columella auris, dem Processus dorsalis, hervorgeht, also in letzter Linie vom Hyoidbogen stammt. Ich habe dafür (1903 B, p. 125, 173) den Namen Intercalare vorgeschlagen.<sup>1)</sup> Seine Lage bei einem erwachsenen Lacertilier ist aus Fig. E<sup>2</sup> ersichtlich. Ich habe das Knorpelstück 1898 (p. 375 ff.) als Teil des Zungenbeinbogens gedeutet; GAUPP (1900, p. 451, 462) erbrachte den Nachweis, daß dasselbe aus einem Fortsatz der Columella auris hervorgeht; eine ausführliche Darstellung der Ontogenese dieses Knorpels findet man in meiner Arbeit über die Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern (VERSLUYS, 1903B, p. 124).<sup>2)</sup> Fig. X zeigt in durchaus schematischer

1) Da sie wahrscheinlich einem mit diesem Namen von DREYFUSS (Morphol. Arb. SCHWALBE, Vol. 2, 1893) bezeichneten Knorpelstück der Säugetiere homolog ist; ich habe nachträglich bemerkt, daß diese Homologie schon von E. FISCHER (Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 17, 1901, p. 44) hervorgehoben wurde.

2) Ich habe damals GAUPP (1900) nicht richtig verstanden, wie



Weise, wie sich ein Fortsatz der Columella auris zwischen Processus paroticus und Quadratbein schiebt und eine direkte Anlagerung

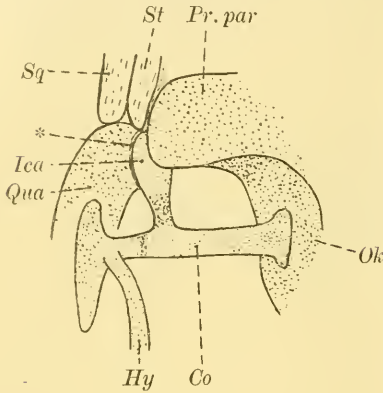


Fig. X.

Die Lage des Intercalare und seine Beziehungen zur Columella auris bei Eidechsenembryonen. Schema.

Co Columella auris. Hy Hyoidbogen. Ica Intercalare. Ok Ohrkapsel. Pr. par Processus paroticus. Qua Quadratbein. Sq Squamosum. St Supratemporale. \* Gelenkspalt zwischen Quadratbein und Intercalare.

zweifelloos vom Hyoidbogen stammt, liegt hier eigentlich Hyostylie des Quadratbeines vor. Wir finden hier ganz andere Verhältnisse als bei Urodelen und Anuren; statt der kontinuierlichen Verwachsung, welche diese hier aufweisen, finden wir eine gelenkige Verbindung, die in ganz eigentümlicher Weise unter Vermittlung eines vom Zungenbeinbogen stammenden Knorpelstückes zustande kommt; eine

GAUPP (1905, p. 769) angegeben hat. Ich nahm an, daß GAUPP mit Processus paroticus den Fortsatz des Schädels meinte, den man schon lange bei den erwachsenen Eidechsen (und anderen Reptilien) so bezeichnet, und mußte dies wohl tun, da aus GAUPP's Arbeit nicht klar hervorgeht, daß er unter Processus paroticus beim Embryo etwas ganz anderes versteht (vgl. vor allem GAUPP, 1900, p. 463). Nach brieflicher Mitteilung von GAUPP habe ich mich hierin geirrt, so daß meine Angaben (1903B, p. 127) über seine Ansichten nicht zutreffend sind. Es scheint mir aber nicht zulässig (wie es GAUPP getan hat und neuerdings auch CORDS tut) den Knorpel als Processus paroticus zu bezeichnen (Die Entwicklung der Paukenhöhle von *Lacerta agilis*, in: Anat. Hefte, Vol. 38, 1909, p. 223—319).

dieser beiden Skeletteile zunächst verhindert. (Da das Intercalare später meist im Wachstum zurückbleibt oder auch teilweise rückgebildet wird, kommt bei vielen Eidechsen später noch eine direkte Verbindung beider zustande.) Ich habe (1903B, tab. 9 fig. 14) einen Schnitt, der das Gelenk zwischen Quadratbein und Intercalare trifft, bei einem Embryo von *Lacerta* abgebildet; der Gelenkspalt ist sehr gut entwickelt. Beim Embryo, von dem der abgebildete Schnitt stammt, ist das Quadratbein lediglich durch das Intercalare, und also gelenkig, an dem Primordialcranium aufgehängt; da das Intercalare von der Columella

auris, in letzter Instanz also



Ableitung der Verhältnisse der Eidechsen aus denen der oben genannten Amphibien erscheint denn auch kaum möglich. Es ist wohl sehr viel wahrscheinlicher, daß bei Eidechsen noch sehr primitive, wenn auch modifizierte, Zustände vorliegen (vgl. VERSLUYS, 1903A), die auf Fische zurückgehen dürften.

Besonders interessant ist es aber für unser Problem, daß wir in dieser Region des Schädels bei Eidechsen Verhältnisse finden, die einen sehr primitiven Eindruck machen, weil diese offenbar in Zusammenhang stehen mit dem metakinetischen Zustande des Schädels dieser Tiere, deren primitiven Charakter wir nachweisen wollen. Denn bei diesem Zustande finden zwischen Processus paroticus (und dem diesem angeschmiegtten Intercalare) und Quadratbein Bewegungen statt, Lageverschiebungen, die die Erhaltung eines ursprünglich vorhandenen Gelenkspaltes und eines Knorpelstückes (das Intercalare) an dieser Stelle verständlich machen. Bei einem Neuentstehen von Bewegungen bei den primitiven Reptilien könnten kaum die speziellen Verhältnisse der Eidechsen entstanden sein, besonders nicht die „Hyostylie“, die bei den Embryonen so auffallend ist. Es sprechen diese Verhältnisse des Eidechsenkopfs dafür, daß die bewegliche Verbindung von Quadratbein und Schädel (Processus paroticus) einen durchaus primitiven Zustand darstellt, der kaum anders woher als von den Fischen übernommen sein kann (vgl. VERSLUYS, 1903A).

Die Ontogenese anderer Sauropsiden hat bis jetzt keine Tatsachen gebracht, welche obige Beurteilung der Verhältnisse bei den Lacertiliern beeinflussen könnten. Der Fortsatz der Columella auris (Processus dorsalis), aus dessen Spitzenteil das Intercalare hervorgeht, ist auch von Crocodiliern, Vögeln und von *Sphenodon* bekannt (VERSLUYS, 1903B); aber er scheint sich dort nicht wesentlich an der Befestigung des Quadratbeines am Schädel zu beteiligen. Bei Crocodiliern läßt sich dies durch die Entstehung der festen Verbindung des Quadratbeines mit dem Hirnschädel erklären, weil mit dem Verluste etwaiger Bewegungen natürlich auch der Knorpel und der Gelenkspalt ihre Bedeutung einbüßten, und dadurch das Intercalare, soweit es nicht als einen Fortsatz der Columella auris erhalten blieb, verloren gehen konnte. Ähnlich wäre wohl das Fehlen des Intercalare bei Schildkröten zu deuten. Bei Vögeln hat eine Verschiebung des Quadratbeines unter Rückbildung des Processus paroticus stattgefunden; das Gelenk zwischen Squamosum und Quadratbein ist eine Neubildung (der betreffende Gelenkspalt dehnt sich ja bei den Eidechsen auch nicht zwischen Quadratbein und Squamosum

aus) und mit dieser Veränderung mußte wohl auch das Intercalare verloren gehen.<sup>1)</sup> Es sei aber hervorgehoben, daß besondere, auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen bei den genannten Saurosiden noch ausstehen.

Bei *Sphenodon* sind die Verhältnisse auch nicht so, wie bei Lacertiliern. Das Ende des Processus dorsalis der Columella auris schiebt sich nicht zwischen Quadratbein und Processus paroticus, sondern der Processus legt sich nur von unten und hinten her dem oberen Ende des Quadratbeines an (vgl. SCHAUINSLAND, 1900, 1903, der den Fortsatz als Processus internus bezeichnet, HOWES and SWINNERTON, 1901, die den Fortsatz Suprastapedial nennen, und VERSLUYS, 1903B, p. 164). Das Quadratbein ist hier also nicht hyostyl, wie ich auch nach eigener Untersuchung einer Schnittserie, eines *Sphenodon*-Embryos, Stadium R von DENDY, bestätigen kann.<sup>2)</sup> Merkwürdig ist aber, daß Quadratbein und Processus dorsalis (Intercalare) bei diesem Embryo anscheinend ein Gelenk bilden. SCHAUINSLAND (1900, p. 832, 1903, p. 3) hat für etwa gleich alte Stadien diese Verbindung gleichfalls als eine gelenkige beschrieben. Es ist dies wohl dasselbe Gelenk, welches bei Eidechsen zwischen Quadratbein und Intercalare liegt. Für *Sphenodon* müssen wir einen ziemlich rezenten Verlust der Schädelbewegungen annehmen, und zwar muß der Schädel bei den Stammformen metakinetisch gewesen sein (VERSLUYS, 1910A, p. 198; vgl. weiter unten im 2. Teil): das Gelenk hat wohl dadurch seine Bedeutung verloren und tritt, in Zusammenhang mit einer anderen Ausbildung des Intercalare an etwas anderer Stelle auf: beim erwachsenen *Sphenodon* habe ich keine Spuren eines Gelenkes mehr gefunden, was auch darauf hinweist, daß das Auftreten desselben bei den Embryonen nur eine Erinnerung an einen früheren Zustand ist. Wenn auch' aus der Ontogenese anderer Saurosiden der direkte Beweis für die Ursprünglichkeit des Eidechsenzustandes wohl nicht zu erbringen ist, so scheint mir doch, daß meine Annahme, die betreffenden Verhältnisse bei den anderen Saurosiden seien durch Umbildung des Lacertilierzustandes entstanden (in Zusammenhang mit einem Verluste, bei Vögeln mit einer Änderung der Schädelbewegungen), die einfachste Deutung der Tatsachen ergibt.

1) Ich stütze mich hier auf SUSCHKIN (1899).

2) Die Möglichkeit, diese für meine Untersuchung sehr wertvolle Serie zu untersuchen, verdanke ich dem freundlichen Entgegenkommen von Herrn Professor DENDY.

Über das Vorkommen eines Intercalare bei fossilen Reptilien ist nichts bekannt.

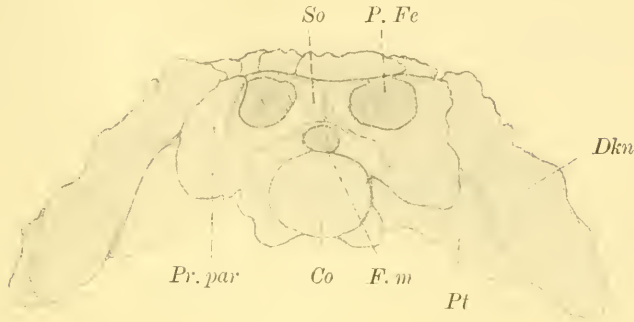


Fig. Y.

Hintere Schädelansicht von *Pareiasaurus baini* (nach SEELEY, 1893, tab. 8 fig. 2) verkleinert.

Co Condylus occipitalis. Dkn Deckknochen des Schädeldaches (Tabulare?). F. m Foramen magnum. P. Fe Posttemporales Fenster. Pr. par Processus paroticus. Pt Pterygoid. So Supraoccipitale.

Wir haben nun noch zu prüfen, ob die Art der Verbindung des Quadratbeines, des Squamosums und, wo vorhanden, des Supratemporale mit den Ohrkapseln bei den primitiven Reptilien mit einem metakinetischen Zustand in Einklang stand.

Nun läßt sich leicht feststellen, daß Processus parotici, wie die Eidechsen sie aufweisen, bei den Sauropsiden so allgemein verbreitet sind, daß sie wohl

sicher primitive Gebilde darstellen. Denn wir finden diese Fortsätze bei *Sphenodon*

(Fig. H, S. 553) bei Parasuchiern

(Fig. N<sup>2</sup>), Dinosauriern (Fig. H<sup>1</sup>),

Ichthyosauriern

(Fig. P<sup>2</sup>), Pelycosauriern (Fig. T<sup>2</sup>),

Plesiosauriern

(Fig. Y<sup>2</sup>), Placodontiern (Fig. A<sup>3</sup>)

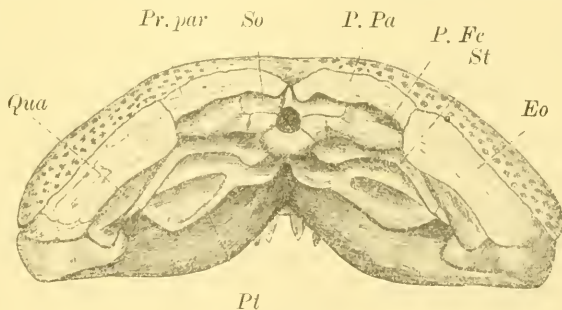


Fig. Z.

Hintere Schädelansicht von *Labilosaurus hamatus* (nach WILLISTON, 1910, tab. 3 fig. 4). 1:2.

Eo Epioticum (Tabulare). P. Fe Posttemporales Fenster. P. Pa Postparietale. Pr. par Processus paroticus. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. So Supraoccipitale. St Stapes.

und Cheloniern; dann bei ein paar Cotylosauriern (*Parciasaurus*, Fig. Y, *Labidosaurus*, Fig. Z). Bei den Anomodontiern ist das Hinterhaupt abweichend gestaltet, aber doch sind Processus parotici oft noch deutlich vorhanden, so bei *Lycosaurus* (*Ptychosiaqum*) (Fig. V<sup>2</sup>), *Cynognathus* und *Eso-*

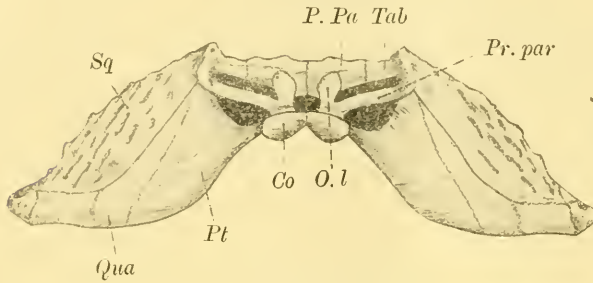


Fig. A<sup>1</sup>.

Hintere Schädelansicht von *Eryops* (nach BRANSON, 1905, p. 602, Textfig. 12). 1:4.

Co Hinterhauptcondylus. O. l Occipitale laterale. P. Pa Postparietale. Pr. par Processus paroticiens. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. Sq Squamosum. Tab Tabulare (Epioticum).

*terodon* (BROOM, 1905A, p. 272, tab. 13 fig. 17).

Auch bei den Crocodiliern sind sie noch erkennbar. Da nun schließlich der Processus paroticius auch von einigen Stego-

cephalen bekannt ist (*Eryops*, Fig. A<sup>1</sup>; *Mastodonsaurus*,

Fig. M<sup>1</sup>; *Anaschisma*, Fig. W, S. 569; *Capitosaurus*, Fig. G, S. 553), so dürfen wir wohl annehmen, daß er schon bei den Stammformen der Sauropsiden vorhanden war. Es bleibt nur zu prüfen, ob die Verbindung des Quadratbeines und der betreffenden Deckknochen (vor allem des Squamosum) mit dem Hirnschädel relativ locker war, oder ob sie doch eine ganz unbewegliche, mehr oder weniger ausgedehnte Nahtverbindung war.

Eine sehr ausgedehnte Nahtverbindung, wobei sich die Quadratbeine der Seitenwand der Hirnkapsel anlegen und auch mit den Prootica in feste, zackige Nahtverbindung treten, ist so wenig verbreitet, daß hierin wohl kein primitiver Zustand vorliegen kann. Sie kommt vor bei Crocodiliern und Cheloniern; bei Nothosauriern und Placodontiern. Von etwas geringerer Ausdehnung ist die Verwachsung bei Parasuchiern (Fig. N<sup>2</sup>) und Anomodontiern, unter den Cotylosauriern bei *Parciasaurus* (Fig. Y, S. 573). Sehr beschränkt und ohne zackige Nahtbildung, also ähnlich wie bei Lacertiliern, ist die Verbindung bei *Sphenodon* (Fig. H., S. 553), bei *Thecodontosaurus* (Fig. H<sup>1</sup>) und *Anchisaurus* (beide triassische theropode Dinosaurier), bei Ichthyosauriern (Fig. P<sup>2</sup>), Pelycosauriern (Fig. T<sup>2</sup>) und Plesiosauriern (Fig. Y<sup>2</sup>); unter den Cotylosauriern dürfte Labido-



saurus (Fig. Z, S. 573 und Fig. J<sup>1</sup>) ähnliche Verhältnisse aufgewiesen haben. Bei allen diesen Tieren liegen nach oben von den Processus parotici große posttemporale Fenster, die offenbar primitiv sind, und die Processus parotici bilden meist wichtige Stützpfeiler für die Temporalregion des Schädeldaches und das obere Ende der Quadratbeine, wie bei den Eidechsen. Von den Stegocephalen<sup>1)</sup> wissen wir nur, daß in den wenigen bekannten Fällen die Verbindung mit dem Schädeldache eine nicht sehr ausgedehnte, wohl aber eine feste Nahtverbindung ist, während mit dem Quadratbein (resp. dem oberen, hinteren Ende des Palatoquadratum) eine mehr lockere, bisweilen vielleicht gar keine Verbindung bestand (vgl. Fig. G *op.*, S. 553; Fig. W, S. 569; Fig. A<sup>1</sup> und Fig. M<sup>1</sup>). So darf man, auch nach dem, was weiter oben, S. 368, über die Verbindung speziell des Quadratbeines mit dem Processus paroticus mitgeteilt wurde, wohl schließen, daß Quadratbein und Processus paroticus bei den Stammformen der Sauropsiden nicht fest, sondern wahrscheinlich gelenkig verbunden waren; es läßt sich aber der direkte Nachweis, daß auch das Schädeldach, also das Squamosum und Supratemporale und event. das Epioticum (Tabulare) durch Bindegewebe nicht allzu fest mit dem Processus paroticus verbunden waren, nicht erbringen. Wir können nur konstatieren, daß dieser Zustand ziemlich verbreitet war und auch bei einem Cotylosaurier gefunden wurde, so daß es jedenfalls möglich ist, daß er primitiv war. Und es ist wohl zu beachten, daß bei einer unbeweglichen Verbindung dieser Knochen eine bewegliche Verbindung von Quadratbein und Processus paroticus keine Bedeutung haben konnte (da das Quadratbein mit dem Schädeldache fest verbunden war), also kaum erhalten und von den Lacertiliern ererbt werden konnte. Jedenfalls ist es am wahrscheinlichsten, daß die Verbindung des Endes der Processus parotici mit den Knochen des maxillaren Schädelsegments so locker

1) Die Stegocephalen, deren Hinterhaupt wir besser kennen, besaßen kein Basipterygoidgelenk mehr und hatten wohl die früher vorhandenen Schädelbewegungen verloren; auch in der Verbindung der Processus parotici mit dem Schädeldache und den Quadratbeinen können also leicht sekundäre Verhältnisse eingetreten sein. Der Schädel der Microsaurier ist leider zu ungenügend und von zu wenigen Formen bekannt; wir kennen das Hinterhaupt nur von großen, spezialisierten Formen (besonders von Labyrinthodonten und *Teninospondyli*); Abbildungen liegen vor von *Mastodonsaurus*, *Cyclotosaurus* und *Metopias* (E. FRAAS, 1889), *Cypitosauros* (WOODWARD, 1904), *Eryops* (BROILI, 1899; BRANSON, 1905) und *Anaschisma* (BRANSON, 1905).



war, daß sie kleine Bewegungen gestattete, wie sie bei einem metakinetischen Zustand des Schädels stattfinden.

### 5. Über das Epipterygoid.

Unter den lebenden Sauropsiden besitzen *Sphenodon* und die weitaus meisten Lacertilier (auch die Mosasaurier) ein Epipterygoid, eine Verknöcherung des Processus ascendens des Palatoquadratum. Von Vertretern mehrerer Ordnungen ausgestorbener Reptilien ist dasselbe bekannt, von Cotylosauriern (Fig. J<sup>1</sup>), Pelycosauriern (Fig. F, S. 551), Parasuchiern, Dinosauriern, Ichthyosauriern (Fig. D<sup>1</sup>), Anodontiern (Fig. E<sup>1</sup>), Sauropterygiern und von fossilen Verwandten von *Sphenodon* (Diaptosauriern). Bei Cheloniern ist der Knochen bekanntlich abweichend gestaltet und kein reiner Knorpelknochen mehr; ein Processus ascendens wurde auch hier von FILATOFF (1906, p. 631) und KÜNKEL (1911, p. 361; Textfig. 3) bei Embryonen gefunden; angedeutet ist er bei der erwachsenen *Dermochelys* (NICK, 1912, p. 46). Auch von Crocodilierembryonen ist der Processus ascendens bekannt (W. K. PARKER, 1883); bei erwachsenen Tieren ist vermutlich ein Rest des Epipterygoids vorhanden (vgl. im 2. Teil dieser Arbeit). FILATOFF (1906, p. 631) beschrieb den Processus ascendens bei Taubenembryonen; der Fortsatz hat hier, wie auch FILATOFF hervorgehoben hat, eine von der typischen abweichende Lage, und die Homologie scheint mir noch etwas fraglich. Den erwachsenen Vögeln fehlt ja bekanntlich jede Spur eines Epipterygoids.

Schon W. K. PARKER (1883, p. 274) hat den betreffenden Fortsatz des Palatoquadratum der Reptilien mit dem Processus ascendens desselben Skeletteiles bei Urodelenlarven homologisiert. GAUPP (1891) hat dann diese Homologie sicher begründet und spätere Untersuchungen bei *Sphenodon* (SCHAUINSLAND, 1900, p. 809; 1903; HOWES and SWINNERTON, 1901, p. 45) und bei Lacertiliern (BROOM, 1903B) haben diese Deutung bestätigt. Der Processus ascendens ist offenbar ein sehr primitives Gebilde, denn er fehlt auch den Anurenlarven nicht (STÖHR, 1881, p. 97; GAUPP, 1891, p. 111) und ist von den Gymnophionen (Fig. B<sup>1</sup>) bekannt (PETER, 1898, p. 32—33; WINSLOW, 1898, p. 177); bei erwachsenen Gymnophionen ist er (so weit untersucht) durch eine Verbreiterung zu einer Knochenlamelle allerdings nicht gut erkennbar mehr. Von den meisten Stegocephalen ist kein Epipterygoid bekannt; doch hat BRANSON (1905, p. 575) dasselbe wahrscheinlich bei *Anaschisma* gefunden als kleine Knochensäule, wohl

ähnlich dem Epipterygoid der Pelycosaurier u. a. Reptilien; auch bei *Gondwanosaurus* waren sie vielleicht vorhanden (BRANSON, 1905; LYDEKKER, 1885, p. 4), doch könnten die fraglichen Knochensäulen hier auch zu den Parietalia gehören. Bei den Stegocephalen war das Epipterygoid vielleicht bei den erwachsenen Tieren durch die Ausbildung der Pterygoide zu einer hohen, vertikalen Knochenplatte undeutlich geworden und hatte seine Selbständigkeit verloren, wie es ja bei den erwachsenen Gymnophionen auch der Fall ist.

Es ist demnach nicht zweifelhaft, daß ein Epipterygoid schon den Stammformen der Sauropsiden zukam<sup>1)</sup> Da nun dieser Fortsatz des Palatoquadratum mit zur Befestigung desselben und des Pterygoide an anderen Teilen des Schädels beitragen muß, und dadurch etwaige Schädelbewegungen beeinflussen, bzw. unmöglich machen könnte, müssen wir feststellen, wie und mit welchen Teilen des Schädels sein oberes Ende bei

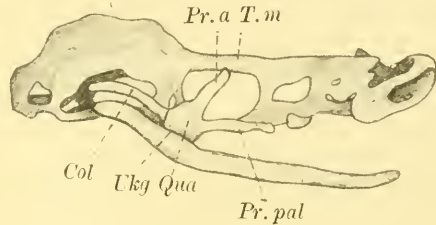


Fig. B<sup>1</sup>.

Primordialcranium eines Embryos von *Ichthyophis glutinosus* (nach WINSLOW, 1898, tab. 3 fig. 24). Vergrößert.

Col Columella auris. Pr. a Processus ascendens. Pr. pal Processus palatinus. Qua Quadratbein. T. m Taenia marginalis (obere Randspange). Ukg Unterkiefergelenk.

den primitiven Reptilien verbunden war. Legte es sich der Seitenwandung der Hirnkapsel an und trat damit in feste Verbindung, wie z. B. bei *Sphenodon*, so wäre jede Schädelbewegung, auch eine nach dem metakinetischen Typus, so gut wie unmöglich gewesen. War diese Verbindung zwar vorhanden, aber eine bewegliche, wie bei verschiedenen Eidechsen, oder zogen die Epipterygoide bis zum Schädeldach (den Parietalia) empor, ohne mit der Seitenwandung der Hirnkapsel in nähere Verbindung zu treten, wie bei vielen anderen Eidechsen (vgl. Fig. N<sup>1</sup>), so wären Schädelbewegungen, besonders solche nach metakinetischem Typus, dagegen recht gut möglich gewesen. Wir werden sehen, daß dieser letztere Zustand wohl der ursprünglichere ist.

Es sei nun zunächst darauf hingewiesen, daß bei den Embryonen

1) Soweit ich sehen kann, ist EDGEWORTH (1907, p. 548) anderer Meinung und geneigt, eine ziemlich rezente Entstehung des Processus ascendens bei einigen Reptilien anzunehmen. Ich kann aus den oben dargelegten Gründen dieser Ansicht nicht beipflichten.

verschiedener Eidechsen und von *Sphenodon*, derjenigen lebenden Reptilien also, die noch ein gut entwickeltes Epipterygoid besitzen, der Processus ascendens sich mit seinem oberen Ende der Seitenwandung des Primordialcraniums anlegt und zwar dem Teil derselben, der als knorplige obere Randspange, *Taenia marginalis*, erhalten geblieben ist. Ähnliche Verhältnisse finden wir auch bei den Gymnophionen (Fig. B<sup>1</sup>). Bei den Anuren und Urodelen kommt der Processus ascendens nur den Larven zu; er steigt hier nicht hoch hinauf, sondern verbindet sich mit der Seitenwandung des Primordialcraniums schon erheblich unterhalb deren oberem Rande. Da der Fortsatz den erwachsenen Anuren und Urodelen fehlt (*Amphiuma*, *Siren* und *Necturus*, wo der Processus ascendens erhalten bleibt, sind neotenische Formen und also als Larven zu betrachten) ist dieser Zustand gegenüber dem von *Sphenodon*, Lacertiliern und Gymnophionen mit einigem Rechte als sekundär zu deuten.

Die Ontogenie weist also darauf hin, daß bei den Stammformen der Reptilien der Processus ascendens gegenüber der Seitenwandung des Primordialcraniums selbständig blieb und sich ihr nur mit seinem Ende anlegte, und zwar ziemlich hoch hinauf, in geringer Entfernung vom Schädeldach. Wir haben hierin wohl zunächst eine Erinnerung an sehr primitive Zustände bei Fischen zu erblicken, und daraus geht mit Wahrscheinlichkeit hervor, daß das Epipterygoid der primitiven Reptilien sich auch ähnlich verhielt. Um dies sicher festzustellen, müssen wir untersuchen, wie sich das Epipterygoid bei den verschiedenen Ordnungen der Sauropsiden verhielt, besonders bei den primitiven Formen.

Die Eidechsen zeigen in dieser Beziehung, wie schon gesagt, verschiedene Zustände. Das obere Ende des Epipterygoids verbindet sich meist mit der oberen Randspange (*Taenia marginalis*), einem Rest der ursprünglich knorpligen Seitenwandung des Primordialcraniums. Da diese Randspange der Unterfläche der Parietalia eng anliegt, so findet das Epipterygoid dort eine Stütze, welche die isolierte Randspange wegen ihrer großen Zartheit nicht geben könnte. Manchmal wird auch bei den Eidechsen die Verbindung mit den Parietalia eine direkte (z. B. bei *Ctenosaura acanthura*, *Agama stellio* und *Tupinambis*, vgl. Fig. N<sup>1</sup>); gelegentlich bilden die Parietalia sogar Fortsätze, welche den Epipterygoiden entgegen treten (z. B. bei *Eumeces* und *Tiliqua*). Bei vielen Eidechsen bilden die Prootica nach oben vom Trigeminusloch nach vorn und oben gerichtete Fortsätze, die Processus anterosuperiores (SIEBENROCK),

welche oft die oberen Randspangen und das obere Ende der Epipterygoide erreichen und damit beweglich verbunden sind. Bei nicht wenigen Eidechsen erreichen nun die Epipterygoide die Parietalia und oberen Randspangen nicht mehr, sondern verbinden sich nur, immer noch beweglich, mit diesen Processus anterosuperiores der Prootica (z. B. bei Geckoniden, *Anguis*, *Lacerta*; bei *Varanus varius* ist die Verbindung mit den Parietalia auch nur angedeutet).

Der Processus anterosuperior des Prooticums dürfte eine Neubildung sein, und somit auch die Verbindung des Epipterygoids mit demselben. Dieser Fortsatz entsteht nämlich nicht durch Verknöcherung der ursprünglichen Wandung des Primordialcraniums, sondern als Fortsatz der Ohrkapseln nach außen von dieser Wandung<sup>1)</sup>; er liegt (z. B. bei Geckoniden) sogar lateral von einigen Ursprungsbündeln der Kaumuskeln (Schädel-Pterygoid-Muskeln); der Processus ascendens (Epipterygoid) geht bei den Embryonen zuerst an den Ohrkapseln vorbei und erst nachträglich, mit dem Auswachsen der Processus anterosuperiores entsteht die Verbindung mit dem Prooticum. Für die Eidechsen ist also der ursprüngliche Zustand wohl der, daß der Processus ascendens sich mit seinem oberen Ende der oberen Randspange und dem Parietale anlegte.

Bei *Sphenodon* steigt das Epipterygoid auch so hoch hinauf, daß es nur durch einen schmalen Streifen der knorpiligen Seitenwandung des Schädels (entsprechend der oberen Randspange der Eidechsen und Gymnophionen) von den Parietalia getrennt bleibt. Doch ist die Verbindung mit der Wandung des Primordialcraniums, die hier nach vorn vom sehr großen Trigeminiusloch knorpilig, ventral sogar knöchern ist, eine recht innige geworden, so daß eine so gut wie unbewegliche Verbindung des Pterygoids und Quadratbeins mit dem occipitalen Schädelsegmente zustande kommt.

Die eigentümlichen, die Pterygoide und Parietalia miteinander verbindenden Parietalpfeiler der Schildkröten weisen auf eine alte Verbindung der Epipterygoide mit den Parietalia hin; denn nur wenn eine solche Verbindung von vornherein da war, konnten die Fortsätze der Parietalia schon bei ihrem ersten Auftreten funktionelle Bedeutung als Stützpfiler haben (man vergleiche die Lacertilier *Eumeces* und *Tiliqua*). Die Parietalpfeiler verbinden sich nicht

1) Nur seine Spitze legt sich der oberen Randspange, also der Wandung des Primordialcraniums an.



mit den Ohrkapseln und liegen lateral von der primären Schädeldwandung (vgl. GAUPP, 1902, p. 177; NICK, 1912, p. 122—123).

Unter den Cotylosauriern kennen wir die Epipterygoide nur von *Labidosaurus* und *Procolophon*. Bei ersterer Form steigen sie bis zu dem Schädeldache empor und bleiben ohne Verbindung mit den Prootica (WILLISTON, 1910, p. 80), zeigen also das Verhalten, welches wir als primitiv betrachten. Von *Procolophon* wissen wir nur, daß die Epipterygoide zarte Knochensäulen waren, sehr ähnlich den Epipterygoiden der Eidechsen; es ist nicht bekannt, ob sie mit den Parietalia oder mit den Ohrkapseln verbunden waren (vgl. BROOM, 1903D, p. 12, 14); ihre Zartheit weist aber darauf hin, daß sie ebensowenig wie bei den Eidechsen eine feste Verbindung der Pterygoide mit den Ohrkapseln darstellten.

Von den Diaptosauriern kennen wir die Epipterygoide, neben denen von *Sphenodon*, nur noch von *Stenomelopon*, einem Rhynchosaurier, wo sie nach BOULENGER (1903, p. 182) ganz wie bei *Sphenodon* waren.

Unter den Dinosauriern sind Epipterygoide nur von *Ceratosaurus*, einem Theropoden, bekannt, wo sie sich als dünne, kurze Knochensäulen von den (sehr hoch hinaufreichenden) Pterygoiden aufwärts erstrecken und mit ihren oberen Enden in eine kleine Vertiefung der Parietalia passen (MARSH, 1884, p. 332 und 1896, p. 159; HAY, 1908, p. 363—364).<sup>1)</sup>

Bei den Parasuchiern sind Epipterygoide bekannt. Bei *Phytosaurus* (v. HUENE, 1911, p. 18, und eigene Beobachtung) sind es ziemlich breite, aber zarte Knochenpfeiler, die vom Pterygoid zu den Prootica ziehen und mit diesen fest verbunden sind. Bei *Paleorhinus* (Fig. C<sup>1</sup>) verbindet ihr oberes Ende sich mit einer Verknöcherung der Hirnkapsel vor dem Prooticum (Alisphenoid, LEES, 1907, Orbitosphenoid, v. HUENE, 1911). Es fehlt also bei den Parasuchiern eine Verbindung der Epipterygoide mit den Parietalia. Bei den Ichthyosauriern zogen die Epipterygoide (bei *Ichthyosaurus*) bis zu den Parietalia, und lagen wohl nach außen von der Seitenwandung des Primordialcraniums; mit den Prootica waren sie nicht verbunden (vgl. Fig. D<sup>1</sup>).

Unter den Pelycosauriern zog bei *Varanosaurus* das Epipterygoid als

1) MARSH hat (in: Amer. Journ. Sc., Vol. 26, 1883, p. 83) auch Epipterygoide bei *Brontosaurus* erwähnt, doch sagt er später (1896) nichts darüber, so daß ihm die Deutung der Knochen später vielleicht fraglich erschienen ist.



schlanke Knochensäule vom Pterygoid zum Parietale (BROILL, 1904, p. 73). Eine Verwachsung mit der Seitenwandung der Hirnkapsel war nicht vorhanden. Ganz ähnlich waren die Verhältnisse bei *Dimetrodon* (CASE, 1910 B, p. 192), nur zogen sie hier zur Innenfläche der Postorbitalia (vgl. Fig. F, S. 551).

Unter den Anomodontiern scheint das Epipterygoid nur von den Dicynodontiern bekannt zu sein. Bei *Lystrosaurus* (Fig. E<sup>1</sup>) und *Dicynodon* steigt es bis zum Parietale empor; bei ersterer Form als zarte Knochenspange, wie bei den Eidechsen (COPE, 1871, p. 206; BROOM, 1903 C, p. 4,

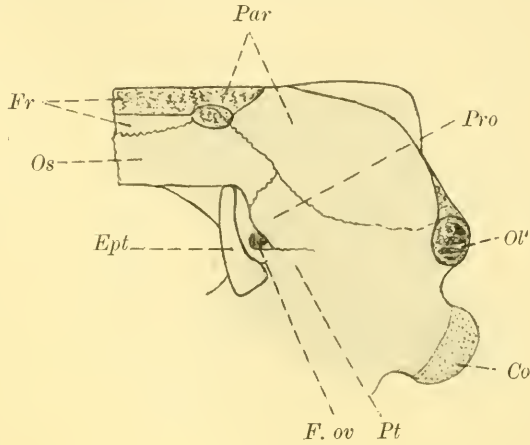


Fig. C<sup>1</sup>.

Epipterygoid eines Parasuchiers, *Palaeorhinus* (nach LEES, 1907, p. 139, fig. 5). Verkleinert.  
Co Condylus. Ept Epipterygoid. F. ov Trigeminusloch. Ol Occipitale laterale. Os Orbitosphenoid. Par Parietale. Pro Prooticum. Pt Pterygoid.

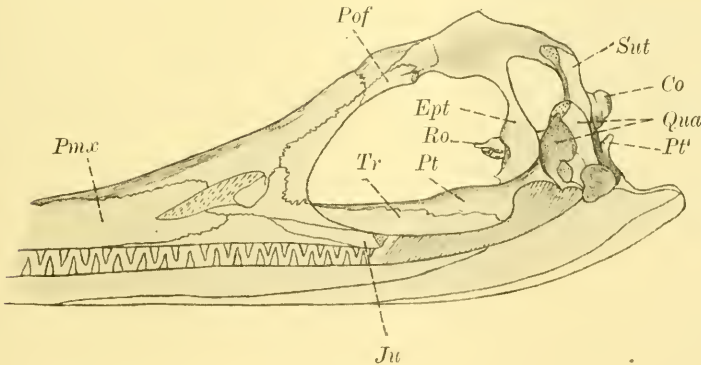


Fig. D<sup>1</sup>.

Schädel von *Ichthyosaurus*, zur Demonstration des Epipterygoids (nach COPE, 1871, p. 200, Textfig. 3). Der Jochbogen ist entfernt worden. Verkleinert.

Co Hinterhauptscondylus. Ept Epipterygoid. Ju Jugale. Pof Postfrontale. Pt Pterygoid. Pt' dessen hinteres Ende. Qua Quadratbein. Ro Rostrum sphenoidale. Sq Squamosum. Tr Transversum.

tab. 1 fig. 3), bei *Dicynodon* etwas verbreitert (SEELEY, 1900, p. 222, Textfig. 1). SEELEY hebt besonders hervor, daß die Epipterygoide von der Hirnkapsel getrennt bleiben (1890, p. 222): „... parallel

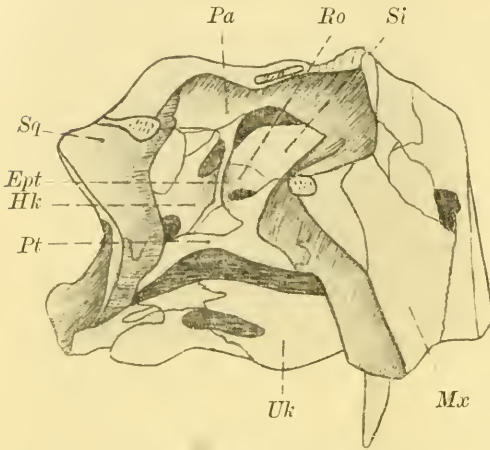


Fig. E¹.

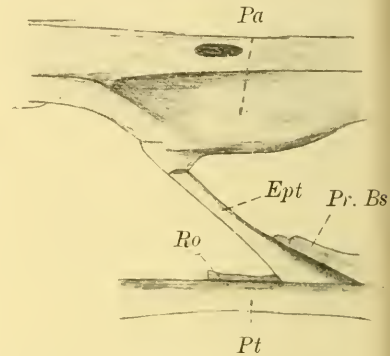


Fig. F¹.

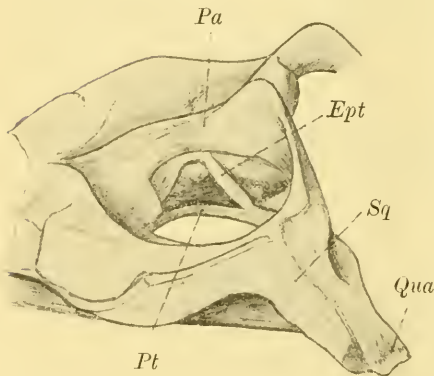


Fig. G¹.

Fig. E¹. Schädel von *Lystrosaurus frontosus* zur Demonstration des Epipterygoids (nach COPE, 1871, p. 206, Textfig. 5 etwas geändert). Der Jochbogen ist entfernt worden; das Epipterygoid habe ich ergänzt. Verkleinert. *Ept* Epipterygoid. *Hk* Stelle, wo Hirnkapsel und Pterygoide verwachsen sind. *Mx* Maxillare. *Pa* Parietale. *Pt* Pterygoid. *Ro* Rostrum sphenoidale. *Si* Septum interorbitale. *Sq* Squamosum. *Uk* Unterkiefer.

Fig. F¹. Epipterygoid von *Nothosaurus latifrons*, nach Abdrücken gezeichnet (nach KOKEN, 1893, p. 368, Textfig. 5). Verkleinert. *Ept* Epipterygoid. *Pa* Parietale. *Pr. Bs* seitlicher Fortsatz des Basisphenoids. *Pt* Pterygoid. *Ro* Rostrum.

Fig. G¹. Epipterygoid von *Plesiosaurus macrocephalus* (nach ANDREWS, 1896, tab. 9 fig. 4). Man sieht schräg von oben in die linke Schläfengrube. 1:4. *Ept* Epipterygoid. *Pa* Parietale. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *Sq* Squamosum.

to the cranial wall, but well separated from it, is a thin flat bone, which extends from the parietal region to the pterygoid; and I therefore identify it as the Columella“ (= Epipterygoid).

Bei den Nothosauriern stieg nach KOKEN (1893) das Epipterygoid auch zum Parietale empor (Fig. F¹). Jedenfalls bildet er es so ab

von *Nothosaurus latifrons* und *N. marchicus*. Bei *N. mirabilis* finde ich eine ähnliche, flache Knochensäule wie KOKEN bei *N. marchicus* abgebildet hat; die Grenzen der Knochen waren aber nicht aufzufinden, und es ist nicht sicher, daß bei diesem Stück die Epipterygoide bis zu den Parietalia zogen, wenn dies auch sehr gut möglich ist. Bei den Plesiosauriern, wo sie von *Plesiosaurus* (ANDREWS, 1896; vgl. Fig. G<sup>1</sup>) und von *Dolichorhynchops* (WILLISTON, 1903, p. 22) bekannt sind, traten die Epipterygoide gleichfalls mit den Parietalia in Verbindung, anscheinend auch hier ohne mit der Seitenwandung der Hirnkapsel in festen Zusammenhang zu treten. Die sehr kräftigen Epipterygoide der Placodontiern legten sich mit ihrem oberen Ende der knöchernen Seitenwandung der Hirnkapsel an, und zwar dort, wo das Prooticum und daß Orbitosphenoid zusammenstießen; sie kamen auch den Parietalia sehr nahe, erreichten diese vielleicht sogar. Die Verbindung mit der Hirnkapsel war vermutlich sehr fest.

Aus dieser Übersicht über das Epipterygoid geht wohl hervor, daß die Epipterygoide bei den primitiven Reptilien hoch hinauf reichten bis zu den Parietalia, und mit den Ohrkapseln (Prooticum) nicht verbunden waren. Denn diesen Zustand finden wir bei Cotylosauriern, Dinosauriern, Ichthyosauriern, Pelycosauriern, Anomodontiern, wahrscheinlich bei Nothosauriern, dann bei den Plesiosauriern. Auf einen solchen Zustand gehen wohl auch die Epipterygoide der Schildkröten zurück. Viele Eidechsen weisen ihn auf. Schließlich kommt er auch den Gymnophionen zu und ist von einem Stegocephalen bekannt (vgl. S. 576). Dabei lag das obere Ende der Epipterygoide wohl auch dem oberen Rande der knorplig-membranösen Seitenwandung der Hirnkapsel an. Und dieser Rand, der bei Eidechsen als obere Randspange meist zeitlebens erhalten bleibt, schob sich wohl etwas zwischen Epipterygoide und Parietalia, wie es jetzt noch bei vielen Eidechsen und bei *Sphenodon* der Fall ist; denn die Anlagerung der Epipterygoide (mit ihrem oberen Ende) an die Seitenwandung des Primordialcraniums ist der primitive Zustand, wie die Ontogenese und der Vergleich mit Amphibien und Fischen zeigen. Diese Wand war hier aber bei den Stammformen der Reptilien nur knorplig und bindegewebig und bot also durch seine eigene Festigkeit allein dem Epipterygoid wohl keine genügende Stütze. Diese fand das Epipterygoid erst dadurch, daß es so hoch hinaufreichte, bis es die Unterseite des knöchernen Schädeldaches erreichte, oder sich doch der Seitenwandung des Primordialcraniums sehr nahe dessen oberem Rande anlegte, wobei dann dieser

Rand wieder am Schädeldache einen Stützpunkt fand (man vergleiche den *Sphenodon*-Schädel). Das Epipterygoid war so ein sehr wichtiger Stützpfiler, der sich vom Schädeldach zum Pterygoid erstreckte, also nur Teile des maxillaren Schädelsegments in Verbindung setzte. Und da es mit der knorplig-bindegewebigen Seitenwandung des Primordialcraniums wohl ebensowenig fest verbunden war, wie es bei den Gymnophionen und Eidechsen jetzt noch der Fall ist, blieb es ohne hemmenden Einfluß auf die Bewegungen in einem metakinetischen Schädel.

#### 6. Die Verbindung des occipitalen Schädelsegments mit dem Schädeldache; die hintere Beugungslinie.

Das occipitale Schädelsegment (vgl. S. 545) umfaßt bei den Eidechsen folgende Knochen: die Occipitalia, das Opisthoticum (im Occipitale laterale aufgenommen), das Prooticum, das Basisphenoid und das Parasphenoid. Größere Verknöcherungen der seitlich vorderen Wandung der Hirnkapsel (Orbitosphenoide) oder des Septum interorbitale (Ethmoide) fehlen. Wo sich das Schädeldach mit der Seitenwandung der Hirnkapsel verbindet, ist diese Wandung denn auch knorplig und bindegewebig, biegsam, und bildet keine feste Verbindung zwischen Schädeldach und occipitalem Segment. Nur ganz hinten liegt das Schädeldach auf Knochen, nämlich auf dem oberen Rande des Supraoccipitale. Aber auch hier liegt zwischen den Knochen so reichlich Bindegewebe und Knorpel, daß eine geringe Beweglichkeit des Schädeldaches gegen das occipitale Segment bestehen bleibt, wie sie eben beim metakinetischen Zustand des Schädels der Eidechsen notwendig ist; ich habe diese eigentümliche bewegliche Verbindung als hintere Biegungslinie bezeichnet (1910A, p. 197).

Der Schädel der primitiven Sauropsiden kann nur dann metakinetisch gewesen sein, wenn er in den oben erwähnten Besonderheiten mit dem Eidechschenschädel übereinstimmte. Es handelt sich nun dabei um Verhältnisse, die sich bei einem fossilen Schädel meist schwer feststellen lassen, besonders da die nicht knöcherne Beschaffenheit der vorderen seitlichen Wandung der Hirnkapsel und des Septum interorbitale die Erhaltung dieser Teile so gut wie ausschließt. Wir müssen uns denn auch damit begnügen, das Fehlen von Knochen in den genannten Bezirken des Schädels bei fossilen



Reptilien als einen Hinweis dafür zu betrachten, daß diese Teile knorplig-bindegewebig waren.

Daß die primitiven Reptilien ein Septum interorbitale hatten, ihr Schädel also kielbasisch war, ist wohl kaum zu bezweifeln. Bei lebenden Sauropsiden ist dasselbe meist gut entwickelt. Für die fossilen Reptilien haben wir in der Form des Parasphenoids einen Hinweis auf den kielbasischen Charakter des Schädels, da die Reduktion des vorderen Teiles des Parasphenoids zum schmalen, dolchförmigen Processus cultriformis wohl auf die Bildung eines Septum interorbitale zurückzuführen ist. Und diese Form des Parasphenoids finden wir überall bei fossilen Reptilien, besonders auch bei Cotylosauriern (*Limnoscelis*, Fig. O, S. 560; *Seymouria*, Fig. X<sup>1</sup>; *Bolosaurus*, Fig. C<sup>2</sup>; *Labidosaurus*, Fig. U<sup>1</sup>; *Procolophon*, nach BROOM, 1910, p. 203, fig. 2, p. 204; *Stephanospondylus*, Fig. Y<sup>1</sup>), bei Diaptosauriern (*Palaeohatteria*, Fig. S, S. 565) und bei Pelycosauriern (*Dimetrodon*, Fig. U, S. 565 u. Fig. S<sup>2</sup>.) Daß tatsächlich ein Septum interorbitale vorhanden war, können wir dann feststellen, wenn Verknöcherungen in demselben auftraten; so hatten unter den Cotylosauriern die *Diadectidae* ein knöchernes Septum (Fig. B<sup>2</sup>) und wir kennen es weiter von den Pelycosauriern (Fig. U, S. 565 u. Fig. U<sup>2</sup>), den Anomodontiern (Fig. E<sup>1</sup>, S. 582) und Nothosauriern. Das sind, abgesehen von den Vögeln, die Fälle, in denen mir eine ausgedehnte Verknöcherung des Septum interorbitale bekannt ist; es sind dies nur ganz wenige, und wir dürfen wohl als feststehend annehmen, daß die primitiven Sauropsiden ein knorpliges und bindegewebiges Septum besaßen, welches keine starre unbewegliche Verbindung des occipitalen Schädelsegments mit den Frontalia und der Nasenregion bildete.<sup>1)</sup> Der Schädel der Säugetiere zeigt auch deutliche Hinweise dafür, daß er von einem kielbasischen Schädel, mit Septum interorbitale, abgeleitet werden muß (GAUPP, 1900, p. 554 und 556; 1902, p. 220; vgl. auch E. FISCHER, Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels, in: Ztschr. Morph. Anthrop., Vol. 5, 1903, p. 383).

Die seitlich vordere Wandung der Hirnkapsel, d. i. die Wandung nach vorn vom Prooticum, war bei den Stammformen der Sauropsiden wohl auch knorplig, vielleicht mehr oder weniger bindegewebig. Eine größere Verknöcherung dieser Wandung ist unbekannt von den Amphibien, sie fehlt *Sphenodon*, den Eidechsen und Schildkröten (die Parietalpfeiler gehören dieser Wandung nicht an; vgl. S. 579 und GAUPP, 1902, p. 179). Auch den Schlangen fehlt eine Verknöcherung

1) Man vergleiche GAUPP, 1902, p. 219.



der ursprünglichen vorderen Wandung der Hirnkapsel; die wirklich vorhandene knöcherne Wandung liegt nach außen von der primitiven Wandung des Primordialcraniums, wie auch aus dem Verlauf einiger Nerven hervorgeht, und ist eine Neubildung (vgl. GAUPP, 1902, p. 179—184). Auch von verschiedenen fossilen Ordnungen der Reptilien können wir konstatieren, daß der fragliche Teil der Hirnkapsel nicht verknöchert war. Wir wissen dies von den Ichthyosauriern, Pelycosauriern und Plesiosauriern, von den Anchisauriden (Dinosauriern). Die Cotylosaurier sind leider sehr ungenügend bekannt, da wir die betreffenden Verhältnisse hier nur kennen von *Labidosaurus*, wo die vordere Wandung der Hirnkapsel unverknöchert war, und von den Diadectiden, wo sie verknöcherte (Fig. B<sup>2</sup>). Eine feste knöcherne Wandung kennen wir demgegenüber (neben den Diadectiden) von den Choristoderen (Diaptosauriern), Parasuchiern, Crocodiliern, Pterosauriern, von vielen Dinosauriern, von den Vögeln, von Anomodontiern (soweit bekannt), Nothosauriern und Placodontiern. *Palaeohatteria* ist in dieser Beziehung leider unbekannt, dürfte aber wohl kaum eine festere Hirnkapsel gehabt haben als *Sphenodon*; auch darf man wohl annehmen, daß *Sphenodon* mit seiner vorn unvollständig verknöcherten Hirnkapsel, primitivere Zustände bewahrt hat als die wasserbewohnenden, spezialisierten Choristoderen mit ihrer soliden Hirnkapsel. Daß unter den Dinosauriern die Anchisauriden, mit ihrer durchaus an Eidechsen und *Sphenodon* erinnernden unvollständigen Hirnkapsel (vgl. Fig. Q<sup>1</sup>, S. 594), primitivere Zustände bewahrt haben als die übrigen Dinosaurier, scheint auch nicht fraglich. Unter den Theromoren sind die Pelycosaurier mit ihrer unvollständigen Hirnkapsel primitivere Formen als die Anomodontier, während unter den Sauroptrygiern wohl die Plesiosaurier einen primitiveren Schädel besaßen als die Nothosaurier. So haben wir allen Grund anzunehmen, daß der weniger vollkommene Zustand, bei dem die Hirnkapsel vor den Prootica einer knöchernen Wandung entbehrte, auch der primitivere ist. Bei Dinosauriern, Diaptosauriern und bei den Theromoren ist die solide, nahezu geschlossene knöcherne Hirnkapsel wohl sicher der sekundäre Zustand, der den primitiven Vertretern noch fehlte, und dann dürfte dies auch zutreffen für diejenigen anderen Sauropsiden, die gleichfalls diesen geschlossenen Zustand der Hirnkapsel aufweisen. Und dies um so mehr, als es sich dabei doch durchwegs um spezialisierte Formen handelt; auch die Diadectiden sind wohl keine „primitiven“ Cotylosaurier.

Die Verbindung des Schädeldaches mit dem occipitalen Segment

war also jedenfalls bei den primitiven Reptilien eine wenig ausgedehnte, beschränkt auf eine Verbindung der Parietalia (eventuell auch der Postparietalia) mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln. Jederseits von dieser Verbindung lagen die großen posttemporalen Fenster (S. 575), durch welche der Zusammenhang auf den relativ wenig breiten, oberen Rand des Supraoccipitale beschränkt blieb. Denn daß diese Fenster bei den primitiven Reptilien ziemlich gut entwickelt gewesen sein müssen, geht aus ihrer Verbreitung hervor. Wir kennen sie von *Pareiasaurus* (Fig. Y, S. 573), *Labidosaurus* (Fig. Z, S. 573), *Sphenodon* (Fig. H, S. 553). Eidechsen, Dinosauriern (Fig. H<sup>1</sup>, S. 590), Ichthyosauriern (Fig. P<sup>2</sup>), Pelycosauriern (Fig. T<sup>2</sup>), Plesiosauriern (Fig. Y<sup>2</sup>), Placodontiern (Fig. A<sup>3</sup>), und noch als kleine, in Rückbildung befindliche Fenster bei den Parasuchiern (Fig. M<sup>2</sup>) und den Anomodontiern (Fig. V<sup>2</sup>). Bekannt sind sie auch schon von einigen Stegocephalen (Fig. G, S. 553; Fig. W, S. 569; Fig. A<sup>1</sup>, S. 574; Fig. M<sup>1</sup>).

Die Verbindung zwischen Supraoccipitale und Schädeldach gab letzterem hinten eine notwendige Stütze; doch könnte diese Verbindung dabei noch wohl eine etwas bewegliche gewesen sein wie bei den Eidechsen, und sie muß dies gewesen sein, wenn der Schädel der primitiven Sauropsiden überhaupt metakinetisch war.

Wir finden schon bei den Stegocephalen als Supraoccipitalia bezeichnete Hautknochen hinter den Parietalia, durch Naht mit diesen fest verbunden, und wenn diese Knochen wirklich dem Supraoccipitale der Reptilien homolog wären, so müßte man wohl für die primitiven Sauropsiden auch eine feste Nahtverbindung an dieser Stelle annehmen. Doch sind die fraglichen Knochen der Stegocephalen dem Supraoccipitale der Amnioten sicher nicht homolog. Schon FRAAS (1889, p. 70) hat diese Homologie nicht angenommen, offenbar auch WOODWARD nicht, denn dieser Autor bezeichnet in seiner „Vertebrate Palaeontology“ (1898; vgl. auch WOODWARD, 1904, p. 171) die betreffenden Knochen der Stegocephalen nie als Supraoccipitalia, sondern (mit den Epitotica) immer als „Supratemporals“. GEGENBAUR will das Supraoccipitale der Amnioten aus den oberen Bogen einiger mit dem Schädel verschmolzenen Wirbel ableiten und lehnt eine Homologie mit den Supraoccipitalia der Stegocephalen ab (1898, p. 373). Auch SEELEY (1905, p. 220) scheint eine Homologie nicht anzunehmen. In neuerer Zeit wurde diese dann noch abgelehnt von FUCHS (1909A, p. 116, Fußnote), v. HUENE, 1910B, p. 43), WILLISTON (1910, p. 75) und BROILI (1911, p. 154, Fußnote).

Diese Auffassung ist zweifellos richtig, denn beide, sowohl die dermalen Supraoccipitalia der Stegocephalen als das typische Supraoccipitale der Amnioten kommen zusammen vor bei einigen primitiven Reptilien, nämlich bei *Labidosaurus* (WILLISTON, 1910, p. 75; vgl. Fig. Z, S. 573), *Limnoscelis* (WILLISTON, 1911C, p. 385), *Pareiasaurus* (v. HUENE, 1910B, p. 44) und *Captorhinus* (CASE, 1910B, p. 194) unter den Cotylosauriern sowie bei *Edaphosaurus* (WILLISTON, 1910, p. 82). Es ist denn auch notwendig, die dermalen Supraoccipitalia der Stegocephalen anders zu bezeichnen, und ich übernehme den von BROOM (nach BROILI), FUCHS (1909A, p. 116, Fußnote) und BROILI (1911, p. 154, Fußnote) vorgeschlagenen Namen Postparietale.<sup>1)</sup>

Die feste, zackige Nahtverbindung zwischen den Parietalia und den sogenannten Supraoccipitalia (Postparietalia) bei Stegocephalen hat also mit der Verbindung von Supraoccipitale und Parietalia (Schädeldach) bei den Reptilien nichts zu tun und zwingt uns nicht, anzunehmen, diese letztere sei ursprünglich eine feste Nahtverbindung gewesen. Das knöcherne Schädeldach (Parietalia und Postparietalia) lag dem knorpeligen Schädeldache ursprünglich nur auf, und bei der Verknöcherung der über das Foramen magnum liegenden Region des letzteren zum Supraoccipitale stieß dieser Knochen nur von unten her gegen das Schädeldach an, wobei sein eigentlich oberer Rand nach vorn sah und sich an knorpelig gebliebenen Teilen des Daches der Hirnkapsel anschloß. Dies finden wir noch sehr deutlich bei Meeresschildkröten (vgl. NICK, 1912, tab. 3 fig. 17, 19). Es liegt kein Grund vor, hier eine feste Nahtverbindung bei den Stammformen der Reptilien anzunehmen, im Gegenteil dürfte sich an dieser Verbindung immer auch das knorpelige Dach des Primordialcraniums beteiligt haben, so daß die Verbindung beweglich blieb. Die bewegliche Verbindung, die an dieser Stelle beim metakinetischen Schädel der Eidechsen gefunden wird (vgl. Fig. V, S. 567), kommt nicht lediglich durch Einschiebung reichlichen Bindegewebes zwischen den betreffenden Knochen zustande, wie man zunächst erwarten sollte, falls sie aus einer Nahtverbindung hervorgegangen wäre. Es beteiligen sich daran vielmehr hyaline Knorpelstücke, welche Reste des ursprünglichen knorpeligen Daches des Primordialcraniums sind, näm-

1) Auch das sog. Epitoticum der Stegocephalen muß umgetauft werden, da es dem Epitoticum der Reptilien (HUXLEY) nicht entspricht (SEELEY, 1905, p. 220; FUCHS, 1909A, p. 116, Fußnote; BROOM, 1910, p. 203; CASE, 1910B, p. 194; BROILI, 1911, p. 154, Fußnote); am besten bezeichnet man es wohl als Tabulare (nach COPE).

lich median ein Rest des Processus ascendens tecti synotici (GAUPP), und lateral die Basis der oberen Randspangen (Taenia marginalis, GAUPP). Die Komplikation dieser Verbindung weist aber darauf hin, daß sie in ihrem speziellen, dem metakinetischen Zustande des Schädels angepaßten Verhalten keine Neubildung sein dürfte, sondern, jedenfalls wahrscheinlich, auf eine hier von vornherein vorhandene bewegliche Verbindung zurückgeht. Für genauere Angaben und Figuren sei auf meine Arbeit über Streptostylie bei Dinosauriern (1910A, p. 195, tab. 12, fig. 6, 7) verwiesen. Bei *Sphenodon* ist auch zwischen Supraoccipitale und Parietalia noch Bindegewebe und Knorpel eingeschoben (Fig. 4, Taf. 31, bei B).<sup>1)</sup>

Eine hintere Beugungslinie, etwa so beschaffen wie bei den Eidechsen, kam nun aber auch den triassischen Anchisauriden zu den primitivsten Dinosauriern, die wir kennen. Dies kann man sowohl aus dem Schädel von *Anchisaurus*, wie namentlich aus dem isolierten Hinterhaupte, welches von *Thecodontosaurus* bekannt ist, schließen. Offenbar beteiligte sich bei letzterer Form auch der Processus ascendens tecti synotici an der Herstellung der beweglichen Verbindung, wie bei Eidechsen. In Fig. H<sup>1</sup> gebe ich eine Rekonstruktion des Hinterhauptes eines Anchisauriden, die ich bitte, mit meiner Fig. V (S. 567) vom Hinterhaupte einer Eidechse vergleichen zu wollen. Nähere Angaben sowie Figuren findet man in meiner früheren Arbeit (1910A, p. 203—205).

Ich kenne keine anderen Reptilien, bei denen mit Sicherheit eine hintere Beugungslinie beobachtet ist, wohl aber läßt sich bei einigen wenigen, aber wichtigen primitiven Formen nachweisen, daß die Verbindung von Supraoccipitale (und Ohrkapseln) mit dem Schädeldache wenig fest war und also beweglich, mit hinterer Beugungslinie gewesen sein könnte.

Besonders interessant sind die Verhältnisse bei *Labidosaurus*, einem Cotylosaurier, welchen WILLISTON (1910) beschrieben hat. Das Supraoccipitale und das Schädeldach (Parietalia und Postparietalia) sind hier nicht durch Naht verbunden gewesen, sondern das Schädeldach lag dem Supraoccipitale nur von oben auf, so daß es bei einem Schädel ohne jede Beschädigung der Verbindung abgehoben werden kann (Fig. Z, S. 573 und Fig. J<sup>1</sup>). Auch bei einem anderen Cotylo-

1) Dies steht damit in Einklang, daß die unmittelbaren Stammformen von *Sphenodon* noch einen metakinetischen Schädel hatten (vgl. weiter unten und VERSLUYS, 1910A, p. 198).



saurier, *Procolophon*, scheint das Schädeldach nicht fest mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln verbunden gewesen zu sein, denn es ist ein Schädelfragment bekannt, bei dem man von unten auf das Schädeldach sieht und dieses, nach der Abbildung zu schließen

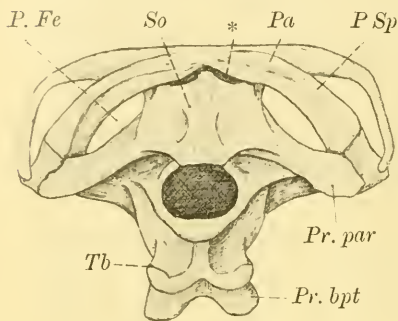


Fig. H¹.

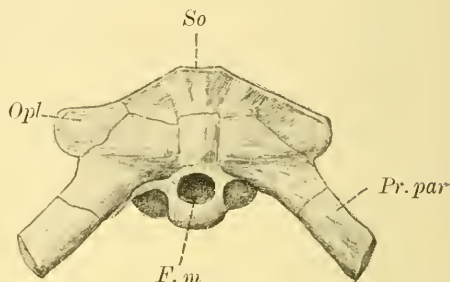


Fig. K¹.

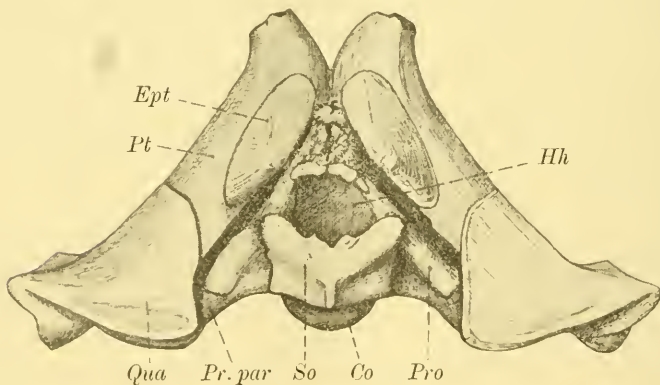


Fig. J¹.

Fig. H¹. Hinterer Schädelansicht eines Anchisauriden, Rekonstruktion, schematisch (kombiniert nach Figuren von MARSH, 1892, von *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus* und eigenen Beobachtungen). Verkleinert *P. Fe* posttemporales Fenster. *P. Sp* posttemporale Knochenplatte. *Pa* Parietale. *Pr. bpt* Processus basiptyergoidens. *Pr. par* Processus paroticus. *So* Supraoccipitale. *Tb* Tuberculum sphenoccipitale. \* hintere Beugungslinie.

Fig. J¹. Hinterer Teil eines Schädels von *Labidosaurus hamatus*, nach Entfernung des Schädeldaches; von oben gesehen (nach WILLISTON, 1910, tab. 3 fig. 3). 2:3. *Co* Hinterhauptcondylus. *Ept* Epiptyergoid. *Hh* Hirnhöhle. *Pr. par* Processus paroticus. *Pro* Prooticum. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratum. *So* Supraoccipitale.

Fig. K¹. Hinterhaupt von *Dimetrodon incisivus*, von oben (nach CASE, 1907A, tab. 11 fig. 7). 1:3. *F. m* Foramen magnum. *Opl* Occipitalplatte. *Pr. par* Processus paroticus. *So* Supraoccipitale.



(SEELEY, 1905, p. 224, Textfig. 33, von mir kopiert in Fig. R<sub>1</sub>), keine Spur einer Kontaktfläche für das Supraoccipitale und die Ohrkapseln aufweist.

Bei dem Pelycosaurier *Dimetrodon* war, nach einer Figur von CASE (1907A, tab. 11 fig. 7) zu schließen, ebenfalls keine feste Nahtverbindung an der betreffenden Stelle vorhanden. CASE's Figur zeigt (vgl. Fig. K<sub>1</sub>), wie der obere Rand des Supraoccipitales ganz glatt ist, sodaß eine zackige Nahtverbindung sicher nicht vorlag. Mit diesem glatten Rande stieß das Supraoccipitale, vielleicht noch unter Vermittlung von Knorpel, gegen die Unterseite des Schädeldaches, und eine solche Verbindung war vermutlich eher etwas beweglich als durchaus starr. In seiner Rekonstruktion der hinteren Schädelansicht dieser Form zeichnet CASE (1907A, tab. 19 fig. 3) zwischen Schädeldach und Supraoccipitale sogar eine Lücke (vgl. Fig. T<sub>2</sub>), dagegen in einer späteren Figur (1910B, p. 193, Textfig. 4) eine enge Anlagerung beider; nach freundlicher, brieflicher Auskunft von Herrn Prof. CASE, sind die betreffenden Knochen in der Rekonstruktion von 1907 sicher zu weit voneinander entfernt angegeben, in der Zeichnung von 1910 aber doch etwas enger verbunden dargestellt als es vermutlich in Wirklichkeit der Fall war.

Das Vorkommen einer hinteren Beugungslinie bei Lacertiliern und Dinosauriern, im Zusammenhang mit der Komplikation, welche dieselbe bei ersteren aufweist, weist darauf hin, daß dieselbe eine ziemlich ursprüngliche Bildung sein muß. Leider wissen wir über dieselbe von anderen fossilen Reptilien, wie wir gesehen haben, sehr wenig; von Cotylosauriern im besonderen finden wir nur für *Labiodosaurus* und, mit einiger Wahrscheinlichkeit für *Procolophon*, den Besitz einer hinteren Beugungslinie angedeutet.

Von anderen Cotylosauriern sind unsere Kenntnisse des Hinterhauptes noch durchaus ungenügend, da keine wirklich gut erhaltenen Stücke vorliegen. Es ist allerdings ein Schädel bekannt, dessen Bau mit der Auffassung, den Stammformen der Reptilien komme eine hintere Beugungslinie zu, nicht recht zu stimmen scheint. Es ist der Schädel von *Seymouria baylorensis*, welchen BROILI beschrieben hat (1904), und wovon ich in Fig. L<sup>1</sup> eine Abbildung des Hinterhauptes gebe. Wie ein Vergleich mit Stegocephalen (Fig. M<sup>1</sup>, besonders auch Fig. G, S. 553; weiter Fig. A<sup>1</sup>, S. 574 und Fig. W, S. 569) zeigt, ist das Hinterhaupt von *Seymouria* dem der Stegocephalen auffallend ähnlich; statt des Supraoccipitales war anscheinend nur Knorpel vorhanden, und lateral davon steigen Knochenpfeiler hinauf,

die dem Occipitale laterale angehören dürften und eine Nahtverbindung mit dem Tabulare (Epioticum) eingehen, wie besonders rechts deutlich ist; seitwärts davon liegen offenbar posttemporale Fenster, die nach unten begrenzt werden vom Processus paroticus, dessen Endabschnitt schlecht erhalten ist. Die auffallende Ähnlichkeit mit verschiedenen Stegocephalen läßt den Gedanken aufkommen, daß hier für ein Reptil sehr primitive Zustände vorliegen;

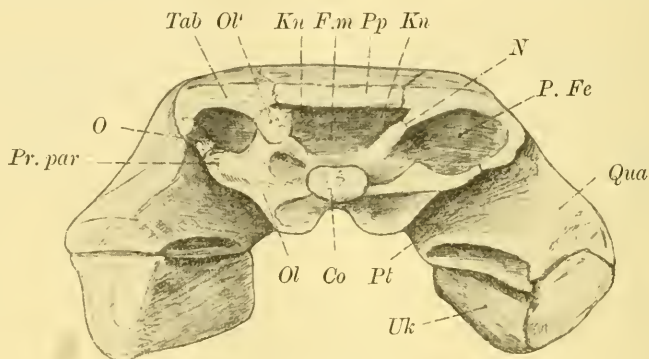


Fig. L¹.

Hintere Schädelansicht von *Seymouria baylorensis* (nach BROILI, 1904, tab. 13 fig. 3c, unter Benutzung des Originals in München). 2:3.

Co Hinterhauptcondylus. F. m Foramen magnum. Kn vielleicht knorplig gebliebener Teil der Occipitalregion. N Naht zwischen Occipitale laterale und Tabulare. O Stück des Processus paroticus? Ol Occipitale laterale. Ol' vermutlich zum Occipitale laterale gehöriger Knochen. P. Fe posttemporales Fenster. Pp Postparietale. Pr. par Processus paroticus. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. Tab Tabulare (Epioticum). Uk Unterkiefer.

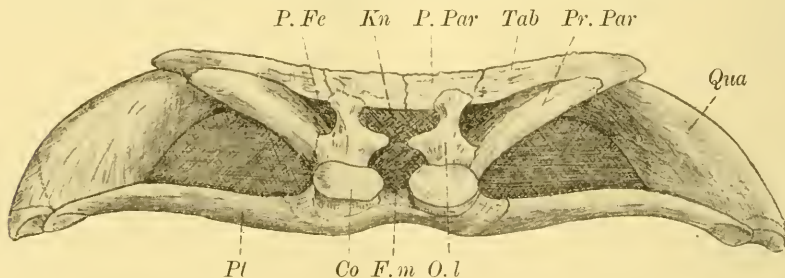


Fig. M¹.

Hintere Schädelansicht von *Mastodonsaurus giganteus* (nach E. FRAAS, 1889, p. 69, Textfig. 2). Verkleinert.

Co Hinterhauptcondylus. Fm Foramen magnum. Kn knorplig gebliebener Teil der Occipital-Region (am Schädel eine Lücke). O.l Occipitale laterale. P. Fe posttemporales Fenster. P. Par Postparietale. Pr. par Processus paroticus. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. Tab Tabulare (Epioticum).

und da nun die betreffenden Stegocephalen keine hintere Beugungslinie besitzen, *Seymouria* soweit ersichtlich auch nicht, so scheint es denn doch zunächst etwas fraglich, ob die Stammformen der Reptilien eine hintere Beugungslinie hatten. Es ist aber der Erhaltungszustand des Hinterhauptes von *Seymouria* kein guter, wie schon aus den Verschiedenheiten der rechten und der linken Seite desselben ersichtlich ist, und es besteht die Möglichkeit, daß die Ähnlichkeit mit den Stegocephalen zum Teil nur eine scheinbare ist, durch Verschiebung von Knochen und Zerdrücken des Schädels hervorgerufen, zum Teil eine Konvergenzerscheinung. Es ist sogar nicht absolut sicher, daß *Seymouria* kein typisches Supraoccipitale, wie etwa *Labidosaurus*, hatte, welches einfach verloren gegangen ist. Ich muß denn auch dem Befunde bei *Labidosaurus*, mit sehr gut erhaltenem Hinterhaupte, einen viel größeren Wert beilegen als dem, was *Seymouria* uns zeigt, um so mehr, als das Hinterhaupt von *Pareiasaurus* sich dem von *Labidosaurus* nähert, nicht aber dem von *Seymouria* gleicht (vgl. Fig. Y, S. 573). Eine hintere Beugungslinie hatte übrigens *Pareiasaurus* wohl nicht, doch war die Verbindung von Supraoccipitale und Schädeldach vielleicht noch keine starre, zackige Nahtverbindung (vgl. v. HUENE, 1910B, p. 44).

Das Ergebnis dieser Betrachtung dürfte sein, daß ein sicheres Urteil über die Frage, ob eine hintere Beugungslinie bei den Stammformen der Reptilien vorhanden war, sich jetzt noch nicht bilden läßt, daß dies aber nicht ausgeschlossen erscheint.

7. Über den Aufbau des Schädels der Reptilien aus einem occipitalen und einem maxillaren Segment, entsprechend einem primitiven metakinetischen Zustande.

Ein metakinetischer Zustand des Schädels setzt, wie wir gesehen haben (S. 544), einen Aufbau des Schädels aus zwei Segmenten voraus, einem occipitalen und einem maxillaren, in der Ausdehnung, wie sie am Schädel der Eidechsen so deutlich erkennbar ist. Die Figuren  $N^1$  und  $O^1$  zeigen die beiden Segmente eines Eidechschenschädels isoliert. War der Schädel der Stammformen der Reptilien metakinetisch, so muß er gleichfalls diesen eigentümlichen Aufbau aus zwei Segmenten aufgewiesen haben. Und dieser Aufbau mußte dann oft, besonders bei primitiven Reptilien, erkennbar sein. Es ist nun hervorzuheben, daß dies für den Schädel verschiedener Reptilien zutrifft. So ist dies sehr deutlich beim Schädel von *Sphenodon*, wo

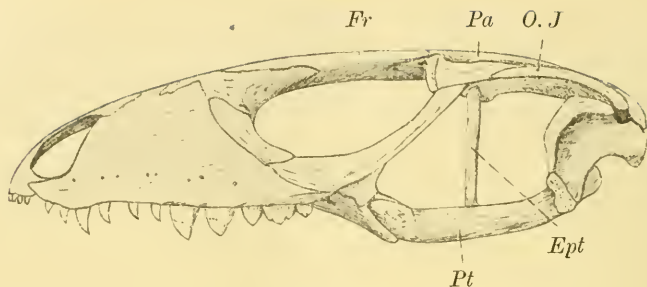


Fig. N¹.

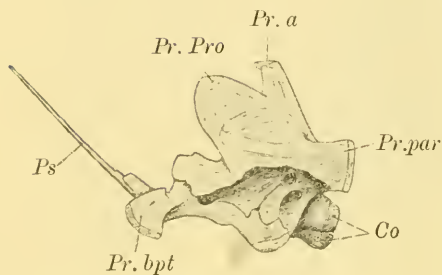


Fig. O¹.

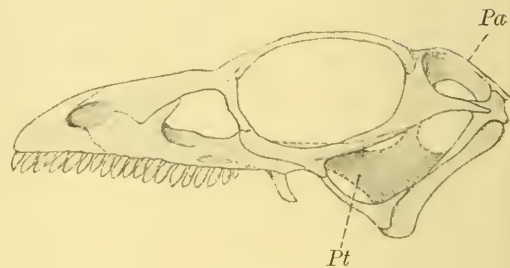


Fig. P¹.

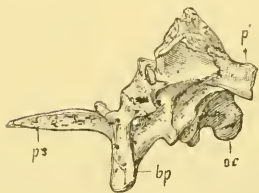


Fig. Q¹.

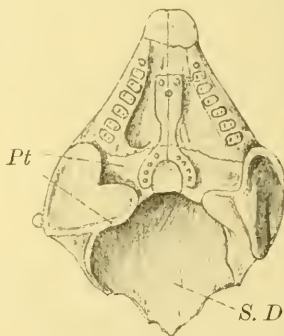


Fig. R¹.

Fig. N¹. Maxillares Segment des Schädels von *Tupinambis teguixin*. 3:2. *Ept* Epipterygoid. *Fr* Frontale. *O. J* oberer Jochbogen. *Pa* Parietale. *Pt* Pterygoid.

Fig. O¹. Occipitales Segment des Schädels von *Tupinambis teguixin*. Vergrößert. *Co* Hinterhauptscndylus. *Pr. a* Processus ascendens tecti synotici, knorpelig. *Pr. bpt* Processus basiptyergoidens. *Pr. par* Processus paroticus. *Pr. Pro* Processus anterosuperior des Prooticum. *Ps* Parasphenoid.

Fig. P¹. Das maxilläre Segment des Schädels von *Anchisaurus* (nach MARSH, 1892, tab. 15 fig. 1; auch 1896, tab. 2 fig. 1). Pterygoid und Epipterygoid, welche unbekannt sind, sind in schematischer Weise angegeben. 1:2. *Pa* Parietale. *Pt* Pterygoid.

Fig. Q¹. Das occipitale Segment des Schädels von *Thecodontosaurus* (nach MARSH, 1892, tab. 17 fig. 1). 1:2. *bp* Basiptyergoidfortsatz. *oc* Hinterhauptscndylus. *p* Processus paroticus. *ps* parasphenoidales Rostrum.

Fig. R¹. Schädel von *Procolophon*, ohne occipitales Segment (nach SEELEY, 1905, p. 224, Textfig. 33). 4:5. *Pt* Pterygoid. *S. D* Schädeldach.



die beiden Segmente allerdings unbeweglich zusammenhängen, und beim Schädel der triassischen Dinosaurier *Anchisaurus* und *Thecodontosaurus*. Ich gebe eine Abbildung des maxillaren Segments, wie es bei *Anchisaurus* erkennbar ist, und des occipitalen Segmentes von *Thecodontosaurus*, wovon ein schönes Stück bekannt ist (Fig. P<sup>1</sup> und Q<sup>1</sup>); der Vergleich mit den Figuren N<sup>1</sup> und O<sup>1</sup> des Eidechsen-schädels läßt keinen Zweifel, daß bei den genannten Dinosauriern der Aufbau des Schädels mit einem metakinetischen Zustande vollständig übereinstimmte (vgl. VERSLUYS, 1910A, p. 203).

Derselbe Aufbau des Schädels war weiter auch vorhanden bei *Labidosaurus*, nach den Beschreibungen von BROILI (1904) und WILLISTON (1910) und bei dem Münchener Material. Auf Fig. J<sup>1</sup>, S. 590, ist das occipitale Segment, zwischen den Pterygoiden eingeklemmt, noch sehr deutlich erkennbar. Auch bei *Procolophon* war dies der Fall; fehlte doch bei drei Schädeln, die SEELEY (1905, p. 221) auspräparieren ließ, um das Hinterhaupt studieren zu können, das occipitale Segment zweimal, und ebenso fehlte es am Schädel der nahe verwandten Gattung *Telerpeton*, den BOULENGER (1904, tab 31 fig. 3) beschrieben hat. Ich kopiere in Fig. R<sup>1</sup> eine Figur des Schädels von *Procolophon* nach SEELEY; man sieht, daß nur das maxillare Segment vorliegt; dasselbe ist nicht zusammengepreßt und das Schädeldach ist nur hinten etwas beschädigt, aber trotzdem fehlt das occipitale Segment; es muß sich leicht haben abtrennen lassen.

Unverkennbar sind die beiden Segmente am Schädel der Pelycosaurier; das isolierte, occipitale Segment wurde hier gefunden von *Dimetrodon incisivus* (CASE, 1907 A, p. 98, tab. 11 fig. 7—8; hier kopiert in Fig. K<sup>1</sup>, S. 590; man vgl. auch Fig. S<sup>2</sup> und T<sup>2</sup>). Und an einem Schädel derselben Art, den CASE neuerdings beschrieben hat, sieht man, wie im Innern des maxillaren Segments das occipitale Segment wesentlich verschoben ist, obwohl die geringe Änderung, welche das maxillare Segment durch Druck erfahren hat sowie seine sehr gute Erhaltung beweisen, daß dieser Schädel keinem zerstörenden Druck ausgesetzt war. Auch hier macht sich also die wenig feste Verbindung des occipitalen Segments mit dem übrigen Schädel deutlich bemerkbar (vgl. CASE, 1910 B, tab. 17).

An drei der von CREDNER (1888, tab. 25 fig. 1, 3, 4) abgebildeten Schädeln von *Palucohatteria* fehlt das occipitale Segment; es ist immer nur das maxillare Segment, und zwar größtenteils im Zusammenhange erhalten. Es geht aus dem Material mit Sicherheit hervor, daß keine feste Hirnkapsel vorhanden war, denn dann müßte diese



an den betreffenden Schädeln erhalten sein. Das occipitale Segment muß sich schon bald nach dem Tode der Tiere aus der Verbindung mit dem maxillaren Segment gelöst haben und verschoben worden sein.

Zum Schluß sei darauf hingewiesen, daß bei verschiedenen anderen Reptilien, z. B. bei Ichthyosauriern und Plesiosauriern, der ursprüngliche Aufbau des Schädels aus den beiden Segmenten, noch nicht erheblich modifiziert worden ist, wenn auch der Zusammenhang beider ein festerer geworden ist. Nähere Angaben darüber findet man im 2. Teil dieser Arbeit.

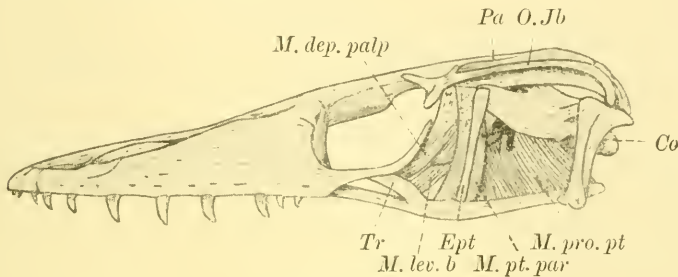
### 8. Über die Schädelpterygoidmuskeln.

Für die Frage, ob der Schädel der Stammformen der Reptilien kinetisch oder akinetisch war, sind die Muskeln, welche bei den lebenden Sauropsiden mit kinetischem Schädel von der Hirnkapsel zu den Pterygoiden ziehen, die Schädelpterygoidmuskeln, von großer Wichtigkeit. Wären diese Muskeln neu, durch Abtrennung aus anderen, beim akinetischen Schädel auch vorhandenen Muskeln hervorgegangen, dann müßte man auch im kinetischen Schädelzustande einen neuerworbenen Zustand erblicken; dagegen muß dieser Zustand ursprünglich sein, wenn sich nachweisen läßt, daß diese Muskelgruppe alten Ursprunges ist.

FÜRBRINGER (1900, p. 599) hat schon auf die Bedeutung dieser Muskeln für das Streptostylie-Problem hingewiesen, und aus der Tatsache, daß dieselben eine alte, auf dem *M. levator maxillae superioris* VETTER der Selachier zurückgehende Muskelgruppe sind (FÜRBRINGER spricht von einer partiellen Homologie), geschlossen, die Streptostylie sei bei den Sauropsiden der primitive Zustand.

Die Schädelpterygoidmuskeln der Eidechsen (Fig. 8<sup>1</sup>) sind diejenigen Muskeln, welche die Pterygoide im Basipterygoidgelenke gegen die Basis der Hirnkapsel bewegen. Sie entspringen vom Prooticum und vom Basisphenoid und inserieren am Pterygoid; sie liegen dabei medial vom Epipterygoid. Es sind zwei Muskeln: ein hinterer, der in der Hauptsache als Protractor des Pterygoids dient, der *M. protractor pterygoidei* (VERSLUYS, 1898, 1904; *M. pterygo-sphenoidalis posterior*, BRADLEY, 1903, p. 478; CORDS, 1910, p. 308). und ein vorderer, der *M. pterygo-parietalis* (BRADLEY, l. c., p. 479; CORDS), über dessen funktionelle Bedeutung ich mir nicht klar geworden bin, der aber von BRADLEY, vielleicht mit Recht, als Anta-

gonist des Protractors betrachtet wird. Der Innervierung und Lage nach gehört zu dieser Gruppe von Muskeln noch ein weiterer Muskel, der *M. depressor palpebrae inferioris* (*M. WEBER*, 1877, p. 295; *BRADLEY*, l. c., p. 480; *CORDS*, l. c., p. 308), wovon ein Teil als *M. levator bulbi* abgetrennt sein kann. Dieser *Depressor palpebrae* hat die ursprüngliche Beziehung zum Pterygoid (*Palatoquadratum*) aufgegeben und dient (meist) nur den Bewegungen des unteren Augenlides und des Augenbulbus; er ist ein recht dünner Muskel und tritt gegen die eigentlichen Schädelpterygoidmuskeln, besonders gegen den *M. protractor pterygoidei*, zurück.

Fig. 8<sup>1</sup>.

Schädelpterygoidmuskeln einer Eidechse; der Schädel nach *Varanus spec.*, die Muskeln nach einem Präparate von *V. varius* *MERREM*; vereinfacht und etwas verkleinert. Die Nerven (Äste des Trigemini) sind angegeben.

*Co* Hinterhauptscndylus. *Ept* Epipterygoid. *M. dep. palp.* Musculus depressor palpebrae inferioris. *M. lev. b* *M. levator bulbi*. *M. pro. pt* *M. protractor pterygoidei*. *M. pt. par* *M. pterygo-parietalis*. *O. Jb* Oberer Jochbogen. *Pa* Parietale.

*Tr* Transversum.

Der *M. protractor pterygoidei* und der *M. pterygo-parietalis* sind es also, welche die Bewegungen im Schädel hervorrufen; sie sind mit dessen kinetischem Zustande eng verknüpft und werden rückgebildet, sobald der Schädel akinetisch wird. Entsprechende Muskeln kommen denn auch den Schlangen zu, fehlen dagegen bei den Crocodiliern, den Schildkröten und bei *Sphenodon*, wo der Schädel akinetisch ist.

Der *Depressor palpebrae* dagegen behält seine Bedeutung am akinetischen Schädel bei und kommt denn auch tatsächlich beim erwachsenen *Sphenodon* (wo ich ihn selbst präparierte, vgl. *EDGEWORTH*, 1907, p. 530, Fußnote) und bei Crocodiliern (*RATHKE*, 1866, p. 104; *BURCKARD*, 1902, p. 89), trotz des akinetischen Schädels vor (den Schildkröten fehlt der Muskel nach *BURCKARD*). Der *Depressor palpebrae* ist offenbar ein sehr alter Muskel, denn schon bei den

Amphibien tritt ein entsprechender Muskel auf (WEBER, 1877, p. 295; BURCKARD, l. c., p. 95). Man könnte dadurch vielleicht auf den Gedanken kommen, der Protractor pterygoidei und der Pterygo-parietalis hätten sich aus dem Depressor palpebrae entwickelt, und dadurch wäre ihr Auftreten bei den Eidechsen im Vergleich mit dem Fehlen bei *Sphenodon*, Crocodiliern und Schildkröten als ein sekundärer Zustand zu deuten. Doch ist dem nicht so. Der Depressor palpebrae ist wohl ein zu wenig ansehnlicher Muskel, als daß man sich die Entstehung der eigentlichen Schädelpterygoidei, besonders des M. protractor pterygoidei aus ihm (in relativ kurzer Zeit) so recht gut vorstellen könnte. Entscheidend ist aber die Tatsache, daß dem Protractor pterygoidei durchaus entsprechende Muskeln bei Embryonen von *Sphenodon* und bei Gymnophionen gefunden worden sind. Bei ersteren fand sie EDGEWORTH (1907, p. 531, Textfig. 28, 29; er nennt den Muskel „spheno-pterygo-quadratus muscle“), und daraus geht hervor, daß diese Muskeln beim erwachsenen *Sphenodon* nur durch Rückbildung fehlen. Bei Gymnophionen fand ich auf Querschnitten durch den Kopf eines erwachsenen *Siphonops annulatus* einen sehr deutlichen Muskel, der ventral vom Foramen trigemini von der Schädelwand entspringt und am Pterygoid inseriert, also vollständig dem Protractor pterygoidei der Eidechsen entspricht. Er ist ohne jede Beziehung zum Musculus temporalis, von dem er durch das Pterygoid, das Ganglion trigemini und die großen Äste des Nervus trigeminus getrennt bleibt; bei seiner Lage ist an eine Neuentstehung dieses Muskels durch Abtrennung vom M. temporalis oder M. pterygoideus nicht zu denken; er ist ein selbständiger Muskel und ein zweifelloses Homologon des M. protractor pterygoidei der Eidechsen. Er dient wie dieser der Bewegung des Pterygoid im Basipterygoidgelenke gegen die Schädelbasis.<sup>1)</sup>

Bei den Vögeln sind die Schädelpterygoidei vom M. orbito-

---

1) Welche Bewegungen im Schädel von *Siphonops annulatus* stattfinden können, ist noch unbekannt, doch ist derselbe wohl sicher kinetisch, wenn auch vielleicht auf dem Wege akinetisch zu werden. Auf den kinetischen Zustand des Schädels bei *Siphonops* weisen nicht nur das Basipterygoidgelenk und die Schädelpterygoidei hin, sondern auch das sehr gut entwickelte Gelenk zwischen Quadratbein und Columella auris und der Einschnitt, der im Schädeldach das mit dem Quadratbein fest verbundene Squamosum von den Parietalia und den Ohrkapseln trennt. Es bleibt noch festzustellen, ob alle oder welche Gymnophionen einen kinetischen Schädel hatten.

quadratus vertreten, einem Muskel, der von der Seitenwandung der Hirnkapsel zum Processus orbitalis des Quadratbeins zieht und die Bewegungen im Schädel hervorruft. Seine Zugehörigkeit zu den Schädelpterygoidmuskeln geht aus seiner Ontogenese hervor.

Diese zeigt nämlich bei verschiedenen Sauropsiden dieselben typischen Besonderheiten (vgl. EDGEWORTH, 1907, p. 527—533), woraus die Homologie der Muskeln der erwachsenen Tiere sehr klar hervorgeht. Es trennt sich schon frühzeitig beim Embryo ein dorsaler Abschnitt des mandibularen Myotomes vom ventralen Teil desselben, aus dem der M. temporalis und die M. pterygoidei entstehen, ab. Dieser dorsale Abschnitt trennt sich nun wieder in einen vorderen Streifen, aus dem der Depressor palpebrae entsteht und in einen hinteren Teil, aus dem bei Eidechsen die eigentlichen Schädelpterygoidmuskeln, bei Vögeln der M. orbitoquadratus hervorgehen. Bei *Sphenodon* finden wir genau dieselben Vorgänge wie bei Eidechsen und es kommt auch noch zur Bildung von typischen Muskelfasern in der Anlage der Schädelpterygoidmuskeln; doch werden letztere dann später rückgebildet, wie beim akinetischen Zustand des Schädels zu erwarten war. Bei Crocodiliern geht nach Abtrennung der Anlage für den Depressor palpebrae der übrige Teil des dorsalen Abschnittes, aus dem sich sonst die Schädelpterygoidmuskeln entwickeln, frühzeitig verloren, ohne daß es noch zur Bildung von Muskelfasern kommt. Bei Cheloniern, wo sowohl die Schädelpterygoidmuskeln wie der Depressor palpebrae fehlen, finden wir dennoch den Anfang der Anlage dieser Muskeln, indem sich der entsprechende dorsale Teil des mandibularen Myotomes noch von der Anlage des M. temporalis und der M. pterygoidei abtrennt; derselbe verkümmert dann aber bald, ohne daß noch eine Abtrennung der Anlage des Depressor palpebrae stattfindet.

Aus diesen Tatsachen geht wohl sicher hervor, daß die Schädelpterygoidmuskeln der Sauropsiden eine primitive Muskelgruppe repräsentieren, die auf die dorsale Trigemini-muskulatur der Fische zurückgeht (FÜRBRINGER, CORDS; vgl. auch VERSLUYS, 1898, p. 282, 283; 1910A, p. 198—199). Frühzeitig trennte sich ein vorderer Teil dieser Muskelgruppe ab und trat in Beziehungen zum unteren Augnlide und zum Bulbus oculi (Depressor palpebrae inferior und Levator bulbi); denn schon bei Anuren und Urodelen sind die entsprechenden Muskeln bekannt.) Die Hauptmasse der dorsalen

---

1) Die Vorgänge bei der Entwicklung dieser Muskeln sind bei den



Trigeminusmuskulatur blieb als Schädelpterygoidmuskeln überall dort erhalten, wo das Palatoquadratum und das damit verbundene Pterygoid gegen die Schädelbasis beweglich blieben: bei *Siphonops* (Gymnophionen), Eidechsen, Schlangen und Vögeln. Bei *Sphenodon*, Crocodyliern und Cheloniern tritt die Anlage dieser Muskeln noch auf, geht aber früher oder später zugrunde, Vorgänge, die nur den Schluß zulassen, daß auch diese Sauropsiden von Formen mit Schädelpterygoidmuskeln abstammen.

Man muß daher als sicher annehmen, daß den primitiven Sauropsiden Schädelpterygoidmuskeln zukamen.

### 9. Schlußfolgerungen aus den Abschnitten 1—8; der kinetische Zustand des Schädels bei den primitiven Sauropsiden.

In dem Abschnitte 3 dieser Arbeit (S. 557) wurde dargelegt, das Basipterygoidgelenk der Sauropsiden müsse zweifellos ein primitives Gelenk sein, welches schon den Stammformen der Sauropsiden zukam.

In dem Abschnitte 8 (S. 596) lernten wir in den Schädelpterygoidmuskeln eine Gruppe von Muskeln kennen, deren Aufgabe es ist, das Palatoquadratum und die Pterygoide im Basipterygoidgelenk gegen die Basis der Hirnkapsel zu bewegen. Von diesen Muskeln ließ sich mit Sicherheit feststellen, daß es primitive Muskeln sind. Aus der Tatsache aber, daß sowohl das Basipterygoidgelenk wie auch die Muskeln, welche die Bewegungen in diesem Gelenke hervorriefen, schon den primitivsten Sauropsiden zukamen, geht ohne jeden Zweifel hervor, daß im Schädel dieser Tiere Bewegungen stattfanden, daß derselbe kinetisch war. Denn während man vielleicht an die Erhaltung des einmal vorhandenen Basipterygoidgelenkes bei einem akinetisch gewordenen Schädel während einer längeren Periode und an ein später wieder Infunktiontreten dieses Gelenkes als der Schädel von neuem kinetisch wurde, noch denken könnte, so schließen die Schädelpterygoidmuskeln diese Möglichkeit aus. Denn Muskeln,

---

genannten Amphibien anders als bei den Sauropsiden (EDGEWORTH, 1911, p. 191); hierbei ist zu beachten, daß hier die eigentlichen Schädelpterygoidmuskeln verschwunden sind und dies sehr leicht zur Änderung der ontogenetischen Vorgänge führen konnte. Auch das Fehlen des Augenlides bei den Larven dürfte dabei von Einfluß gewesen sein, indem es ein verspätetes Abtrennen der Anlage des *M. depressor palpebrae* von den übrigen Kaumuskeln ermöglichte, sogar begünstigen mußte.



welche ihre Funktion verlieren, verschwinden in kürzerer Zeit; und daß die dorsale Trigemini-muskulatur der Fische, welche die Aufgabe hat, das Palatoquadratum zu bewegen (und zu fixieren) bei den Sauropsiden und den Gymnophionen mit kinetischem Schädel noch in den Schädelpterygoidmuskeln erhalten ist, läßt keine andere Schlußfolgerung zu, als daß dieser kinetische Zustand des Schädels der Sauropsiden direkt, ohne Unterbrechung auf den beweglichen Zustand des Palatoquadratoms der meisten Fische zurückgeht.

Es steht demnach fest, daß bei den primitiven Sauropsiden das Palatoquadratum und sein Deckknochen (das Pterygoid) gegen die Schädelbasis und die Ohrkapsel beweglich gewesen sein müssen, und daß diese Tiere also einen kinetischen Schädel hatten.

Es bleibt dann aber die wesentlich schwierigere Frage zu beantworten, welcher Natur diese Schädelbewegungen waren.

Dabei ist zunächst zu betonen, daß Quadratbein, Pterygoid und Epipterygoid bei den primitiven Reptilien ein festes Ganzes bildeten; eine Bewegung des Pterygoids mußte vom Quadratbein im vollen Umfange mitgemacht werden (vgl. Abschn. 1, S. 549).

Auch eine Bewegung dieses Quadratbein-Pterygoid-Komplexes ohne Beteiligung anderer Schädelknochen war sicher nicht möglich; denn das Pterygoid war nach vorn durch Palatinum und Transversum fest mit der Oberkiefer-Nasenregion des Schädels verbunden; und das Quadratbein hing unbeweglich mit dem Squamosum und dem Quadratojugale zusammen, also mit dem Schädeldache. Und dieses Schädeldach bildete eine sicher nur sehr wenig biegsame, geschlossene Knochendecke bis an die Nasenregion des Schädels, wo es mit den Oberkieferknochen und den Nasalia fest zusammenhing (vgl. Abschnitt 2, S. 552). Noch etwas fester und starrer wurde dieser ganze Knochenkomplex durch die Epipterygoide, welche als vertikale Knochenpfeiler vom oberen Rande der Pterygoide bis zu den Parietalia emporstiegen (Abschnitt 5, S. 576). Wir werden also bei unserem Versuche, die Bewegungen festzustellen, welche im Schädel der primitiven Sauropsiden stattfanden, damit rechnen müssen, daß die Quadratbeine, Pterygoide, Palatine, und Ossa transversa, die Epipterygoide und alle Deckknochen des Schädeldaches, einschließlich der Parietalia, und, wenn vorhanden, der Postparietalia, ein festes Ganzes bildeten, worin keine nennenswerte Biegung oder Verschiebung der Teile gegeneinander stattfinden konnte. Man vergleiche den Schädel von *Sphenodon*, wo trotz der Reduktion des Schädeldaches in der Temporalgegend alle diese Teile des Schädels zu einem starren

Knochenkomplex vereinigt sind. Auch eine Hebung der Pterygoide im Basispterygoidgelenk, ohne Beteiligung dieses ganzen Komplexes, mußte ausgeschlossen sein schon durch die Epipterygoide; auch wäre eine solche beschränkte Bewegung im Innern des Schädels ohne (oder doch von so geringer) Bedeutung gewesen, daß es sehr unwahrscheinlich ist, daß sie imstande gewesen wäre, das Basispterygoidgelenk und die Schädelpterygoidmuskeln vor Rückbildung zu bewahren. Dies konnten nur Schädelbewegungen, die von praktischem Werte für das Tier waren (wie beim metakinetischen Schädel).

Diejenigen Knochen des Schädels aber, die nicht zu dem oben genannten Komplex gehörten, die Occipitalia und Otica, das Basisphenoid und Parasphenoid, bildeten zweifellos auch einen einheitlichen Knochenkomplex; kennen wir doch keinen Fall, wo dies nicht zutrifft.<sup>1)</sup>

Die Bewegungen im Schädel bei den primitiven Sauropsiden können also nur bestanden haben in Stellungsänderungen dieser beiden Knochenkomplexe, aus denen der Schädel aufgebaut war, gegeneinander; es muß der Schädel dieser Tiere aus zwei miteinander beweglich verbundenen Segmenten, einem maxillaren und einem occipitalen<sup>2)</sup>, von dem erwähnten Umfange bestanden haben. Es läßt sich nun zwar bei unseren noch ungenügenden Kenntnissen des Schädels der primitiven Reptilien, nicht direkt nachweisen, daß diese beiden Segmente dort wirklich beweglich verbunden waren, wohl aber läßt sich zeigen, daß unsere jetzigen Kenntnisse diese Möglichkeit offen lassen, ja daß sogar verschiedenes direkt dafür spricht. Die Verbindung der beiden Segmente fand annähernd an denselben Stellen und in derselben Ausdehnung statt wie bei den Eidechsen oder bei *Sphenodon*; und über diese Verbindung ließ sich folgendes feststellen:

1. Die Basis der Hirnkapsel verband sich mit den Pterygoiden nur mittels seiner Basispterygoidfortsätze und zwar gelenkig.

2. Die Enden des Processus parotici waren durch ziemlich viel Bindegewebe mit den temporalen Deckknochen des Schädeldaches verbunden. Zwischen dem Processus paroticus und dem Quadrat-

1) Allerdings besteht die Möglichkeit, daß das Supraoccipitale, welches vielleicht aus oberen Bogen nachträglich mit dem Schädel verwachsenen Wirbel hervorgegangen ist (GEGENBAUR), eine Zeitlang mit den Occipitalia lateralia etwas beweglich verbunden war; doch ist dies für unser Problem ohne Bedeutung.

2) Die Bezeichnungen stammen von BRADLEY (1903, p. 482).

bein aber lag wahrscheinlich ein Knorpelstück, das Intercalare, welches durch ein Gelenk mit dem Quadratbein verbunden war. Diese Verbindung gestattete geringe Bewegungen (vgl. Abschnitt 4, S. 567). Eine andere Verbindung der Quadratbeine mit dem occipitalen Segment fehlte. Zwischen dem Processus paroticus und dem Schädeldache lag ein gut entwickeltes, posttemporales Fenster, so daß die Verbindung beider auf den Endabschnitt des Processus paroticus beschränkt war (S. 575).

3. Die Hirnkapsel war vorn bindegewebig und knorplig, und es schloß sich ein ebenso beschaffenes, gut entwickeltes Septum interorbitale an (Abschnitt 6; S. 584), so daß ein fester Zusammenhang zwischen Hirnkapsel und Nasenkapseln fehlte. Das Parasphenoid war kurz und erreichte die Vomeres nicht; es blieb auch von den Pterygoiden getrennt, da es in der Mitte des interpterygoidalen Spaltes lag (vgl. Fig. Q, S. 561; Fig. O, S. 560 usw.).

Das Epipterygoid trat nicht in Verbindung mit dem occipitalen Segment (dem Prooticum), sondern zog bis zu den Parietalia empor und trat nicht oder nur mit seinem oberen Ende mit der knorpligbindegewebigen vorderen Wandung der Hirnkapsel in Verbindung; diese Verbindung, die wahrscheinlich primitiv ist, war keine feste, unbewegliche (vgl. Abschnitt 5, S. 576).

Weiter war das Dach der Hirnkapsel (die Parietalia und Postparietalia) mit den vom occipitalen Segment gebildeten Wandungen der Hirnkapsel nicht fest verbunden. Eine feste Verbindung mit den Knochen der Ohrkapsel dürfte gefehlt haben, denn sie fehlt bei primitiven Reptilien, wo die Ohrkapseln meist nicht so hoch hinaufreichten, daß sie die Parietalia berührten (vgl. S. 585). Es liegen auch Andeutungen vor, daß zwischen Schädeldach und Supraoccipitale eine bewegliche Verbindung, eine hintere Beugungslinie vorhanden war.

Bei diesem Bau des Schädels war eine Bewegung des maxillaren gegen das occipitale Segment möglich, und zwar konnten, wenn die Schädelpterygoidmuskeln die Pterygoide im Basipterygoidgelenk gegen die Schädelbasis nach vorn zogen, die Oberkiefer und Nasenregion des Schädels und im Anschluß daran das ganze Schädeldach bis zur hinteren Beugungslinie gehoben werden. Dabei genügten in der hinteren Beugungslinie und in der Verbindung des Endes der Processus parotici mit dem maxillaren Segment geringe Bewegungen, um schon eine nicht unwesentliche Hebung der Oberkiefer-Nasenregion zu gestatten. Dies war ein metakinetischer Zu-

stand des Schädels. Beim Aufbau des Schädels aus den beiden Segmenten ist dies die einzige Form der Bewegung, die überhaupt möglich war; und wo aus den Schädelpterygoide Muskeln und dem Basipterygoidegelenk sicher hervorgeht, daß Bewegungen stattfanden, müssen wir einen metakinetischen Zustand des Schädels für die Stammformen der Sauropsiden annehmen.

Dieser Zustand erklärt uns auch erst den eigentümlichen Aufbau des Schädels aus zwei nur locker verbundenen Abschnitten, welcher sich doch kaum erhalten hätte, wenn er nicht von irgendwelcher Bedeutung gewesen wäre.

Er erklärt uns weiter die Bedeutung der Basipterygoidefortsätze bei den primitiven Reptilien; denn diese werden von einem medialen Fortsatz der Pterygoide (vgl. *Captorhinus*, Fig. W<sup>1</sup>, bei *a*; *Sphenodon*, Fig. Q, S. 561) in der Weise umfaßt, daß sie ein zu weites Zurückdrängen der Pterygoide verhindern, wodurch sonst leicht ein Bruch im Schädeldache (z. B. zwischen den Augenhöhlen) erfolgen konnte. Sie bilden sich zurück, wenn der metakinetische Zustand des Schädels verloren geht.

Der metakinetische Zustand erklärt uns auch, daß die Epipterygoide zu den Parietalia emporstiegen, ohne Anschluß an die Ohrkapseln zu suchen; sie haben die Aufgabe, das Schädeldach zu stützen, welches mit der Seitenwandung der Hirnkapsel nicht fest verbunden sein darf, weil sich das mit dem metakinetischen Zustande nicht vertragen würde. Sobald aber die Beweglichkeit verschwindet und die Hirnkapsel mit dem Schädeldache und mit den Gaumenknochen in festere Verbindung tritt, sehen wir auch wiederholt Umbildung und Rückbildung der Epipterygoide eintreten (Einzelheiten im 2. Teil dieser Arbeit).

Schließlich erklärt unsere Hypothese, weshalb bei den primitiven Reptilien die Enden des Processus paroticus nicht in festere Verbindung mit dem Schädeldache und den Quadratbeinen traten; und nur die Annahme, daß diese Verbindung immer Bewegungen gestatten mußte, erklärt uns die Erhaltung des Intercalare und des offenbar primitiven Gelenkes zwischen diesem und dem Quadratbein (vgl. S. 568).

Dieser metakinetische Zustand des Schädels ist kein aus theoretischen Gründen ausgedachter, denn wir kennen ihn, wenn auch etwas modifiziert, von den Eidechsen; und es kann nicht fraglich sein, daß der typische metakinetische Zustand des Schädels bei den unmittelbaren Stammformen von *Sphenodon* und wohl auch bei trias-



sischen theropoden Dinosauriern (vgl. VERSLUYS, 1910A, p. 203) vorhanden war. Mit einiger Wahrscheinlichkeit darf schließlich auch für den Cotylosaurier *Labidosaurus* und für einen Teil der Pelycosaurier ein metakinetischer Zustand des Schädels angenommen werden (man vergleiche Abschn. 7, S. 593 dieser Arbeit, und weiter unten im systematischen Teil unter den betreffenden Ordnungen).

Wir werden weiter unten noch sehen, daß es möglich ist, aus dem metakinetischen Zustand des Schädels den mesokinetischen, der einen höheren Zustand darstellt (vgl. S. 547), abzuleiten, und daß die Verwandtschaftsverhältnisse der in Frage kommenden Formen zeigen, daß diese Umbildung sicher stattgefunden hat.

Sehr wichtig ist es schließlich, daß der metakinetische Zustand insoweit verständlich ist, als die dadurch mögliche Hebung des Oberkiefers beim Schnappen nach Beutetieren, besonders wohl nach kleineren, nützlich sein dürfte, die ganze Bewegung also eine funktionelle Bedeutung hat. Hierauf wirft der Zusammenhang zwischen kinetischem Zustand des Schädels und Nahrung Licht. Auch auf diese Fragen wird im 2. Teil dieser Arbeit eingegangen, und es sei darauf verwiesen.

## 2. Teil.

### **Die Verbreitung der Schädelbewegungen, ihre Umbildung und Rückbildung bei den wichtigsten Ordnungen der Reptilien.**

Es ist kaum möglich mit Sicherheit zu beurteilen, ob ein fossiler Schädel kinetisch war oder nicht. Es verlangt dies sehr genaue Kenntnisse auch von den tiefer gelegenen Teilen des Schädels. Und im einzelnen Fall liegt immer noch die Möglichkeit vor, daß wir einen Schädel vor uns haben, dessen Bau zwar auf einen kinetischen Zustand hinweist, der aber dennoch akinetisch geworden war, aber vor so kurzer Zeit, daß noch keine wesentlichen Umänderungen des Schädels stattfinden konnten. Wenn wir z. B. den Schädel von *Sphenodon* nur fossil kennen würden, müßten wir wohl über ganz gut erhaltene Stücke verfügen, um feststellen zu können, daß dieser Schädel nicht mehr metakinetisch, sondern schon akinetisch war. Wenn ich daher für einen Schädel den metakinetischen Zustand annehme, so geschieht das immer unter dem Vorbehalte, daß vielleicht nicht der Schädel selbst noch kinetisch war, sondern nur die unmittelbaren Stammformen einen solchen Schädel besaßen. Bei weitaus den meisten Formen sind ja nun unsere Kenntnisse unvollständig und wir müssen uns damit begnügen, aus dem Bekannten



Schlüsse auf den Zustand des Schädels zu ziehen. Und dabei ist zu beachten, daß bei Verlust der Schädelbewegungen wohl immer nach einiger Zeit Umbildungen des Munddachs eintreten, die einen metakinetischen Zustand ausschließen; es tritt dann nämlich ein festerer Anschluß der Pterygoide an die Basis des Hirnschädels ein, unter Verkümmern des Basipterygoidgelenkes und der Basipterygoidfortsätze, und schließlich entsteht eine Nahtverbindung. *Sphenodon* mit rudimentärem Basipterygoidgelenke zeigt uns die erste Etappe, die Parasuchier (vgl. Fig. N<sup>2</sup>) ein zweites Stadium, die Crocodilier, ohne Basipterygoidfortsätze und mit ausgedehnter Nahtverbindung den Endzustand. Dieses Auftreten von Umbildungen des Munddachs aber, sobald der Schädel akinetisch wird, ermöglicht uns umgekehrt den Schluß zu ziehen: wenn bei einem (fossilen) Schädel die Verbindung der Pterygoide mit der Basis der Hirnkapsel nur durch gut entwickelte Basipterygoidgelenke und Fortsätze stattfand, liegt ein deutlicher Hinweis vor, daß der Schädel kinetisch war. Man kann dementsprechend von einem kinetischen Typus des Munddachs reden, der bei einem im übrigen ungenügend bekannten Schädel darauf hinweist, daß derselbe entweder kinetisch war oder doch erst kürzlich akinetisch wurde.

Wir werden aus der hier folgenden Übersicht ersehen, daß der metakinetische Zustand des Schädels wenig verbreitet ist. Dies liegt wohl, neben dem Umstande, daß er nur bei Insectenfressern oder Raubtieren Bedeutung hat, daran, daß er unverkennbare Nachteile mit sich bringt; er bedingt nämlich einen sehr unvollkommenen Bau der Hirnkapsel, eine schwache Verbindung des Gaumens mit derselben und einen recht schwachen Zusammenhang von Nasenteil und Hirnteil des Schädels. Daher kann es nicht befremden, wenn die Tiere bei Änderung der Nahrung oder der Art der Nahrungsaufnahme ihre Schädelbewegungen verlieren, dabei aber einen festen Bau des Schädels gewinnen. Weiter unten, im 11. Abschnitte dieses Teiles meiner Arbeit, werde ich diese Fragen zusammenfassend behandeln. Zunächst soll eine möglichst gedrängte Übersicht über den Bau des Schädels und die Schädelbewegungen bei den verschiedenen Ordnungen der Sauropsiden gegeben werden; einige kleine, nicht wichtige Ordnungen sind weggelassen worden.

### 1. Cotylosaurier.

Hierzu gehören die ältesten und primitivsten Reptilien, die wir kennen, und es ist demnach zu erwarten, daß der Bau des Schädels

auf einen metakinetischen Zustand hinweist oder jedenfalls sich nicht erheblich davon entfernt. Das feste, geschlossene Schädeldach schließt jeden anderen Zustand der Schädelbewegungen als einen metakinetischen aus. Daneben dürfte ein akinetischer Zustand des Schädels erwartet werden und zwar bei den mehr spezialisierten Vertretern.

Die Prüfung des Schädelmaterialies ergibt Folgendes:

1. Familie. *Captorhinidae* (CASE 1911, p. 33, 38;  
*Pariotichidae* COPE).

a) *Labidosaurus*.

Bei den bis jetzt bekannten, vermutlich nicht alle derselben Art angehörigen Schädeln von *Labidosaurus* finden wir verschiedene Hinweise auf einen metakinetischen Zustand des Schädels. Es liegen Beschreibungen vor von CASE (1899), BROILI (1904), WILLISTON (1908, 1910, vgl. CASE 1911).

Ich konnte das von BROILI bearbeitete Material in München vergleichen. Aus BROILI's sehr guter Beschreibung, kontrolliert durch eigene Beobachtung, geht folgendes hervor.

Ein festes maxillares Segment war vorhanden, denn Quadratbein und Pterygoid waren sowohl miteinander wie mit dem starren Schädeldache fest verbunden. Das Pterygoid war frei von der Basis der Hirnkapsel, mit Ausnahme einer Verbindung mit dem vorderen Ende des Basisphenoids (nach Schädel 4, XV, 1901; BROILI, tab. 7 fig. 1a), gegen welches sich die Pterygoide mit ebenen Flächen angeschmiegt haben dürften. Sichere Reste von Basipterygoidfortsätzen fehlen, doch könnten sie nach Schädel 3, XV, 1901 vorhanden gewesen sein. Ein Basipterygoidgelenk ist nicht nachweisbar; die Verbindung war soweit ersichtlich fest. Die Epipterygoide waren nicht mit dem Prooticum verbunden. Die Wandung der Hirnkapsel war vorn nicht verknöchert (BROILI, tab. 7 fig. 1a u. tab. 8 fig. 1, 1a). Nach Schädel 3, XV, 1901 war ein ventraler Bezirk des Septum interorbitale verknöchert (Präspheonoid) und diese Verknöcherung reichte bis ziemlich weit nach vorn; ob dadurch eine festere Verbindung der Schädelbasis mit den Nasenkapseln hergestellt wurde, ist nicht zu ermitteln. Andeutungen einer festen Verwachsung des Daches mit den Seitenwandungen und der Hinterwand der Hirnkapsel fehlen; das freie Hinterhaupt 1895, XIV, 4 (BROILI, tab. 8 fig. 1) weist eher auf einen lockeren Zusammenhang hin, doch

läßt sich aus dem Münchener Materiale nichts Bestimmtes ermitteln.

WILLISTON hat (1910) einen sehr gut erhaltenen Schädel von *Labidosaurus* beschrieben, wodurch unsere Kenntnisse in wichtigen Punkten erweitert werden. Namentlich ist wichtig, daß bei diesem Schädel das Dach der Hirnkapsel sicher nur lose mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln verbunden war (vgl. meine Fig. J<sup>1</sup>, S. 590 u. Z, S. 573). Bei WILLISTON heißt es (p. 79) vom Supraoccipitale: "A small dorsal spine in the middle posteriorly is intercalated in the angle between the inner ends of the postparietals, but there is no sutural attachment" („ich sperre“). Der Processus paroticus war nur mit seinem Endabschnitte und ohne Nahtbildung mit dem Schädeldache (dem Tabulare, Epitoticum) verbunden; WILLISTON sagt darüber (p. 76): „below it („das Tabulare“) presents an oblique articular facet for union with the extremity of the paroccipital.“ Auch der Zusammenhang mit dem Quadratbeine war beschränkt, wobei es nicht zu einer Nahtbildung gekommen zu sein scheint. Die Epipterygoide stiegen sicher zu den Parietalia empor, ohne mit den Seitenwandungen des Schädels in Verbindung zu treten. Die Hirnkapsel war nach vorn offen, d. h. ihre Wandung muß korplig oder bindegewebig gewesen sein. Es ist kein knöchernes Septum interorbitale von WILLISTON erwähnt oder abgebildet worden.

Es zeigt demnach dieser Schädel sehr deutlich den Aufbau aus den beiden Segmenten, wie ihn ein metakinetischer Zustand des Schädels verlangt, und man würde deshalb direkt auf einen solchen Zustand desselben schließen können, wenn auch ein Basispterygoidgelenk vorhanden gewesen wäre. Der Schädel zeigt aber kein Gelenk, jedenfalls kein typisch entwickeltes. Normal entwickelte Basispterygoidfortsätze fehlen; vielleicht sind sie direkt nach vorn gekehrt, in der Medianen miteinander verwachsen und dabei gegen den Körper des Basisphenoids nicht deutlich abgesetzt. Bei Ventralansicht ist das vordere Ende des Basisphenoid wie abgeschnitten (vgl. Fig. T<sup>1</sup>). Ähnliche Verhältnisse zeigt auch das von BROILI (tab. 8 fig. 1a) abgebildete isolierte Hinterhaupt, wo das Basisphenoid vorn abgestutzt ist und eine in zwei geteilte, ebene Endfläche<sup>1)</sup> auf-

---

1) Daß es sich hier um die Trabekelbasen handeln sollte, scheint durch WILLISTON'S Schädel ausgeschlossen; auch würde dann jeder Zusammenhang der Pterygoide mit der Schädelbasis gefehlt haben, was nicht wahrscheinlich ist.

weist, gegen welche sich die Pterygoide gestützt haben müssen, sei es unter Bildung einer festen Verbindung, sei es unter Bildung eines Gelenkes. In letzterem Falle könnte der Schädel metakinetisch gewesen sein, anderenfalls akinetisch. Sehr interessant ist es nun in diesem Zusammenhange, daß bei einem anderen, auch zu *Labidosaurus* gerechneten Schädel (er gehört wohl einer anderen Art an als die vorher behandelten, wie WILLISTON, 1910, p. 71, hervorhebt) ein Basispterygoidgelenk vorhanden war. Es handelt sich um ein Stück, welches CASE (1899) provisorisch als *Pariotichus incisivus* und von WILLISTON (1908A) als *Labidosaurus incisivus* bezeichnet wurde, dessen Zugehörigkeit zu *Labidosaurus BROILI* (1904, p. 51)

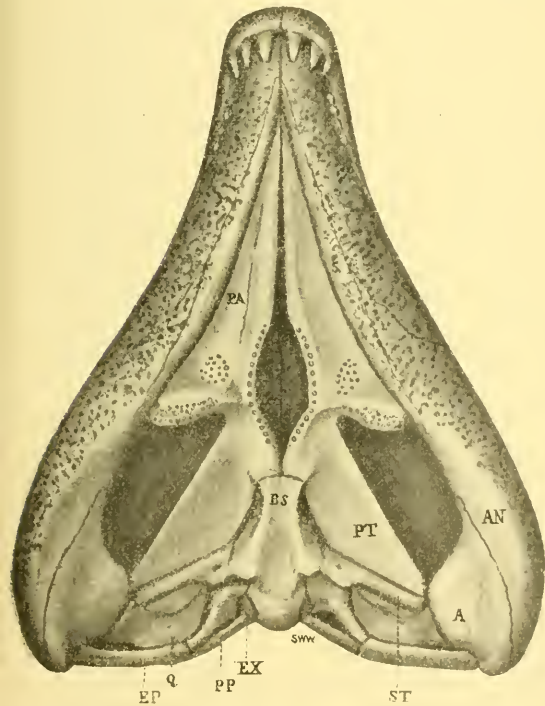


Fig. T¹.

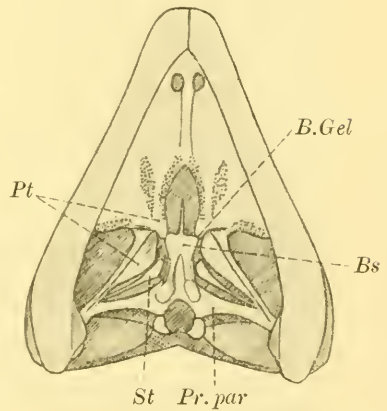


Fig. U¹.

Fig. T¹. Munddach von *Labidosaurus hamatus* (nach WILLISTON, 1910, tab. 2 fig. 1). 1:2. A Articulare. AN Angulare. BS Basisphenoid. EP Epiptericum (Tabulare). EX Occipitale laterale. PA Palatinum. PP Postparietale. PT Pterygoid. Q Quadratbein. ST Stapes.

Fig. U¹. Munddach von *Labidosaurus species* (nach WILLISTON, 1908A, Textfig. 2, p. 142). 1:3. B. Gel Basispterygoidgelenk. Bs Basisphenoid. Pr. par Processus parieticus. Pt Pterygoid. St Stapes.



hervorgehoben und auch CASE erkannt hat. Es bilden nun sowohl CASE (1899, Textfig. 1, p. 237) wie WILLISTON (1908A, Textfig. 2, p. 142) für diesen Schädel eine lockere, anscheinend gelenkige Verbindung von Basisphenoid und Pterygoid ab (vgl. Fig. U<sup>1</sup>).

Wo wir aber demnach bei der Gattung *Labidosaurus* einen Aufbau des Schädels aus einem maxillaren und occipitalen Segment finden, mit hinterer Beugungslinie und, jedenfalls bisweilen, mit Basispterygoidgelenk, da müssen wir auch annehmen, daß ein solcher Schädel metakinetisch war oder doch direkt von einem metakinetischen Schädel herzuleiten ist; denn sonst wäre der Bau dieses Schädels unverständlich.

b) *Captorhinus*<sup>1)</sup> (*Pariotichus*).

Das bis jetzt bekannte Material, welches von COPE (1895), BROILI (1904), BROOM (1910) und CASE (1911) beschrieben wurde, gibt leider über einigen wichtigen Punkten keinen Aufschluß. Es fehlen eingehende Kenntnisse des Hinterhauptes, so daß wir nicht wissen, ob eine hintere Beugungslinie vorhanden war. Ich selbst habe weder in München noch in der COPE-Sammlung in New York ein genügend erhaltenes Hinterhaupt gefunden, und unsere Kenntnisse davon beschränken sich auf eine Umrißzeichnung und einige wenige erläuternde Bemerkungen von CASE (1910B, p. 194, Textfig. 5; 1911, p. 93, 94), welche über die Frage, die uns interessiert, keinen Aufschluß geben. Die Figur, die ich hier kopiert habe (Fig. V<sup>1</sup>) zeigt einen Bau des Hinterhauptes, der Ähnlichkeit mit *Labidosaurus* hat; ob aber die Verbindung des Supraoccipitale mit dem Schädeldache eine feste oder eine bewegliche war, bleibt unbekannt; ebenso die Art der Verbindung des Processus paroticus mit dem Tabulare. Interessant ist allerdings eine Angabe von COPE (1895, p. 447): „In one of the specimens the cranial roof posterior to the orbits can be lifted off“; hierin liegt ja ein Hinweis auf eine hintere Beugungslinie, doch fehlen nähere Angaben, die hier aufklären könnten; ich selbst kenne das betreffende Stück nicht.

Das Munddach ist *Sphenodon*-ähnlich, vom kinetischen Typus (Fig. W<sup>1</sup>); die Pterygoide stützten sich gegen die Enden der Basispterygoidfortsätze, blieben aber im übrigen ganz frei von der Schädelbasis. Zwischen Pterygoid und Basispterygoidfortsatz ist eine Grenzlinie sichtbar und diese Verbindung dürfte meiner Ansicht nach (die sich vor allem auf einen Schädel von *C. aguti*, Amer. Mus. Nat. Hist.,

1) CASE, 1911, p. 38.



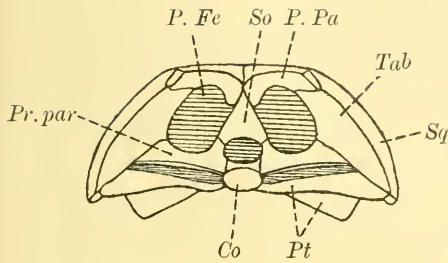


Fig. V¹.

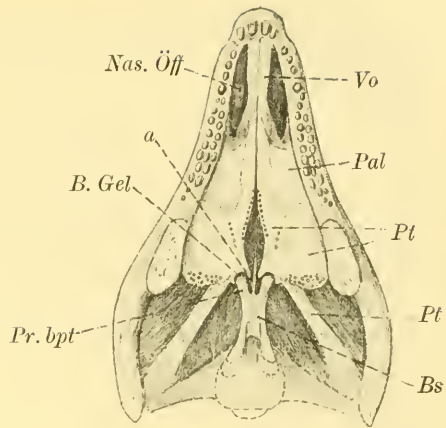


Fig. W¹.

Fig. V¹. Hintere Schädelansicht von *Captorhinus* (*Pariotichus*) (nach CASE, 1910B, Textfig. 5, p. 194). 4:5. Co Hinterhauptseondylus. P. Fe posttemporales Fenster. P. Pa Postparietale. Pr. par Processus paroticus. Pt Pterygoid. So Supraoccipitale. Sq Squamosum. Tab Tabulare (nach CASE das Quadratojugale).

Fig. W¹. Munddach von *Captorhinus* (*Pariotichus*), etwas schematisch (nach COPE, 1895, tab. 7 fig. 2, BRIOLI, 1904, tab. 12 fig. 14c, und eigenen Beobachtungen, besonders am Schädel von *C. aguti* aus der COPE-Sammlung im Amer. Museum Nat. Hist., No. 4334; parasphenoidales Rostrum nach CASE, 1911, Textfig. 41, p. 96). 4:5. a medialer Fortsatz des Pterygoids, der um den Basipterygoidfortsatz herumgreift. B. Gel Basipterygoidgelenk (in den Originalen nicht so deutlich). Bs Basisphenoid. Nas. Öff innere Nasenöffnungen. Pal Palatinum. Pr. bpt Basipterygoidfortsatz. Pt Pterygoid. Vo Vomer.

Nr. 4334, gründet) eine gelenkige gewesen sein. Dieser Bau des Munddaches weist auf einen metakinetischen Zustand des Schädels hin (vgl. S. 606), und dies könnte man bei der nahen Verwandtschaft dieser Form mit *Labidosaurus* auch erwarten; aber nur noch besseres Material kann hierüber sicheren Aufschluß geben. Von der Verknöcherung der vorderen Wand der Hirnkapsel und vom Epipterygoid ist nichts bekannt.

## 2. Familie. *Limnoscelidae*,

mit der einen Gattung *Limnoscelis* aus dem Perm Neu Mexikos (WILLISTON 1911C).

Ich entnehme WILLISTON'S Beschreibung und Figuren folgendes. Das sehr gut erhaltene Munddach ist vom kinetischen Typus, mit deutlichen Basipterygoidgelenken (Fig. O, S. 560). Über die Occipitalregion und die Hirnkapsel sind wir noch nicht unterrichtet. Wir können dadurch noch nicht entscheiden, ob der Schädel, wie es der Bau des Gaumens vermuten läßt, metakinetisch war.

Das Gebiß des über 2 m langen Tieres weist auf eine carnivore Lebensweise hin, bei der Schädelbewegungen noch von Nutzen sein konnten.

### 3. Familie. *Pareiasauridae*.

a) *Pareiasaurus*, die typische Gattung, enthält große, bis 3 m lange Tiere, deren Gebiß auf pflanzliche Nahrung hinweist (OWEN, 1876, p. 6). Der kinetische Zustand war vermutlich aufgehoben, sowohl durch einen festeren Bau der Hirnkapsel wie anscheinend durch Umbildung der Basipterygoidgelenke zu einer Nahtverbindung. Doch ist die Umbildung des Schädels, die nach dem Verlust des kinetischen Zustandes möglich wurde, noch wenig weit vorgeschritten. Das occipitale Schädelsegment ist gegen das maxillare noch ziemlich selbständig.

Es liegt eine Beschreibung des Schädels von SEELEY vor (1888B; vor allem 1893); man vgl. auch NEWTON (1894A), v. HUENE (1910B) und BROOM (1910). Ich konnte zwei ziemlich gut erhaltene Schädel im British Museum Nat. Hist. von *P. bairi* (Nr. R. 1971) und *P. bombidens* (Nr. R. 1970) untersuchen. Meinen Aufzeichnungen über den ersteren Schädel entnehme ich folgendes. Die Processus parotici waren gut entwickelt (Fig. Y, S. 573), ihre Enden gegen die Deckknochen des Schädeldaches (Squamosum und Tabulare) deutlich abgegrenzt; ihr Zusammenhang damit und mit den Quadratbeinen kann ziemlich locker gewesen sein; auch v. HUENE (1910B, p. 44) konstatiert, das Opisthoticum (Processus paroticus) bilde eine flache, etwas gewölbte Kontaktfläche für das Tabulare (Epioticum); es lag hier, soweit ersichtlich, keine feste Verbindung durch zackige Naht vor. Das Supraoccipitale stieß gegen die Unterseite des Schädeldaches; ob diese Verbindung sehr fest war oder nicht, geht aus dem vorliegenden Material nicht hervor, aber eine gut entwickelte hintere Beugungslinie, wie bei *Labidosaurus*, war nicht vorhanden (Fig. Y, S. 573). Die posttemporalen Fenster waren ziemlich groß.

Die Verbindung der Pterygoide mit der Hirnkapsel war sicher keine ausgedehnte. Der Schädel von *P. bairi* ist in dieser Gegend aber nicht gut erhalten. Der Schädel von *P. bombidens* zeigt, daß diese Verbindung nur mittels der gut entwickelten Basipterygoidfortsätze erfolgte (vgl. Fig. R, S. 563). Eine Grenze zwischen diesen Fortsätzen und den Pterygoiden ist nicht sichtbar oder doch höchstens an der dorsalen Seite der Verbindung angedeutet; es ist demnach

nicht wahrscheinlich, daß noch ein Basipterygoidgelenk vorhanden war.<sup>1)</sup>

Der interpterygoidale Spalt (Fig. R, *ipt. S*; vgl. NEWTON, 1894A, p. 488) war sehr kurz, da die Pterygoide größtenteils in der Mediane miteinander verwachsen waren. In seiner Tiefe lag vermutlich (nach dem Schädel von *P. bombidens* zu schließen) ein Rostrum sphenoidale. Das Septum interorbitale muß zum Teil verknöchert gewesen sein; sein unterer Rand blieb frei, war nicht mit den Pterygoiden verwachsen.

Ob die Wandung der Hirnkapsel nach vorn häutig (knorplig) oder knöchern war, konnte ich nicht ermitteln; über die Epipterygoide ist auch nichts bekannt.

So spricht das in London vorhandene Material, welches allerdings etwas mangelhaft ist, dafür, daß eine ausgedehnte Verwachsung der beiden Schädelsegmente nicht stattgefunden hatte. Wichtig ist, daß die Pterygoide nicht in ausgedehnter Verbindung mit dem Basisphenoid standen, wie SEELEY (1888 B, p. 72) gemeint hat, sondern daß diese Verbindung auf die Basipterygoidfortsätze beschränkt war. Die Schädel waren wohl akinetisch, aber sie wichen im Bau noch nicht viel von einem metakinetischen Schädel ab, eigentlich (soweit bekannt) nur in einer festeren Verbindung an den schon beim metakinetischen Schädel gegebenen Berührungstellen; neue Verbindungen scheinen noch nicht hinzugekommen zu sein.

Von der *Pareiasaurus* nahestehenden Gattung *Elginia*, aus der Trias von Elgin, kennen wir den Schädel nur nach Ausgüssen von Hohlräumen im Sandstein; daran läßt sich natürlich die Beweglichkeit oder Unbeweglichkeit der verschiedenen Verbindungen der beiden Schädelsegmente nicht feststellen. Soweit ersichtlich (NEWTON, 1894A) wird der Schädel akinetisch gewesen sein. Das Tier besaß eigentümliche Zähne mit kammförmiger Krone, ein Hinweis auf spezialisierte Nahrung.

#### 4. Familie. *Seymouriidae*<sup>2)</sup>,

mit nur einer Art, *Seymouria baylorensis*, aus dem Perm von Texas. Ein ca. 70 cm langes Tier, dessen lange, dünne Zähne zum Fassen

1) BROOM (1910, p. 202, Textfig. 1) bildet die Grenze der Pterygoide gegen das Basisphenoid an ganz anderer Stelle ab, als ich sie annehme; eine Grenze ist nicht sichtbar (vgl. oben), aber sie lag wohl sicher nicht dort, wo BROOM sie zeichnet.

2) WILLISTON, 1911A, 1911B; CASE, 1911.

größerer Tiere weniger geeignet erscheinen, so daß dasselbe wohl von kleineren wirbellosen Tieren (Insecten oder Würmern u. dgl.) gelebt haben dürfte (WILLISTON, 1911B, p. 236); ob *Seymouria* ihre Nahrung auch durch plötzliches Zuschlagen mit dem Mantle erbeutete, so daß ein metakinetischer Zustand des Schädels nützlich gewesen sein könnte, läßt sich nicht beurteilen. Es waren recht schwerfällige Tiere.

BROILI gab (1904, p. 81—83) eine Beschreibung zweier unvollständiger Schädel; ich konnte die Originale damit vergleichen. Es läßt sich Folgendes feststellen. Am Munddach (Fig. X<sup>1</sup>) ist die Verbindung der Pterygoide mit der Hirnschädelbasis auf die Region der Basipterygoidfortsätze beschränkt; ein Basipterygoidgelenk ist nicht erkennbar, doch ist der Erhaltungszustand hier zu schlecht, um sicher behaupten zu können, das Gelenk habe wirklich gefehlt. Ein dolchförmiges Rostrum sphenoidale (wohl Parasphenoid) weist auf das Vorhandensein eines Septum interorbitale hin. Ob darin Verknöcherungen auftraten, und wie die Beschaffenheit der vorderen

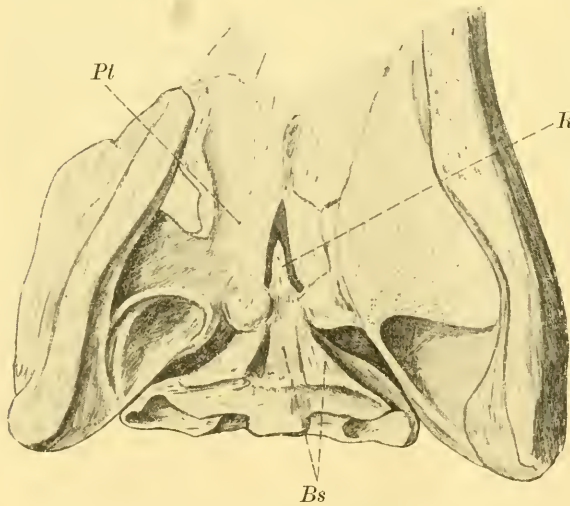
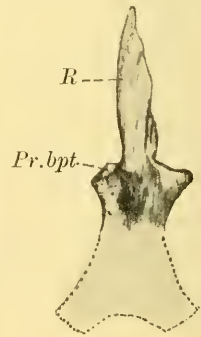
Fig. X<sup>1</sup>.Fig. Y<sup>1</sup>.

Fig. X<sup>1</sup>. Munddach von *Seymouria baylorensis* (nach BROILI, 1904, tab. 13 fig. 3b). 2:3. Bs Basisphenoid. Pt Pterygoid. R Rostrum sphenoidale (Parasphenoid).

Fig. Y<sup>1</sup>. Basisphenoid und Rostrum sphenoidale von *Stephanospondylus* von unten (nach STAPPENBECK, 1905, Textfig. 4a, p. 388). 4:5 (vermutlich). Pr. bpt Processus basipterygoideus. R Rostrum.



Wandung der Hirnkapsel war, ob knöchern oder nicht, ist unbekannt. Auch das Epipterygoid kennen wir nicht. Einer der beiden Schädel gibt uns einigermaßen Einblick in den Bau des Hinterhauptes. Dasselbe erscheint bei diesem Schädel sehr stegocephalenähnlich, doch ist der Erhaltungszustand zu ungenügend (vgl. S. 591 u. Fig. L<sup>1</sup>), um sicher feststellen zu können, daß *Seymouria* hierin von allen anderen Cotylosauriern erheblich verschieden war.<sup>1)</sup> Der andere Schädel zeigt am Hinterhaupte etwas andere Verhältnisse; die Gegend des Foramen magnum ist schmaler, und hier ist mehr Knochen vorhanden; der Erhaltungszustand ist aber zu schlecht, um den Bau des Hinterhauptes genauer feststellen zu können.

Nach den vorliegenden Stücken zu urteilen, war der Schädel von *Seymouria* akinetisch.

#### 5. Familie. *Stephanospondylidae*.

Es ist nur das zur Beantwortung unserer Frage durchaus ungenügende Material von *Stephanospondylus pugnax* aus dem Perm von Sachsen bekannt, welches STAPPENBECK (1905) beschrieben hat. Vom Hinterhaupt ist so gut wie nichts erhalten und es ist denn auch über Fehlen oder Auftreten einer hinteren Beugungslinie nichts zu ermitteln. Am Basisphenoid ist das Auftreten von Basipterygoidfortsätzen interessant (Fig. Y<sup>1</sup>): sehr wahrscheinlich war ein Basipterygoidgelenk vorhanden, und es liegt darin ein Hinweis auf einen kinetischen Zustand des Schädels vor. Das Tier war ein landbewohnendes, ca. 1,40 m langes Raubtier, welches vermutlich von kleineren Stegocephalen und Reptilien lebte (STAPPENBECK, 1905, p. 421).

#### 6. Familie. *Procolophonia*.

Diese Familie umfaßt kleine, eidechsenähnliche Reptilien, die einen bis in die Trias überlebenden, alten Reptiltypus darstellen. Nach BROOM (1903D; 1905B; 1910, p. 232) und OSBORN (1903) wäre *Procolophon* auch mit den Diaptosauriern verwandt und stellte somit einen wichtigen Übergangstypus dar.

Der Schädel von *Procolophon* ist ziemlich gut bekannt (SEELEY, 1890, 1905; WOODWARD, 1898; BROOM, 1903D, 1910). Zunächst ist zu betonen, daß der Zusammenhang von occipitalem und maxillarem

1) *Seymouria* müßte dann wohl aus der Ordnung der Cotylosaurier ausscheiden. Nähere Kenntnisse sind dringend erwünscht.



Segment locker gewesen sein muß, denn bei 2 von 3 Schädeln, die SEELEY (1905, p. 221) auspräparieren ließ, um das Hinterhaupt studieren zu können, fehlte das occipitale Segment, und ebenso fehlte es bei einem Schädel der nahestehenden Gattung *Telerpeton* (BOULENGER, 1904). Besonders lehrreich ist SEELEY's fig. 33 (vgl. Fig. R<sup>1</sup>, S. 594); man sieht hier auf die Unterseite des nahezu vollständigen Schädeldaches, und daran fehlt die Andeutung von Anheftungsflächen für das Supraoccipitale und die Ohrkapseln, so daß man eine lockere Verbindung mit diesen annehmen muß; der in der Figur vorhandene Teil des Schädels entspricht genau dem maxillaren Segment.

Ein kleines Rostrum sphenoidale (Processus cultriformis) war vorhanden (BROOM, 1903D, p. 18; 1910, Textfig. 2, p. 204); es war ohne Verbindung mit den Pterygoiden. Von einem knöchernen Septum interorbitale ist nichts bekannt.

Ein Basispterygoidgelenk war vorhanden; es ist besonders schön erkennbar an einem der Stücke des British Museum (vgl. Fig. P, S. 560); das Basisphenoid ist hier etwas verschoben, und man sieht die schwach gerundeten Gelenkflächen der Processus basispterygoidei sowie die Gelenkgruben der Pterygoide, worin jene paßten. Eine weitere Verbindung der Pterygoide mit der Basis des Hirnschädels bestand nicht. Eine neuerdings von BROOM (1910, Textfig. 2, p. 204) gegebene Figur des Gaumens macht allerdings den Eindruck, daß die Pterygoide sich den Ohrkapseln anlegten, doch vermute ich, daß dies nur die Folge von der Unvollkommenheit des abgebildeten Stückes ist, wodurch eine genauere Zeichnung dieser Region des Schädels nicht möglich war. Jedenfalls ist es meiner Ansicht nach höchst unwahrscheinlich, daß diese Verbindung bestanden hat, auch nach dem Material des British Museum; sie würde die wiederholt beobachtete Abtrennung des occipitalen Segments vom maxillaren nicht gestattet haben. Ganz dünne Eipterygoide, ähnlich denen der Eidechsen, waren vorhanden (BROOM, 1903D, p. 12); über ihre Verbindung mit der Hirnkapsel oder den Parietalia ist nichts bekannt.

Die Hinterseite des Schädels ist nur bekannt von *Procolophon laticeps* (SEELEY, 1905, fig. 32a, p. 223; hier kopiert in Fig. Z<sup>1</sup>). Nach SEELEY war das Hinterhaupt geschlossen, dem der Crocodilier mehr ähnlich als dem von *Testudo*; die posttemporalen Fenster wurden je durch eine Knochenplatte geschlossen, welche bis an das Schädeldach hinaufreichte. Über die Verbindung des Supraoccipitale und dieser Knochenplatten mit dem Schädeldache fehlen Angaben; sie

kann kaum eine feste Nahtverbindung gewesen sein, denn sonst wäre das occipitale Segment nicht so oft verloren gegangen (vgl. oben). Ist dies richtig, so war auch die Verbindung der beiden Schädelsegmente bei *Procolophon* eine so wenig feste, daß ein metakinetischer Zustand möglich erscheint. Sonst wäre, wegen der Basispterygoidgelenke, immerhin noch an einen mesokinetischen Zustand des Schädels zu denken; denn die Augenhöhlen sind so groß, daß eine Biegung des in dieser Region relativ schmalen Schädeldaches sowie der unter der Augenhöhle liegenden Knochen- spange nicht absolut ausgeschlossen erscheint. Ich halte es, trotz des etwas abweichenden Baues des Hinterhauptes (ich selbst habe das betreffende Stück nicht gesehen), für nicht unwahrscheinlich, daß der Schädel von *Procolophon* metakinetisch war; wenn die Hirnkapsel schon eine feste gewesen sein sollte, war der Schädel vermutlich akinetisch, vielleicht aber mesokinetisch.

*Telerpeton* schließt sich, soweit bekannt (BOULENGER, 1904), eng an *Procolophon* an; ein Basispterygoidgelenk war wohl vorhanden. Vom Hinterhaupt weiß man nichts. Der Schädel von *Sclerosaurus armatus* ist zu wenig bekannt, um ihn heranziehen zu können.

Über die Nahrung der *Procolophonina* sind wir nicht unterrichtet; das Gebiß ist etwas spezialisiert, indem die nicht sehr zahlreichen Zähne quer zur Längsachse der Kiefer verbreiterte Kronen aufweisen. Die Spezialisierung geht aber nicht so weit, daß man mit Gewißheit auf pflanzliche oder auf Muschel-Nahrung schließen kann; es könnten die Tiere auch omnivor gewesen sein, wobei eine Hebung des Oberkiefers noch nützlich sein könnte.

#### 7. Familie. *Diadectidae*.

Die typischen, zu den Gattungen *Diadectes* und *Empedias* gehörigen Formen sind über 1 m lange Tiere, mit kurzen und sehr kräftigen, auf eine grabende Lebensweise deutenden Gliedmaßen. Das spezialisierte Gebiß weist auf pflanzliche Nahrung hin. Sicher ist wohl, daß diese Tiere keine Insectenfresser waren und ihre Nahrung nicht durch schnelles, plötzliches Zugreifen mit dem Maule erbeuteten. Unter diesen Umständen läßt sich ein akinetischer Zustand des Schädels erwarten, und dies ist auch tatsächlich der Fall. Aber verschiedenes erinnert noch an einen früheren metakinetischen Zustand. Die Schädel dieser Tiere sind genauer bekannt durch die Arbeiten von CASE (1905, 1910A, 1911); ich konnte einiges Material von *Empedias* aus der COPE-Sammlung in New York vergleichen.

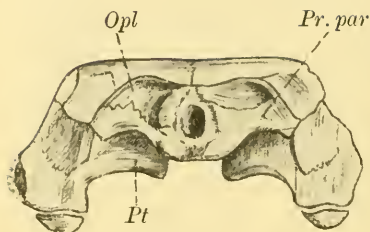
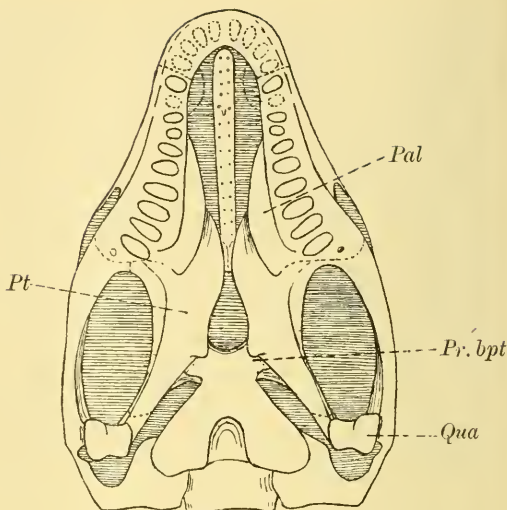
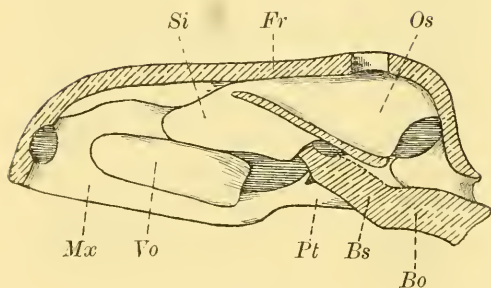
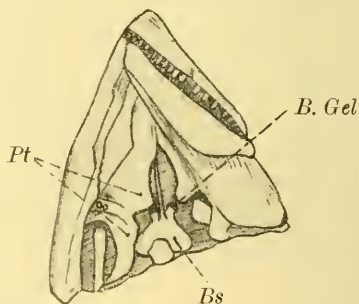
Fig. Z<sup>1</sup>.Fig. A<sup>2</sup>.Fig. B<sup>2</sup>.Fig. C<sup>2</sup>.

Fig. Z<sup>1</sup>. Hintere Schädelansicht von *Procolophon laticeps* (nach SEELEY, 1905, fig. 32a, p. 223). 1:1 (vermutlich). *Opl* Occipitalplatte. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid.

Fig. A<sup>2</sup>. Munddach von *Diadectes*, schematisch (nach CASE, 1905, Textfig. 5, p. 134). Neuere Funde zeigen, daß Verschiedenes in dieser Figur nicht ganz zutreffend ist, doch sind die für unser Problem wichtigen Verhältnisse, besonders die Basipterygoidfortsätze, richtig angegeben (vgl. CASE, 1910A, Textfig. 3, p. 166); ein Rostrum sphenoidale ist vorhanden. ca. 1:3. *Pal* Palatinum. *Pr. bpt* Basipterygoidfortsätze. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein.

Fig. B<sup>2</sup>. Längsschnitt durch den Schädel von *Diadectes*, Schema (nach CASE, 1910A, Textfig. 4, p. 168). Der Zusammenhang von Parietalia und Supraoccipitale ist nicht richtig angegeben (vgl. meinen Text). Verkleinert. *Bo* Basioccipitale. *Bs* Basisphenoid. *Fr* Frontale. *Mx* Maxillare. *Os* Orbitosphenoid. *Pt* Pterygoid. *Si* Septum interorbitale. *Vo* Vomer.

Fig. C<sup>2</sup>. Munddach von *Bolosaurus* (nach CASE, 1907, Textfig. 4, p. 656). Nat. Gr. *B. Gel* Basipterygoidgelenk. *Bs* Basisphenoid. *Pt* Pterygoid.

Die beiden Gattungen *Diadectes* und *Empedias* waren einander im Schädel so ähnlich, daß wir sie gemeinsam besprechen können. Das Munddach (Fig. A<sup>2</sup>) zeigte wesentliche Übereinstimmung mit dem kinetischen Typus, indem das Basisphenoid nur mittels seiner Basispterygoidfortsätze mit den Pterygoiden verbunden war. Am Material des Amer. Museum Nat. Hist. in New York (*Empedias*-Schädel Nr. 4353 und 4352, COPE-Sammlung) finde ich keine Andeutungen eines Basispterygoidgelenkes, das demnach wohl durch eine festere Verbindung ersetzt gewesen sein dürfte. Eine feste Verbindung an dieser Stelle bildet auch BROOM (1910, Textfig. 12, p. 217) ab. Sehr deutlich sind die Basispterygoidfortsätze bei einem neuen Stück, welches CASE (1910A, Textfig. 3, p. 166) beschrieben und abgebildet hat.

Posttemporale Fenster fehlten; das Hinterhaupt war also geschlossen und die von den Occipitalia (und Opisthotica) gebildete Platte trat mit ihrem oberen und seitlichen Rande überall in feste Verbindung mit dem Schädeldache. Das Supraoccipitale schob sich wie bei den Meeresschildkröten unter die Parietalia und endigte vorn mit einem stumpfen Rande, an dem sich ein unter den Parietalia liegendes, 3—5 mm dickes knorpliges Schädeldach angeschlossen haben muß. Der Zusammenhang mit den Parietalia war sicher ein sehr fester (vgl. COPE-Sammlung, Amer. Mus. Nat. Hist., No. 1308, 1331; CASE, 1910 A, Textfig. 2, p. 165); eine hintere Biegungslinie war also nicht vorhanden.

Nach vorn hatte die Hirnkapsel eine knöcherne Wandung bekommen in der Form vertikaler Knochenplatten (Orbitosphenoide), die oben vom Schädeldach (Parietalia und Frontalia) ausgingen und unten im Basisphenoid, nach vorn in ein knöchernes Septum interorbitale übergingen (Fig. B<sup>2</sup>). Diese Verknöcherungen bildeten eine ausgedehnte, feste Verbindung von occipitalem und maxillarem Schädelsegment. Von Epipterygoiden ist nichts bekannt.

Wir finden also bei diesen Tieren, deren Nahrung eine Hebung des Oberkiefers überflüssig machte, dementsprechend einen akinetischen Schädel; hintere Biegungslinie und Basispterygoidgelenk waren verschwunden, die Hirnkapsel war nahezu vollständig knöchern geworden.

Über den Schädel der Familie *Nothodontidae* ist nichts bekannt, was über den kinetischen oder akinetischen Zustand desselben Aufschluß gibt.



8. Familie. *Bolosauridae*.

*Bolosaurus* hatte nach der Beschreibung und Abbildung von CASE (1907 B, Textfig. 4, p. 656), soweit ersichtlich, ein Munddach von kinetischem Typus mit Basipterygoidgelenk (Fig. C<sup>2</sup>). Ob eine hintere Beugungslinie vorhanden war, ist nicht bekannt, und man weiß nicht, ob der Schädel metakinetisch war oder nicht. Es waren (nach CASE, l. c., Textfig. 5) gut entwickelte posttemporale Fenster vorhanden.

Die Bolosauriden waren kleine Tiere, deren Gebiß den Beginn einer Komplikation erkennen läßt. Diese weist auf pflanzliche Nahrung hin (CASE, p. 658).

Zusammenfassendes über *Cotylosaurier*.

Als Ergebnis obiger Schilderung des wichtigsten Schädelmaterials der *Cotylosaurier* ist festzustellen, daß wir zwar innerhalb dieser alten und primitiven Gruppe der Reptilien bei keiner Form mit Gewißheit einen metakinetischen Zustand nachweisen können, daß ein solcher aber bei den Carnivoren *Captorhinidae*, besonders *Labidosaurus*, wahrscheinlich vorhanden war, und daß dies möglicherweise auch bei den *Procolophonia*, *Limnoscelidae*, *Stephanospondylidae* und *Bolosauridae* der Fall war. Denn das Munddach war hier vom kinetischen Typus mit Basipterygoidgelenk.

Einen akinetischen Schädel hatten die *Pareiasauridae*, die *Diadectidae* und die *Seymouridae*. Die beiden ersteren Familien umfassen erheblich spezialisierte, pflanzenfressende Tiere, bei denen ein metakinetischer Zustand zwecklos, seine Rückbildung daher zu erwarten war. Doch zeigt der Schädel dieser beiden Familien, besonders der *Pareiasauriden*, noch große Ähnlichkeit mit einem kinetischen Schädel, vor allem im Gaumen, ein Hinweis dafür, daß diese Formen von primitiveren *Cotylosauriern* mit metakinetischem Schädel abstammen. Der Aufbau des Schädels aus einem maxillaren und occipitalen Segment in der typischen Ausdehnung des metakinetischen Schädels ist immer deutlich erkennbar, am wenigsten noch bei den *Diadectidae*; dies findet seine Erklärung durch die Annahme, daß die primitiven *Cotylosaurier* einen metakinetischen Schädel hatten.

Es sei hervorgehoben, daß das Gebiß bei den *Procolophonia* und *Bolosauridae*, sowie bei der Gattung *Captorhinus* eine Spezialisierung aufweist, welche auf Änderung in der Nahrung, auf Änderung der



primitiven, insectivoren Lebensweise schließen läßt; demnach könnte eine beginnende Rückbildung des metakinetischen Zustandes hier nicht befremden.

## 2. Diaptosauria. <sup>1)</sup>

Der Schädel von *Sphenodon* kann im allgemeinen als der ursprüngliche Typus des Schädels dieser Formenreihe angesehen werden. Deshalb fange ich mit ihm an.

### 1. Ordnung. Rhynchocephalia.

Der lebende Vertreter dieser Ordnung, *Sphenodon*, hat bekanntlich einen akinetischen Schädel. Bei Spiritusmaterial fand ich bei Ausübung eines starken Druckes von unten her gegen die Schnauzenspitze eine nur minimale Hebung des Oberkiefers; der Gaumen ist nahezu unverschiebbar gegen das Basisphenoid. Aber der Schädel kommt dennoch dem metakinetischen Schädeltypus sehr nahe; das occipitale und maxillare Segment des metakinetischen Schädels sind nirgends durch Naht verbunden und ein, wenn auch rudimentäres, Basipterygoidgelenk ist vorhanden. Die Verbindung der beiden Segmente ist wie folgt (Taf. 31 Fig. 4); das Supraoccipitale ist nur durch Knorpel und Bindegewebe (*Bi*, *Kn*) mit den Parietalia verbunden (trockenes Schädelmaterial ist zur Beurteilung dieser Verbindung ungeeignet; mir stand ein median durchgesägter Spirituskopf zur Verfügung); die Verbindung ist fester als bei den Eidechsen, wo wir eine hintere Beugungslinie finden, aber eine geringe Federung ist bei meinem *Sphenodon*-Präparate deutlich bemerkbar. Das Opisthoticum und das Prooticum erreichen die Parietalia nicht. Weiter vorn ist die Wandung der Hirnkapsel knorplig, mit größeren, von Membranen geschlossenen Fenstern versehen und zweifellos etwas biegsam. Das Septum interorbitale ist gleichfalls nicht verknöchert. Das Dach der Hirnkapsel ist also noch nicht fest und unbeweglich mit den übrigen Wandungen derselben verbunden.

Die Enden der Processus parotici sind nicht viel fester mit dem Squamosum und dem Quadratbein verbunden, als es beim meta-

1) Die von OSBORN (1903) zu den Diaptosauriern gerechneten *Procolophonina* wurden schon bei den Cotylosauriern besprochen. Die *Pelycosauria* trenne ich auch ab und stelle sie in die Nähe der *Anomodontia* (im Anschluß an BROOM, 1910, p. 228).

kinetischen Eidechschenschädel der Fall ist.<sup>1)</sup> Quadratbein und Pterygoide sind nirgends durch Naht mit der Hirnkapsel verbunden; das Basipterygoidgelenk ist zwar rudimentär geworden, und es finden darin beim lebenden Tiere wohl keine Bewegungen mehr statt, aber geringe Verschiebungen können in dieser Verbindung durch kräftigen Druck doch noch hervorgerufen werden. Beim Embryo ist das Gelenk ja noch gut entwickelt (HOWES and SWINNERTON, 1901; SCHAUBINSLAND, 1903).

Das Epipterygoid ist breit und legt sich der knorpligen Seitenwandung der Hirnkapsel viel enger an als bei Eidechsen, so daß eine nahezu unbewegliche Verbindung zustande kommt. Pterygoid und Quadratbein bilden zusammen eine ziemlich hohe Knochenplatte, die sich mit ihrem oberen Rande der Ohrkapsel nähert und durch Bindegewebe damit so fest verbunden ist, daß nur sehr geringe Verschiebungen möglich sind (vgl. Fig. Q, S. 561).

Wenn auch bei *Sphenodon* nirgends eine absolut unbewegliche Verbindung des occipitalen mit dem maxillaren Segment zustande kommt, so ist doch eine viel engere Anlagerung des Pterygoquadratum am occipitalen Segmente des Schädels eingetreten als beim metakinetischen Eidechschenschädel; es kommt eine recht feste Bindegewebsverbindung zustande. Der Schädel ist zwar nach dem metakinetischen Typus gebaut, aber die Verbindung seiner beiden Segmente ist nahezu unbeweglich geworden. Es fehlen denn auch die typischen Schädelpterygoidmuskeln.

Die direkten Stammformen von *Sphenodon* hatten aber sicher einen kinetischen Schädel. Dies geht hervor aus dem Auftreten eines gut entwickelten Basipterygoidgelenkes beim Embryo (Taf. 31 Fig. 2; vgl. S. 561) und aus der Tatsache, daß die Schädelpterygoidmuskeln noch angelegt werden, und es dabei sogar noch zur Bildung von Muskelfasern kommt (vgl. S. 598; und EDGEWORTH, 1907, p. 529, Textfig. 28). Die unbewegliche Verbindung von Hirnkapsel und Pterygoiden und das Fehlen der Schädelpterygoidmuskeln beim erwachsenen *Sphenodon* sind daher als eine Rückbildung zu deuten, und zwar als eine sehr rezente Rückbildung. Die unmittelbaren Stammformen müssen funktionierende Schädelpterygoidmuskeln gehabt haben, und dann war, nach dem ganzen Aufbau des Schädels von *Sphenodon*, nur ein metakinetischer Zustand möglich (Fig. A u. B, S. 546). Was den Grund des Verlustes der Schädelbewegungen bei *Sphenodon*

1) Über das Intercalare vergleiche man S. 572.

angeht, so ist die Tatsache interessant, daß dieser Verlust hier wieder mit einem spezialisierten Gebisse zusammentrifft. *Sphenodon* soll ja (SCHAUINSLAND, 1898), neben Würmern und Insecten vor allem Schnecken fressen und bei letzterer Nahrung, der sich das Gebiß angepaßt hat, sind ja die Schädelbewegungen überflüssig und der damit verbundene leichte Bau des Schädels schädlich; hierin kann also der Grund des Verlustes der Schädelbewegungen liegen. Inwieweit der nicht seltene Aufenthalt im Wasser und die zum Teil unterirdische Lebensweise, die beide bei typischer Anpassung einen festeren Bau des Schädels erwünscht machen, bei *Sphenodon* umbildend auf den Schädel gewirkt haben, läßt sich nicht abschätzen.

Von den Schädeln der fossilen Verwandten von *Sphenodon*, wie *Pleurosaurus*, *Homaeosaurus*, *Acrosaurus*, *Sauranodon* sind unsere Kenntnisse, soweit es die für uns wichtigen Einzelheiten angeht, keine eingehenden (vgl. vor allem LORTET, 1892). Da wir durch den lebenden *Sphenodon* so gut über den Schädel dieser Gruppe unterrichtet sind, liegt keine Veranlassung vor, auf das fossile Material einzugehen.

## 2. Ordnung. Rhynchosauria.

Interessanter ist ja für uns der Schädel der Rhynchosaurier, da diese Tiere ein sehr spezialisiertes und kräftiges, auf Muschelnahrung hinweisendes Gebiß besitzen, und wir dementsprechend Verlust der Schädelbewegungen erwarten dürfen. Leider sind unsere Kenntnisse (vgl. BURCKHARDT, 1900; BOULENGER, 1903) nicht ausreichend, um dies sicher beurteilen zu können; das Hinterhaupt und die tiefer gelegenen Teile des Schädels scheinen unbekannt zu sein.

Das Munddach nähert sich dem von *Sphenodon* (Fig. L, S. 558), doch scheint eine festere Anlagerung der Pterygoide an der Schädelbasis stattgefunden zu haben, und dies weist auf einen akinetischen Zustand des Schädels hin. Von *Stenomelopon* sind Epipterygoide bekannt von derselben Form wie die von *Sphenodon* (BOULENGER, l. c., p. 182). Das Quadratbein war mit den temporalen Deckknochen fest verwachsen und bei der kräftigen Entwicklung der Jochbogen ist dadurch ein mesokinetischer Zustand ausgeschlossen.

## 3. Ordnung. Protorosauria.

Hierzu gehört die sehr wichtige, alte und primitive Form *Palaeohatteria*. Der Schädel (CREDNER, 1888) zeigt eine recht große Ähnlich-

keit mit dem von *Sphenodon*. Leider ist vom Bau des occipitalen Segments sehr wenig bekannt, denn dieser Teil des Schädels ist ausnahmslos schlecht erhalten. Ja, er scheint meist zu fehlen, was immerhin darauf hinweist, daß der Zusammenhang mit dem maxillaren Segment kein fester war. Ein isoliertes Basisphenoid ist bekannt; es besitzt (vgl. Fig. S, S. 565) deutliche Basispterygoidfortsätze und erinnert in seiner Gestalt sehr an das von *Sphenodon* (Fig. T). Das Munddach war demnach wahrscheinlich dem von *Sphenodon* ähnlich und vom kinetischen Typus, doch ist es viel zu schlecht erhalten, um dies prüfen zu können. Es bleibt denn auch fraglich, ob der Schädel metakinetisch war, wenn auch der Bau, soweit er bekannt ist, auf diesen Zustand des Schädels hinweist.

Die gegen  $\frac{1}{2}$  m langen Tiere waren nach den spitzen Zähnen zu urteilen, Insectenfresser oder Raubtiere, für die eine Hebung des Oberkiefers nützlich gewesen sein dürfte.

Der Schädel von *Protorosaurus* ist ganz ungenügend bekannt (SEELEY, 1888A); vor allem wissen wir nichts über die Art der Verbindung der Pterygoide mit dem Basisphenoid.

#### 4. Ordnung. Choristodera.

Hierzu gehören *Champsosaurus* und *Simaedosaurus*, größere,  $1\frac{1}{2}$  bzw.  $2\frac{1}{2}$  m lange, semiaquatische Tiere, mit gavialähnlichem Schädel, aus der oberen Kreide und dem unteren Eocän. Der Schädel von *Champsosaurus* wurde von BROWN (1905) genau beschrieben; ich konnte auch das Material im New Yorker Museum vergleichen.

Die Hirnkapsel war solid, auch nach vorn ganz knöchern; die Occipitalia und Otica waren mit der Parietalia fest verwachsen. Mit der Seitenwandung und der Basis der Hirnkapsel, sowie mit dem Processus paroticus sind die Pterygoide und der lange Pterygoidfortsatz des Quadratbeines fest vereinigt, soweit ersichtlich unter Bildung einer zackigen Naht (Fig. D<sup>2</sup>). Basispterygoidfortsätze sind nicht erkennbar; das Epipterygoid ist unbekannt; es kann gefehlt haben. Der Schädel war demnach sicher akinetisch. Im Vergleich mit der mehr lockeren Verbindung des occipitalen und maxillaren Schädelsegments, welche wir bei *Sphenodon* finden, ist die feste Verwachsung bei den Champsosauriern zweifellos ein sekundärer Zustand. Die Umbildung geht ziemlich weit, wozu ja bei diesen späten Vertretern der Diaptosaurier Zeit genug geboten war.

Die Umbildung des kinetischen zum akinetischen Zustande des Schädels geht hier zusammen mit Änderung der Lebensweise (die



Tiere wurden fluviatil) und sicher auch der Nahrung, die bei diesen größeren Tieren mit kräftigen Kieferzähnen nicht aus Insectenzähnen bestanden haben wird, sondern aus Wirbeltieren. Mit diesen Änderungen ging die Ausbildung einer langen Schnauze Hand in Hand, die eine feste Verbindung mit dem Hinterhaupte und eine feste Hirnkapsel als Stützpunkt verlangte: das war aber nur unter Verlust des metakinetischen Zustandes erreichbar. So mußte der Schädel akinetisch werden, was vielleicht auch beim Aufenthalt im Wasser vorteilhaft und bei der veränderten Nahrung

ohne größeren Nachteil war.

Der Schädel der

Progano-  
sauria (Meso-  
sauria) und

Thallatosauria ist so ungenügend bekannt, daß es sich nicht lohnt, darauf einzugehen. Die

Lebensweise, es sind Wasserbewohner, und die Bildung einer längeren Schnauze lassen bei beiden einen aki-

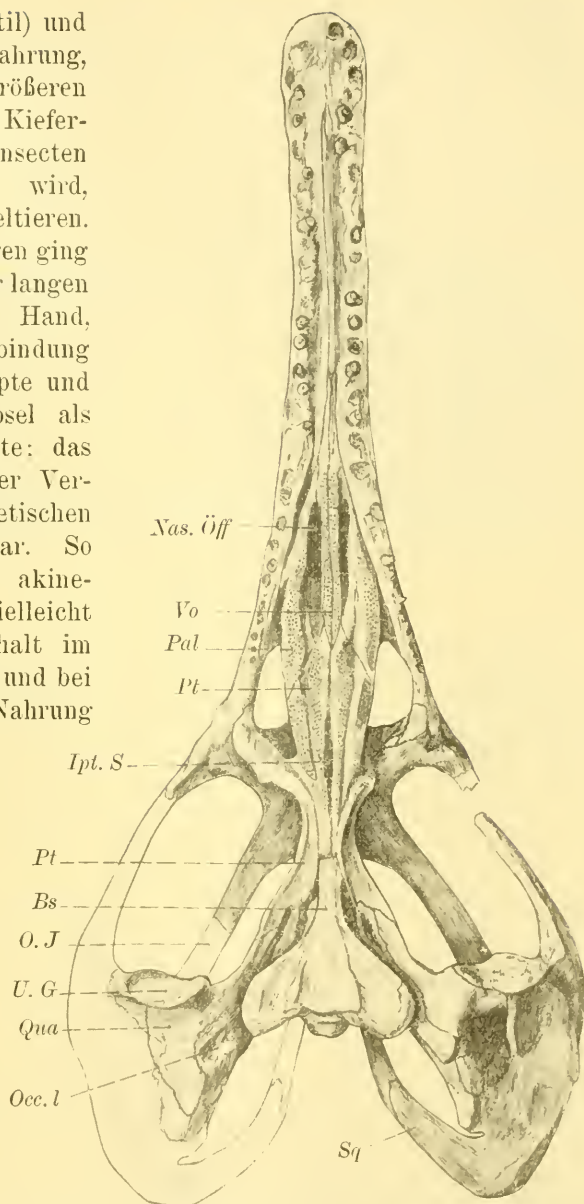


Fig. D<sup>3</sup>. Munddach von *Champsosaurus* (nach Brown 1905, tab. 3 fig. 2). 2:5. Bs Basisphenoid. Ipt. S interpterygoidaler Spalt. Nas. Öff innere Nasenöffnungen. O. J oberer Jochbogen. Occ. l Occipitale laterale. Pal Palatinum. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. Sq Squamosum. U. G Gelenkfläche für den Unterkiefer. Vo Vomer.



netischen Zustand des Schädels erwarten, der bei den Thallatossauriern jedenfalls schon eingetreten zu sein scheint (MERRIAM, 1905).

### Zusammenfassendes über Diaptosauria.

Als Ergebnis dieser kurzen Besprechung des bis jetzt besser bekannten Schädelmaterials der Diaptosaurier ist folgendes hervorzuheben. Der primitive Zustand muß ein metakinetischer gewesen sein; dies geht aus dem Schädel von *Sphenodon* sicher hervor und dieser Zustand war wahrscheinlich bei *Palaehatteria* vorhanden. Bei *Sphenodon* ist der metakinetische Zustand offenbar erst vor kurzer Zeit verloren gegangen, und daher ist eine festere Vereinigung der beiden Schädelsegmente hier erst eingeleitet. Bei den *Choristodera* ist der akinetische Zustand verbunden mit der Bildung einer längeren Schnauze am Schädel, wodurch in erster Linie eine Konsolidierung des Schädels unter Aufhebung des kinetischen Zustandes verlangt wurde. Ähnlich war es anscheinend auch bei den Thallatossauriern.

### 3. Lepidosauria.

Hierher gehören als weniger differenzierte, direkt auf primitive Diaptosaurier zurückgehende Formen die Lacertilier, einschließlich der Mosasaurier, und als mehr spezialisierte, wieder aus den Lacertiliern hervorgegangene Formen die Schlangen.

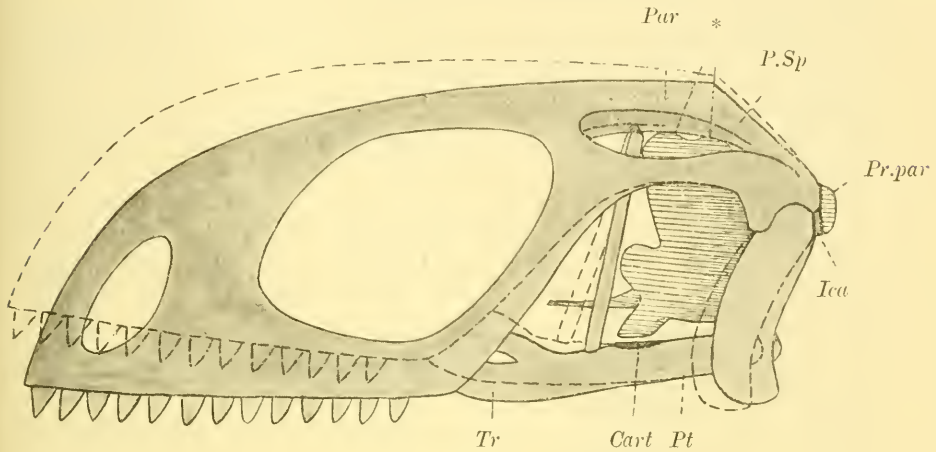
#### 1. Ordnung. Lacertilia.

##### a) Typische Formen.

Der Schädel der typischen Lacertilier ist, wie von NITSCH (1822) und BRADLEY (1903) ausführlich beschrieben wurde, metakinetisch oder amphikinetisch.<sup>1)</sup> Er ist für uns besonders wichtig, weil die Lacertilier die einzigen lebenden Sauropsiden sind, bei denen wir den primitiven metakinetischen Zustand, wenn auch etwas modifiziert, noch erhalten finden. Den Arbeiten von NITSCH und BRADLEY, sowie eigenen Mitteilungen (VERSLUYS, 1910A) und Beobachtungen entnehme ich folgende kurze Schilderung.

1) NITSCH ist nicht der erste Forscher, der die Beweglichkeit des Oberkiefers bei den Eidechsen beschrieben hat; sie wird schon 1732 erwähnt in den Mémoires de l'Académie des Sciences (ANONYMUS, 1732, p. 281). Diese alte Mitteilung ist mir übrigens nicht ganz klar und scheint mir auch nicht ganz richtig zu sein.

Der Aufbau des Schädels aus den beiden Segmenten ist sehr deutlich (vgl. Fig. N<sup>1</sup> u. O<sup>1</sup>, S. 594), die Verbindung derselben recht locker. Das knorpelig-bindegewebige, nur an einigen kleinen Stellen verkalkte Septum interorbitale und die ebenso beschaffene

Fig. E<sup>2</sup>.

Schema der Schädelbewegungen einer Eidechse (nach VERSLUYS, 1910A, tab. 12 fig 1; vereinfacht, aus VERSLUYS, 1911, Textfig. 2). Das occipitale Segment ist horizontal schraffiert. Das dagegen bewegliche maxillare Segment ist in der Ruhelage, die es bei geschlossenem Munde einnimmt, in granem Flächenton dargestellt; seine Stellung bei geöffnetem Maule ist durch die gebrochenen Linien angedeutet.

*Cart* Knorpelscheibe auf dem Pterygoid zur Bildung der Gelenkfläche für das Basipterygoidgelenk. *Ica* Intercalare. *P. Sp* posttemporale Knochenspange. *Par* Parietale. *Pr. par* Processus paroticius. *Pt* Pterygoid. *Tr* Transversum. \* hintere Biegungslinie.

vordere Wandung der Hirnkapsel sind biegsam und elastisch und setzen einer Hebung des Schädeldaches (vgl. Fig. E<sup>2</sup>) keinen Widerstand entgegen. Fester ist die Verbindung von Supraoccipitale und Parietalia, aber sie findet auch nur durch Knorpel und Bindegewebe statt (vgl. S. 588 und VERSLUYS. 1910A, p. 195—196, tab. 12 fig. 6, 7), wodurch kleine Verschiebungen und Bewegungen der Parietalia möglich bleiben. Das distale Ende der Processus parotici verbindet sich mit dem Squamosum, dem Supratemporale und dem Quadratbein (Fig. V, S. 567). Mit den beiden ersteren Knochen ist die Verbindung eine ziemlich feste, aber es liegt doch soviel Bindegewebe zwischen den Knochen, daß eine geringe Beweglichkeit erhalten bleibt. Diese genügt, da die Achse, um welche die Bewegung (Drehung) des maxillaren Segments stattfindet, annähernd durch

diese Verbindung geht und hier deshalb nur eine geringe Bewegung notwendig ist. Mit dem Quadratbein ist der Processus paroticus noch weniger fest verbunden; in der Regel liegt zwischen beiden eine Knorpelscheibe, das Intercalare, die durch einen Gelenkspalt vom Quadratbein getrennt bleibt (vgl. Fig. E<sup>2</sup> und S. 569).

Das Pterygoid verbindet sich mit der Basis des Hirnschädels nur mittels des Basipterygoidgelenkes (Näheres S. 562). Das Epipterygoid steigt entweder zum Parietale empor oder es verbindet sich mit dem Processus anterosuperior des Prooticums oder mit beiden; die Verbindung ist immer eine lockere, bewegliche (vgl. S. 578).

Die Schädelpterygoidmuskeln der Eidechsen sind sehr gut entwickelt (nähere Angaben findet man S. 596; vgl. auch Fig. S<sup>1</sup>). Sie bewegen das maxillare Segment gegen das occipitale und dadurch ist der Eidechsen Schädel metakinetisch.

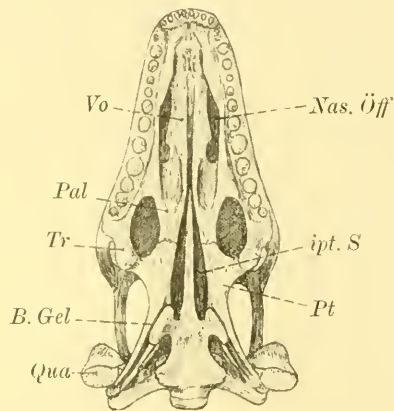
Doch ist der typische metakinetische Zustand des Schädels, wie ihn die primitiven Sauropsiden gehabt haben müssen und wie er auch am *Sphenodon*-Schädel noch erkennbar ist, bei den Eidechsen nicht einfach beibehalten, sondern er ist weiter ausgebaut. Der sehr leichte Bau, welchen das Schädeldach, die Jochbogen und andere Schädelteile bei Eidechsen besitzen, ermöglichte es, daß im maxillaren Segment unter dem Einflusse der schon vorhandenen Bewegung an einigen Stellen der ursprünglich feste Zusammenhang in einen beweglichen umgebildet wurde.

Neu und auf größere Verschiebungen im Schädel hinweisend ist die Umbildung der ursprünglich unbeweglichen Verbindung des Epipterygoids mit dem Pterygoid zu einer gelenkigen (Fig. 3, Taf. 31).<sup>1)</sup>

Wichtig ist, daß die Stellung der Basipterygoidfortsätze und die Lage des gleichnamigen Gelenkes bei Eidechsen etwas modifiziert sind. Bei den (meisten) Cotylosauriern und bei *Sphenodon* sind diese Fortsätze mehr nach unten und vorn gekehrt, so daß auch die Gelenkfläche für das Pterygoid vorwiegend nach vorn schaut; bei den Eidechsen sind die Fortsätze mehr seitwärts gekehrt und auch die Gelenkfläche schaut dementsprechend mehr seitwärts (vgl. Fig. P, S. 560, Fig. Q, S. 561, Fig. S, S. 565 und Fig. W<sup>1</sup>, S. 611 mit Fig. F<sup>2</sup>).

1) Inwieweit es vorteilhaft ist, daß das Epipterygoid sich bei einem Teil der Eidechsen nur mit dem Prooticum und nicht mehr mit den Parietalia verbindet, konnte ich nicht ermitteln.

Diese Stellung der Basipterygoidfortsätze bei den Eidechsen hat zur Folge, daß sie die Pterygoide, wie ein Keil, auseinanderdrängen; schieben nun die Pterygoide beim Öffnen des Maules im Basipterygoidgelenke unter dem Einflusse der Schädelpterygoidmuskeln nach vorn, so wird der interpterygoidale Spalt<sup>1)</sup> enger; schieben die Pterygoide nach hinten, so treiben die Basipterygoidfortsätze diese Knochen auseinander und der Deckenspalt wird breiter. Mit dieser Beweglichkeit steht die große Länge des bis zwischen die Vomeres reichenden Deckenspaltes in Zusammenhang. BRADLEY (1903, p. 484—485) sieht den Nutzen der Verengung des Deckenspaltes beim Öffnen des Maules darin, daß ein eben erbeutetes lebendes Tier (ein größeres Insect oder ein Wurm) darin festgehalten wird in dem Augenblicke, da die Zähne die Beute fahren lassen. Diese Verengung des Deckenspaltes beim Öffnen des Maules war übrigens vielleicht auch schon bei *Captorhinus* (Cotylosaurier) vorhanden und dürfte dann eine ähnliche Bedeutung gehabt haben; darauf weist der Umstand hin, daß hier genau am Rande des ziemlich langen Deckenspaltes beiderseits eine Zahnreihe steht, die offenbar die Wirkung der Verschmälerung des Deckenspaltes beim Festhalten erbeuteter Tiere unterstützen soll (vgl. Fig. W<sup>1</sup>, S. 611). Ziemlich sicher dürften solche Gaumenbewegungen für *Protrosuchus*, einen Pseudosuchier, anzunehmen sein; denn hier ist der Deckenspalt erstens sehr lang und zweitens weist er an seinen beiden Rändern eine Reihe von Zähnen auf, die größer sind als die übrigen Gaumenzähnen (Fig. J<sup>2</sup>). Da jedenfalls die meisten primitiven Reptilien einen kurzen Deckenspalt haben, dürfen wir für die Eidechsen wohl eine Verlängerung dieses

Fig. F<sup>2</sup>.

Munddach einer Eidechse (*Tupinambis*).  
4 : 5.

*B. Gel* Basipterygoidgelenk. *ipt. S* interpterygoidaler Spalt (Deckenspalt).

*Nas. Öff* innere Nasenöffnung. *Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein.

*Tr* Transversum. *Vo* Vomeres.

1) Die Bezeichnung „interpterygoidaler Spalt“ ist gewiß nicht schön, und ich werde daher denselben meistens „Deckenspalt“ nennen.



Spaltes in Zusammenhang mit der mehr komplizierten Bewegung der Pterygoide, annehmen; wenn auch unter dem Einflusse der Schädelpterygoidmuskeln vielleicht schon bei den primitiveren Reptilien die Hebung des Oberkiefers mit einer Verschmälerung des Deckenspaltes zusammenging, so kann diese doch nur gering gewesen sein und hat bei den Eidechsen sicher eine Steigerung erfahren.

Bemerkenswert ist weiter die Umbildung der ursprünglich festen Verbindung von Quadratbein und Pterygoid zu einer allerdings kräftigen, aber doch etwas beweglichen Bandverbindung. Durch das Schwinden des unteren Jochbogens und die Einschränkung der Nahtverbindung des Quadratbeines mit dem Squamosum bis auf eine kurze Strecke ist der ursprünglich feste Zusammenhang des Quadratbeines mit den übrigen Teilen des maxillaren Schädelsegmentes noch mehr gelockert und das Quadratbein — in übrigens verschiedenem Grade — selbständig beweglich geworden. Welche Faktoren dabei eine Rolle gespielt haben, ist nicht mit Bestimmtheit anzugeben, um so weniger, als es sich doch nur um passive Bewegungen der Quadratbeine handelt. Es kann die nicht unerhebliche Annäherung der Pterygoide an die Medianebene beim Öffnen des Maules eine Lockerung des Zusammenhanges von Pterygoid und Quadratbein sowie von Quadratbein und Squamosum herbeigeführt haben. Auch muß die bei vielen Eidechsen vollzogene Umbildung des metakinetischen zum amphikinetischen Zustande lockernd auf den Zusammenhang des Quadratbeines mit dem Squamosum und dem Pterygoide gewirkt haben und könnte besonders erstere Verbindung zu einer mehr beweglichen umgeändert haben.

Es findet nämlich bei vielen Eidechsen beim Heben des Oberkiefers eine deutliche Beugung des Schädeldaches in der Orbitalregion statt (z. B. bei *Tupinambis* und *Uromastix*), und dabei muß eine geringe Stellungsänderung der Quadratbeine eintreten, wie genauere Betrachtung eines Schädels zeigt, und wie man auch daraus ersieht, daß am mesokinetischen Schädel der Vögel und einiger Dinosaurier eine bewegliche Verbindung des Quadratbeines mit dem Pterygoide und dem Squamosum entstanden ist (VERSLUYS, 1910A, p. 190, 241). Doch möchte ich im Vergleich mit diesem Faktor beim Eidechschädel den Einfluß der seitlichen Bewegungen der Pterygoide für wichtiger halten, da bei vielen Eidechsen der Schädel noch metakinetisch, kaum amphikinetisch ist.

Zu einer eigentlichen Gelenkbildung zwischen Quadratbein und



Squamosum kommt es, soweit mir bekannt, bei den typischen Eidechsen nicht, und die Streptostylie ist daher weniger vollkommen als bei Vögeln und einigen Dinosauriern, wo diese Verbindung ein typisches Gelenk ist resp. gewesen sein dürfte.

Die Verschiebung der Pterygoide im Basipterygoidgelenk nach vorn und zurück ist eine ziemlich beträchtliche; bei einem erwachsenen Varan beträgt sie (nach Spiritusmaterial) 2–3 mm. Die dadurch verursachte Hebung des Schädeldaches beim Öffnen des Maules kann man bei größeren Eidechsen wohl beobachten; ich verdanke die Möglichkeit dazu Herrn Dr. KERBERT, der mir gestattete, im Zoologischen Garten zu Amsterdam Varane und Leguane zu füttern. Selbstverständlich kann man dabei nicht feststellen, daß eine Bewegung des maxillaren Segments gegen das occipitale stattfindet, denn letzteres liegt ganz in der Tiefe und es könnte die Hebung des Schädeldaches, die man beobachten kann, auch die Folge einer Bewegung im Hinterhauptsgelenke sein. Die wahren Verhältnisse kann man am besten an frisch gestorbenen Tieren ermitteln, wie es auch BRADLEY getan hat.

Auffallend schwach und beweglich ist die Verbindung der beiden Schädelsegmente bei den Geckoniden; hier ist in der hinteren Beugungslinie eine große Beweglichkeit bei sehr geringem Widerstande erreicht worden, wie denn überhaupt bei vielen Eidechsen die Beweglichkeit in der hinteren Beugungslinie gesteigert sein dürfte.

#### b) Mosasaurier.

Die Mosasaurier sind bekanntlich als dem Meeresleben angepaßte Eidechsen zu betrachten, die sich aus den Varaniden oder diesen sehr nahe stehenden Formen entwickelt haben. Es sind große fischfressende Tiere.

Unsere Kenntnisse des Schädels dieser Formen verdanken wir vor allem WILLISTON (1898) und v. HUENE (1910 A); ich konnte in verschiedenen Sammlungen einiges Material vergleichen, darunter aber kein für meine Zwecke wirklich ausreichendes.

Wie zu erwarten, schließt der Schädel sich sehr eng an den der Varaniden an und kommt dem metakinetischen Schädeltypus noch sehr nahe. Der Aufbau aus maxillarem und occipitalem Segment ist deutlich. Ein Basipterygoidgelenk ist vorhanden, andere Verbindungen der Pterygoide mit der Hirnkapsel fehlen.

Der Schädel der Mosasaurier geht jedenfalls zurück auf einen Schädel der in bezug auf die Schädelbewegungen schon den mehr komplizierten Zustand der Eidechsen aufwies. Denn das Quadrat-

bein ist schon locker mit dem Squamosum und mit dem Pterygoid verbunden, so daß man den Mosasaurierschädel streptostyl nennen kann (FÜRBRINGER, 1904, p. 585). Doch dürfte der Schädel bewegungslos, akinetisch geworden sein; denn jedenfalls bei einem Teil der Mosasaurier, wenn nicht bei allen, ist der Processus paroticus in fester Verbindung mit dem Squamosum getreten, indem ein Fortsatz des letzteren sich der Vorderfläche des Processus paroticus anlegte und unbeweglich damit verbunden war. Auch waren anscheinend die Parietalia in fester Verbindung mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln getreten, wenn auch noch nicht jede Andeutung einer hinteren Beugungslinie verloren gegangen ist; so weist eine kleine mediane Lücke zwischen Parietalia und Supraoccipitale (WILLISTON, 1898, p. 118) auf das Vorhandensein eines knorpiligen Processus ascendens tecti synotici hin, wie er an der Bildung der hinteren Beugungslinie der Eidechsen beteiligt ist. Es ist übrigens wahrscheinlich, daß die Schädel der verschiedenen Mosasaurier nicht alle genau denselben Zustand der Verbindung der beiden Schädelsegmente aufwiesen, und vielleicht war die Verbindung von Parietalia und Supraoccipitale noch nicht bei allen Formen unbeweglich geworden.

Jedenfalls ist für den Mosasaurierschädel, soweit er bekannt ist, der Verlust der Schädelbewegungen, mit Ausnahme vielleicht von unbedeutenden Drehungen der Quadratbeine, anzunehmen. Und dies geht hier zusammen mit dem Übergang zum Meeresleben, welches ja an die Festigkeit des Schädels höhere Ansprüche stellt. Und ebenso wie die Anpassungen ans Meeresleben keine sehr weitgehenden sind, so sind auch die Umbildungen des Schädels keine erheblichen, entsprechend der rezenten Anpassung der Mosasaurier ans Meeresleben. Es ist nicht fraglich, daß hier die Schädelbewegungen verloren gegangen sind, und zwar in Anpassung an die geänderte Lebensweise.

#### c) *Amphisbaeniden*.

Die *Amphisbaeniden* sind unterirdisch lebende Eidechsen, die sich mit ihrem Kopfe Gänge durch die Erde bohren und sich von den Insecten und Würmern ernähren, die sie dabei erbeuten können. Ihr Schädel zeigt eine weitgehende Anpassung an diese bohrende Lebensweise (vgl. BEDRIAGA, 1884 und PETER, 1898).

Einer eigenen Untersuchung des Schädels von *Amphisbaena* entnehme ich folgendes (vgl. Fig. G<sup>2</sup>). Die bei den typischen Eidechsen so unvollständige Hirnkapsel ist zu einer sehr festen, vollständig

geschlossenen knöchernen Kapsel geworden. Die Parietalia sind mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln fest verwachsen; als letzte Spur der ehemaligen hinteren Beugungslinie ist nur oben auf dem Schädel ein kleines medianes Knorpelstückchen (Fig. G<sup>2</sup>, K7) vorhanden, welches dem Processus ascendens tecti synotici entsprechen dürfte. Die knöcherne Hirnkapsel dehnt sich nach vorn bis in die Nähe der Nasenkapseln aus, wodurch letztere von hinten her eine kräftige Stütze erhalten, die den typischen Eidechsen mit ihrem großen, häutigen Septum interorbitale

fehlt, den Amphisbaeniden aber wegen ihrer bohrenden Lebensweise sehr nützlich sein mußte. Die Hirnkapsel reicht bei ihnen vor allem dadurch soweit nach vorn, daß, entsprechend den rudimentären Augen, eine sehr erhebliche Verkürzung der Orbitalregion des Schädels unter Rückbildung des Septum interorbitale stattgefunden hat; darauf weist auch die geringe Länge der Frontalia hin. Es hat aber, soweit ersichtlich, auch eine Verlängerung der Hirnkapsel nach vorn auf Kosten des Septum interorbitale stattgefunden. Die vordere Wand der Hirnkapsel, die bei den typischen Eidechsen häutig ist, ist vollständig knöchern, indem nach vorn von der großen Lücke, wodurch der Nervus trigeminus austritt, eine neue Verknöcherung auftritt, die paarige Orbitosphenoidalplatte (BEDRIAGA, 1884, tab. 4 fig. 14). Während bei den eigentlichen Eidechsen diese Wand steil bis zum Schädeldache emporsteigt, ist sie bei *Amphisbaena* so stark nach vorn übergeneigt, daß sie beinahe horizontal liegt und so einen Boden für den vorderen Teil der Hirnkapsel bildet, der vorn bis in die Nähe der Nasenkapseln reicht.

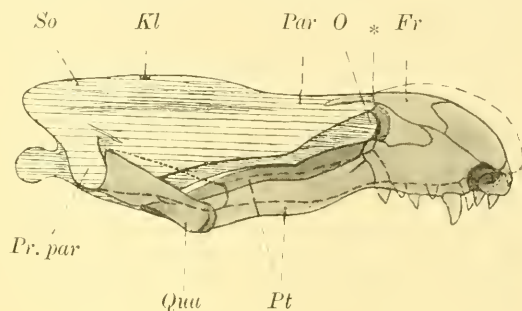


Fig. G<sup>2</sup>.

Schema der Schädelbewegungen bei *Amphisbaena* (mesokineticischer Zustand). Das occipitale Segment ist horizontal schraffiert. Das bewegliche maxillare Segment ist in der Ruhelage, die es bei geschlossenem Munde einnimmt, in grauem Flächenton dargestellt; seine Stellung bei geöffnetem Maule ist durch die gebrochenen Linien angedeutet. 2:1. Fr Frontale. Kl Knorpelstückchen (Processus ascendens). O vordere Wandung der Hirnkapsel (Orbitosphenoidalplatte). Par Parietale. Pr. par Processus parotici. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. So Supraoccipitale. \* vordere Beugungslinie.

Der vordere Abschluß der Hirnkapsel wird gebildet von einer anderen paarigen Knochenlamelle, die *BEDRIAGA* als *Processus verticalis ossis frontis* bezeichnet. Ich konnte nicht sicher entscheiden, ob diese Lamellen den *Frontalia* angehören; gegen die *Parietalia* sind sie aber deutlich abgegrenzt. An der Bildung des vorderen Teiles des Bodens der Hirnkapsel nimmt das Basisphenoid mit einem langen, spitzen Fortsatz (vielleicht ein parasphenoidales Rostrum) teil.

Durch die Bildung der festen Hirnkapsel ist der metakinetische Zustand des Schädels bei diesen spezialisierten Lacertiliern aufgehoben worden. Doch wurde der Schädel nicht, wie es bei der Betrachtung trockener Sammlungsschädel zunächst scheint, akinetisch, sondern er wurde mesokinetisch, indem weit vorn im Schädeldach in der Verbindung von *Parietalia* und *Frontalia* eine geringe Beweglichkeit entstanden ist, die immerhin genügte, um unter dem Einflusse einer Vorwärtsbewegung der *Pterygoide* eine deutliche Hebung der Oberkiefer- und Nasenregion des Schädels zu gestatten. An in Glycerin erweichtem Spiritusmaterial konnte ich diese Bewegung sicher konstatieren, nachdem das Auffinden kräftiger Schädelpterygoidmuskeln (besonders des *Protractor pterygoidei*) mich darauf aufmerksam gemacht hatte, daß Schädelbewegungen stattfinden mußten. Entsprechend dem kinetischen Zustande des Schädels sind die *Pterygoide* gegen die Schädelbasis beweglich. Ich finde, auch auf einer Schnittserie, kein *Basipterygoidgelenk* und keine *Basipterygoidfortsätze*; es springt die Seitenwand der Schädelbasis erheblich vor und mit diesem Rand sind die *Pterygoide* durch reichliches Bindegewebe fest aber verschiebbar verbunden. Auch das *Quadratbein* ist durch ein Gelenk beweglich mit der Hirnkapsel verbunden; Schnitte zeigen einen deutlichen Gelenkspalt. Die Hirnkapsel bildet zur Anheftung des *Quadratbeins* einen Fortsatz, gegen dessen Vorderfläche sich das *Quadratbein* legt; der Fortsatz ist knorplig präformiert und entspricht wohl einem verkürzten und etwas nach vorn gekehrten *Processus paroticus* (Fig. G<sup>2</sup>, *Fr. par*). Einen Gelenkknorpel, ein *Intercalare*, fand ich nicht, aber es ist doch wohl nicht fraglich, daß dieses Gelenk zwischen *Quadratbein* und *Processus paroticus* demselben Gelenke bei den typischen Eidechsen entspricht; wir finden es bei den *Amphisbaeniden* in recht guter Ausbildung. Etwas fester wird die Verbindung durch einen Fortsatz des *Quadratbeins*, der sich der *Ohrkapsel* anlegt und damit durch reichliches Bindegewebe verbunden ist. Da *Jochbogen*, mit denen das *Quadratum* sonst verbunden gewesen sein könnte, fehlen, ist der Schädel ganz



typisch streptostyl. Die Verbindung der Frontalia mit den Parietalia wird dadurch zu einer etwas beweglichen, daß in der Naht zwischen beiden Knochen recht reichliches Bindegewebe liegt und die Knochen viel weniger eng zusammenschließen als bei einer gewöhnlichen Nahtverbindung. Auf Schnitten ist dies sehr deutlich. Um einer Schwächung der Verbindung beider Knochen, die davon sonst die Folge sein mußte, vorzubeugen, ist die Naht in einigen scharfen Bogen geschwungen, wodurch ein Vorbeigleiten der Frontalia an den Parietalia infolge eines auf die Nasenkapseln ausgeübten Druckes nicht mehr möglich erscheint und dennoch der Widerstand beim Heben der Nasenkapseln nicht allzusehr vermehrt werden dürfte; die Knochen greifen auch etwas über- und untereinander. So kommt eine vordere Beugungslinie zustande, die eine Hebung des Oberkiefers gestattet und dennoch gegen Druck sehr fest ist. Mit Ausnahme dieser Nahtverbindung besteht keine feste Verbindung zwischen Nasenregion und Hirnkapsel; wenn aber beim Bohren in der Erde ein erheblicher Druck auf die Nasenregion ausgeübt wird, kann sie nur ganz wenig heruntergedrückt werden, da sie gleich eine absolut feste Stütze gegen die vordere Wandung der Hirnkapsel findet.

Wie bei den typischen Eidechsen sind es die Pterygoide, welche von den Protactores pterygoidei bewegt, die Nasenregion heben; die Quadratbeine werden dabei nur passiv mitbewegt.

Mit der Umbildung der Schädelbewegungen sind die Epipterygoide verloren gegangen; sie würden beim Schädel der Amphisbaeniden mit seiner festen Hirnkapsel keine Bedeutung mehr haben.

Der Schädel der übrigen Amphisbaeniden scheint auch mesokinetisch zu sein, doch gründet sich dieses Urteil für die meisten Gattungen nur auf das Studium von Figuren in den Arbeiten von JOH. MÜLLER (1832), GERVAIS (1853), PETERS (1882), BEDRIAGA (1884) und SMALIAN (1885). Bei *Trogonophis wiegmanni* fand ich deutliche, wenn auch sehr kurze Basipterygoïdfortsätze und einen kräftigen Musculus protractor pterygoidei (VERSLUYS, 1898, p. 252), der auf einen mesokinetischen Zustand des Schädels hinweist. Ich hatte Gelegenheit, einen trockenen Sammlungsschädel von *Lepidosternon* in heißem Wasser und Glycerin aufzuweichen und konnte dann eine Verschiebung der Pterygoide nach vorn erzielen, die eine Hebung der vorderen Schädelpartie zur Folge hatte; doch gelang es mir dabei nicht, eine Bewegung in der Verbindung der Parietalia mit den Frontalia zu konstatieren wie bei *Amphisbaena*; dagegen fand ich eine solche in der



Verbindung der Frontalia mit den Lacrimalia, Maxillaria, Intermaxillaria und Nasalia, wodurch die spitze Schnauze merkbar gehoben wurde (beim 18 mm langen Schädel um ca. 1 mm); nach vertrockneten Resten zu urteilen sind die Schädelpterygoidmuskeln bei dieser Gattung gut entwickelt. Eine Nachprüfung der Schädelbewegung bei *Lepidosternon* an frischem Material ist erwünscht, da die angegebene Methode mir in diesem Falle nicht einwandfrei schien.

*Chirotes* konnte ich nicht untersuchen.

Die Amphisbaeniden sind für uns besonders wichtig, weil wir sicher sind, daß ihr mesokinetischer Schädel aus einem metakinetischen, wie ihn die typischen Eidechsen aufweisen, hervorgegangen sein muß, eine Umbildung, die wir auch für Schlangen, einen Teil der Dinosaurier und Vögel annehmen müssen und deren Möglichkeit durch die Befunde bei Amphisbaeniden erwiesen ist. Direkt anknüpfen kann man dabei am besten an einen amphikinetischen Zustand, den ja viele Eidechsen aufweisen. Der leichte Bau der Hirnkapsel eines solchen Schädels muß für grabende Tiere wenig geeignet sein und so konnte wohl sehr leicht der Zustand eintreten, daß die hintere Beugungslinie ihre Beweglichkeit verlor; die Bewegung in der vorderen Beugungslinie zwischen den Augengruben mußte aber um so größer werden, je mehr der Widerstand gegen Bewegungen in der hinteren Beugungslinie zunahm, und dies mußte zu einer Umbildung des amphikinetischen in einen mesokinetischen Zustand führen. Diese Umbildung scheint ja bei der gleichfalls bohrenden typischen Eidechse *Ophisaurus (Pseudopus)* nach Beobachtungen an einem aufgeweichten Schädel schon beinahe vollzogen zu sein. Beim mesokinetischen Schädel ist die Hebung des Oberkiefers beibehalten und kann doch eine solide Hirnkapsel gebildet werden, wogegen dann das maxillare Schädelsegment eine feste Stütze findet, so daß wesentliche Vorteile für die Festigkeit des Schädels entstehen. Anscheinend ging die Umbildung bei *Lepidosternon* noch weiter, indem sich die Frontalia auch dem occipitalen Segment anschlossen und die Beugung im Schädeldache weiter nach vorn verlagert wurde.

Auch bleibt es nicht unverständlich, weshalb die Amphisbaeniden die Schädelbewegungen nicht einfach verloren, als eine Anpassung ihres Schädels an die unterirdische Lebensweise notwendig wurde. Es springt nämlich bei ihnen, in Anpassung an die bohrende Lebensweise, die Nasenregion des Schädels bei geschlossenem Maule erheblich über den Mundspalt vor; so daß dieser an die Ventralseite des

Kopfes zu liegen kommt, eine Lage, die aber für das Ergreifen von anderen Tieren sehr wenig geeignet ist. Die Hebung der Nasenregion beim Öffnen des Mauls, wie er beim mesokinetischen Zustande beibehalten ist, bringt aber in diesem Augenblicke die Mundöffnung mehr nach vorn, so daß sie eine etwas günstigere Lage bekommt; auch kann das kleine Maul dadurch etwas weiter geöffnet werden. Vielleicht ist die Beweglichkeit der Nasenregion auch beim Bohren nützlich; besonders bei *Lepidosternon* könnte dies der Fall sein.

Es ist der metakinetische Zustand des Schädels wahrscheinlich auch bei anderen grabenden Lacertiliern verloren gegangen. Dies ist ja schon beinahe der Fall bei *Ophisaurus*, wie oben erwähnt. Nach der Beschreibung von JOH. MÜLLER (1832, p. 233, tab. 20, fig. 7—9) waren bei *Acontias* (einem Scinciden) die Parietalia mit dem Supraoccipitale und den Ohrkapseln so fest verwachsen, daß der Schädel nicht metakinetisch gewesen sein kann; auch weist das Fehlen der Epipterygoide, wie immer, auf Umbildungen in den Schädelbewegungen hin. Ob der Schädel akinetisch oder mesokinetisch war, kann ich nicht entscheiden; ich habe selbst keinen Schädel untersucht.

#### d) Chamaeleontier.

Der Schädel dieser abweichenden Lacertilier ist entweder ganz starr (z. B. bei *Brookesia*) oder es sind doch nur sehr geringe Reste der ursprünglichen Beweglichkeit (des metakinetischen Zustandes) erhalten. Allerdings ist die Konsolidierung des Schädels nur erst sehr wenig vorgeschritten. Bei *Chamaeleon spec.* finde ich nur die Beweglichkeit in der hinteren Beugungslinie aufgehoben, und zwar durch einen kräftigen medianen Knochenfortsatz des Supraoccipitale (die Spina supraoccipitalis, SIEBENROCK, 1893, p. 78 u. 80), der sich mit der Unterfläche der Parietalia fest verbindet, statt der ursprünglichen, beweglichen Verbindung durch den knorpligen Processus ascendens tecti synotici. Im übrigen ist es noch nicht zu einer Verwachsung des Supraoccipitale und der Ohrkapseln mit den Parietalia gekommen und die betreffenden Knochen bleiben durch einen erheblichen Zwischenraum voneinander getrennt.

Die Processus parotici sind bei *Chamaeleon* nicht fester mit den temporalen Deckknochen verbunden als bei *Lacerta* oder *Varanus*; bei *Brookesia* scheint sich hier eine feste Nahtverbindung entwickelt zu haben (SIEBENROCK, 1893, tab. 1 fig. 4).

Das Munddach zeigt noch den kinetischen Typus; die Pterygoide stützen sich gegen Basipterygoidfortsätze und das Vorhandensein eines, allerdings nur schwachen, Musc. protractor pterygoidei (VERS-

LUYS, 1898, p. 254 und 1904, p. 641) zeigt, daß noch Bewegungen, wenn auch nur geringfügige, in diesem Gelenke stattfinden. Eine vordere Beugungslinie fehlt und diese Bewegungen in der Basipterygoidverbindung werden wohl nur ermöglicht durch den leichten Bau des Schädels, der zweifellos eine gewisse Biegsamkeit besitzen muß. Die schwache Entwicklung der Schädelpterygoidmuskeln (der *M. pterygoparietalis*, BRADLEY, 1903, fehlt oder ist sehr rudimentär) ist ein Zeichen, daß dieselbe ihre Bedeutung ganz oder größtenteils eingebüßt haben.

Epipterygoide fehlen, und auch dies ist mit dem Verluste des metakinetischen Schädelzustandes in Verbindung zu bringen (vgl. S. 604).

Der Verlust des metakinetischen Schädelzustandes geht hier interessanterweise zusammen mit dem Auftreten einer ganz eigentümlichen Art, die Nahrung zu erbeuten, wozu bekanntlich die Zunge plötzlich sehr weit vorgestreckt wird. Daß aber mit dieser Umbildung der Art, wie die Nahrung erbeutet wird, die Fähigkeit den Oberkiefer zu heben verloren gegangen ist, beweist wieder, daß letztere Fähigkeit in Zusammenhang steht mit der Art des Nahrungserwerbs (durch plötzliches Zuschnappen mit dem Maule) bei den primitiven Reptilien.

Eigentümlich ist es, daß die Beweglichkeit der Quadratbeine erhalten ist; sie sind durch ein gut entwickeltes Gelenk mit den temporalen Deckknochen verbunden, so daß man wohl annehmen muß, daß beim Öffnen des Maules Bewegungen der Quadratbeine stattfinden. Die *Chamaeleontia* sind also streptostyl und zwar in einer ganz speziellen Form, unter Reduktion der Beweglichkeit des Gaumens und der Hebung des Oberkiefers.

## 2. Ordnung. Ophidia.

Die Schlangen zeigen in den Schädelbewegungen recht verschiedene Verhältnisse; wir können uns aber darauf beschränken, sie in ihrer typischen Form zu betrachten. Es wird dann unsere Aufgabe sein, ihre Entstehung aus dem metakinetischen Zustande der Eidechsen zu erklären.

Wir wollen zunächst die Schädelbewegungen bei *Python* untersuchen, wo sie in einer für die Schlangen nicht spezialisierten Form auftreten (Fig. H<sup>2</sup>). Das Quadratbein ist nur aufgehängt am Squamosum (könnte auch das Supratemporale sein) und damit durch Bandmassen, ohne Bildung eines eigentlichen Gelenkes, sehr beweglich verbunden; bekanntlich kann das untere Ende des Quadratbeins sehr

weit seitlich gebracht werden. Die Processus parotici sind rückgebildet.

Die Pterygoide sind durch Bänder beweglich mit den unteren Enden der Quadratbeine verbunden. Kurze Basispterygoidfortsätze sind vorhanden; gegen ihre terminale Gelenkfazette stützen sich die Pterygoide. Die Verbindung im Basispterygoidgelenk ist aber sehr locker und die Pterygoide können ziemlich weit von den Enden der Basispterygoidfortsätze entfernt werden. Diese Seitwärtsverlagerung der Pterygoide ist möglich durch die große Beweglichkeit der Quadratbeine, durch das Fehlen einer medianen Verbindung der Pterygoide und Palatine mit den entsprechenden

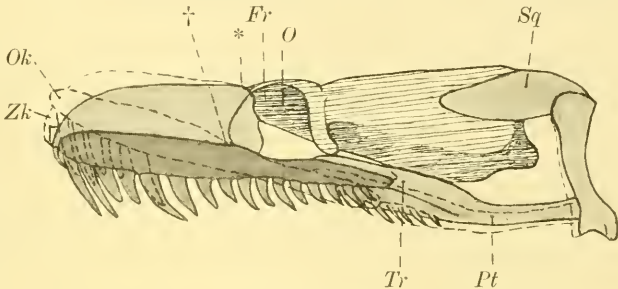


Fig. H<sup>2</sup>.

Knochen der anderen Seite und durch die lockere Verbindung der Palatine mit den Vomeris und den Nasenkapseln.

Schema der Schädelbewegungen bei *Python* (mesokineticischer Zustand). Das occipitale Segment ist horizontal schraffiert. Das bewegliche maxillare Segment ist in der Ruhelage, die es bei geschlossenem Munde einnimmt, in grauem Flächenton dargestellt; das Maxillare selbst, welches stärker bewegt werden kann als die übrigen Knochen dieses Segments, ist in dunklerem Tone gehalten. Die Stellung der betreffenden Schädelteile bei geöffnetem Munde ist durch die gebrochenen Linien angedeutet. 4:5.

Fr Frontale. O Orbita. Ok Maxillare. Pt Pterygoid. Sq Squamosum. Tr Transversum. Zk Intermaxillare. \* Beugungslinie. † Drehpunkt für die Bewegungen des Maxillare.

Werden die Pterygoide von den sehr kräftigen Schädelpterygoidmuskeln nach vorn gezogen, so wird diese Bewegung durch die Ossa transversa auf die Oberkieferknochen übertragen; diese haben sich aus dem Zusammenhange mit den übrigen Knochen der Nasenregion, besonders auch vom Intermaxillare, losgelöst und finden nur noch eine feste, aber nicht unbewegliche Stütze gegen die Lacrimalia<sup>1)</sup> (Praefrontalia). Die Verschiebung der Pterygoide und Transversa nach vorn preßt nun das hintere Ende der Maxillaria nach vorn und dieses weicht dabei auch nach unten aus, so daß das Maxillare

1) Vgl. GAUPP, Das Lacrimale des Menschen und der Säuger und seine morphol. Bedeutung, in: Anat. Anz., Vol. 36, 1910, p. 529—555.



in seiner Verbindung mit dem Lacrimale als Stützpunkt (Fig. H<sup>2</sup>, bei †) eine Drehung ausführt und sein vorderer Teil gehoben wird (Fig. H<sup>2</sup>, Ok); dadurch kommen die Zähne des Oberkiefers in eine zum Einschlagen in ein Beutetier wesentlich günstigere Stellung.

Durch die Palatine und teilweise auch durch die Maxillaria wird die Bewegung der Pterygoide auch auf die Nasenregion des Schädels übertragen, und diese wird gleichfalls etwas gehoben. Der Pythonschädel ist also mesokinetisch; die vordere Beugungslinie liegt zwischen den Frontalia und Supraorbitalia einerseits, den Nasalia und Lacrimalia (Praefontalia) andererseits. Hier endigt auch die sehr gestreckte und solide, ganz knöcherne Hirnkapsel, wogegen die Nasenregion sich stützt, ohne daß aber eine feste Verbindung zustande kommt, welche eine Hebung der letzteren verhindern würde. Ein Septum interorbitale fehlt; das hintere Ende der Vomeris ist nicht mit der Basis der Hirnkapsel verwachsen.

Die Lacrimalia sind übrigens mit den Nasalia nicht sehr fest verbunden und machen die Hebung der letzteren nicht im vollen Umfange mit.

Werden die Pterygoide von den Schädelpterygoidmuskeln nach hinten gezogen, so ziehen sie die Nasenkapseln mit, die sich dann wieder senken; unterstützt werden diese Muskeln durch einen besonderen Muskel, den Vomero-sphenoideus (DUVERNOY, 1832, tab. 5 fig. 4 und tab. 10 fig. 5, bei *o*; D'ALTON, 1834, p. 353; HOFFMANN, 1890B, p. 1451), der wohl nur ein abgespaltener Teil des Rückziehmuskels des Gaumens, des *M. pterygosphenoidalis anterior* (HOFFMANN; Sphenopalatin von DUVERNOY) ist.

Die große Beweglichkeit der Knochen des Gaumens bei den Schlangen, besonders aber der Umstand, daß die Knochen der beiden Körperseiten unabhängig voneinander bewegt werden können, gibt den Schlangen die Möglichkeit, die relativ sehr großen Tiere, wovon sie leben, ganz herunterzuwürgen, wobei sie diese mittels der Bewegungen der Knochen des Gaumens bekanntlich geradezu hinunter ziehen.

Uns interessieren hier weiter nicht die Einzelheiten der Schädelbewegungen und der Kaumuskeln bei den Schlangen (vgl. GADOW, 1901; THILO, 1899, 1900; KATHARINER, 1900; HAGER, 1906), sondern die Frage, ob man sich einigermaßen eine Vorstellung davon machen kann, wie die Hauptzüge dieser Schädelbewegungen entstehen konnten, wobei ein metakinetischer Eidechsen Schädel den Ausgang bilden muß.

Es zeigen uns nun zunächst die Amphisbaeniden unter den



Eidechsen (vgl. S. 634), daß aus dem metakinetischen Schädel ein mesokinetischer entstehen kann, der zwar nicht so weit umgebildet ist wie der *Python*-Schädel, aber damit doch eine weitgehende Ähnlichkeit aufweist, besonders wenn es sich bestätigen sollte, daß bei der Amphisbaenide *Lepidosternon* (S. 635) die Beugungslinie am vorderen Rande der Frontalia liegt, wie bei den Schlangen. Bei den Amphisbaeniden kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die unterirdische Lebensweise die Bildung einer festen Hirnkapsel und die Umbildung der Schädelbewegungen veranlaßt hat. Und es spricht verschiedenes dafür, daß auch die Schlangen von unterirdisch lebenden, bohrenden Tieren abstammen, so die Körperstreckung, der Verlust der Gliedmaßen und der Umstand, daß sehr viele Schlangen diese Lebensweise noch besitzen, wenn auch die Stammformen der Schlangen vielleicht nicht so ausschließlich unterirdisch gelebt haben wie die Amphisbaenen. In dieser Lebensweise dürfte bei den Schlangen der Grund für die Umbildung des Schädels liegen, indem sie eine feste Hirnkapsel verlangte. Dadurch ging die hintere Beugungslinie verloren, aber die Hebung des Oberkiefers war für diese Raubtiere zu wichtig, als daß sie aufgegeben werden konnte; als die Bewegungen in der hinteren Beugungslinie auf immer größeren Widerstand stießen, entstand unter dem Einflusse der Bewegungen der Pterygoide eine Durchbiegung an anderer Stelle, nach vorn von der Hirnkapsel. Und da die Pterygoide vor allem durch die Transversa auf dem hinteren Ende der Maxillaria wirkten, kann man es auch verstehen, daß eine Lockerung der Verbindung letzterer Knochen mit den Lacrimalia und der Nasenregion eintrat, wodurch die so wichtige Hebung des Oberkiefers beim Öffnen des Maules erhalten blieb und schließlich in einer neuen Form bei den Giftschlangen erheblich gesteigert werden konnte.

Die größere Ausdehnung und Komplikation der Schädelbewegungen bei den (meisten) Schlangen im Vergleiche mit den Amphisbaeniden hängt wohl sicher mit dem Unterschiede in der Nahrung zusammen; die weitergehende Spezialisierung bei den Schlangen findet dadurch eine Erklärung.

Wir sehen also, daß die Schädelbewegungen der Schlangen abgeleitet werden können von einem metakinetischen Zustande des Schädels, wie er bei den Eidechsen, die ja ihre Stammformen sind, gefunden wird.

Einige Gruppen von Schlangen haben mehr ausschließlich die unterirdische Lebensweise angenommen (*Glauconidae*, *Typhlopidae*); die

vordere Region des Schädels ist hier wohl deswegen fester geblieben als bei *Python* und anderen Schlangen und ist unbeweglich mit der Hirnkapsel verbunden; nur die Beweglichkeit der Maxillaria und der Knochen des Gaumens blieb erhalten (BOULENGER, 1893—1896, Vol. 1; JOH. MÜLLER, 1831, p. 241, der die von BOULENGER als Maxillaria betrachteten Knochen als Palatine gedeutet hat) und steigerte sich anscheinend noch. Die Tiere leben von Insecten, *Glaucania* z. B. von Termiten. Die Schädelbewegungen sind hier wohl noch weiter modifiziert als bei *Python*, z. T. vermutlich sekundär wieder vereinfacht.

### Zusammenfassendes über die Lepidosaurier.

Diese Tiere sind für uns so wichtig, weil dazu alle lebenden Reptilien mit kinetischem Schädel gehören und unsere Kenntnis von der Verwandtschaft der hierher gehörigen Formen es uns gestattet, Schlüsse über die Umbildungen der Schädelbewegungen zu ziehen. Bei den primitivsten Lepidosauriern, den Lacertiliern, finden wir sogar, wenn auch modifiziert, den meiner Ansicht nach sehr alten metakinetischen Zustand erhalten. Wir sehen, daß der mesokinetische Zustand des Schädels der Amphisbaeniden und Schlangen aus dem metakinetischen hervorgegangen sein muß. Bei den Amphisbaeniden erkennen wir den Grund dieser Umbildung der Schädelbewegungen in der bohrenden, unterirdischen Lebensweise, die einen festen Schädel verlangte und dadurch den Verlust der hinteren Beugungslinie herbeiführte. Bei den Stammformen der Schlangen dürfte dieselbe Lebensweise den Anstoß zur Umbildung der Schädelbewegungen gegeben haben. Daß umgekehrt bei den Eidechsen der mesokinetische Zustand der Amphisbaeniden der primitivere sein sollte, aus dem der metakinetische der typischen Eidechsen entstanden sein müßte, ist als ausgeschlossen zu betrachten; denn woher sollten die hintere Beugungslinie und das Epipterygoid kommen? Und wie wenig wahrscheinlich ist es, daß sich bei dem durch die bohrende Lebensweise ganz auffallend beeinflussten Schädel der Amphisbaeniden in bezug auf die Schädelbewegungen primitivere Zustände erhalten haben sollten.

Daß bei den Chamaeleontiern die Schädelbewegungen größtenteils verloren gegangen sind, bestätigt meine Ansicht, daß ein enger Zusammenhang besteht zwischen der Art der Nahrungsaufnahme und den Schädelbewegungen. Denn wir finden hier Reduktion der Schädelbewegungen zusammen mit einer geänderten Art der

Nahrungsaufnahme und dürfen beide miteinander in Verbindung bringen.

Der Verlust der Schädelbewegungen bei den Mosasauriern erklärt sich aus dem Einflusse des Meereslebens, welches einen etwas festeren Bau des Schädels verlangt, daneben wohl auch durch die Ansprüche, welche die Verlängerung der Kiefer an der Festigkeit des ganzen Schädels stellte.

#### 4. Archosauria.

Aus primitiven, diapsiden Reptilien gingen Formen hervor, die die Stammformen sowohl der Crocodilier und Parasuchier als auch der Dinosaurier und der Pterosaurier wurden. Diese wichtigen Stammformen sind uns nicht gänzlich unbekannt, denn sie sind wohl unter den Pseudosuchiern zu suchen, einer Ordnung triassischer Reptilien, von der wir einige Vertreter kennen.<sup>1)</sup> Alle diese Reptilien kann man daher als Archosaurier zusammenfassen (M. FÜRBRINGER, 1900, p. 677; *Hyperosauria*, JAEKEL, 1910).

##### 1. Ordnung. Pseudosuchia (v. HUENE, 1907—1908, 1911).

Es erscheint nicht fraglich, daß diese Tiere von primitiven Diaptosauriern mit metakinetischem Schädel abstammen; und da bei primitiven Vertretern der aus ihnen hervorgegangenen Dinosaurier (bei *Anchisaurus* und *Thecotontosaurus*) noch derselbe Zustand oder doch ein amphikinetischer Schädel vorhanden war (VERSLUYS, 1910A, p. 203; vgl. auch weiter unten) so müssen unter den Pseudosuchiern auch Formen mit metakinetischem Schädel gewesen sein. Leider sind unsere Kenntnisse der Schädel dieser Tiere nur erst sehr gering, und mir ist darunter kein Schädel bekannt, von dem sich nachweisen läßt, daß er metakinetisch war.

Die wahrscheinlich älteste und primitivste bekannte Art ist *Proterosuchus fergusi* aus der unteren Trias Süd-Afrikas. BROOM (1903F) hat davon einen schlecht erhaltenen Schädel beschrieben. Das Hinterhaupt ist unbekannt, und es fehlt also jede Möglichkeit festzustellen, ob eine hintere Biegungslinie vorhanden war. Wir kennen aber das Munddach (Fig. J<sup>2</sup>); dasselbe zeigt einen sehr langen Deckenspalt (vgl. S. 629, Fußnote), der nach vorn bis zwischen die Vomeres reicht, und dies weist darauf hin, daß Schädel-

1) Vgl. v. HUENE, 1907—1908, p. 399.

bewegungen stattfanden, wobei die Pterygoide einander genähert bzw. voneinander entfernt wurden (wie bei Eidechsen, vgl. S. 629). Denn ohne eine solche Bewegung im Deckenspalte hätte dieser doch wohl keine so weite Verlängerung nach vorn erfahren. Bei akinetischen Schädeln pflegt der Deckenspalt nicht so weit nach vorn zu reichen, und es findet meist eine deutliche Verkürzung desselben statt.<sup>1)</sup> Ich vermute denn auch, daß der Schädel von *Proterosuchus* kinetisch war; ob metakinetisch oder mesokinetisch läßt sich nicht beurteilen.

Akinetisch war dagegen wahrscheinlich der Schädel von *Erpetosuchus*, wovon ein als Hohlraum im Sandstein überliefertes Stück von NEWTON (1894B) beschrieben wurde. Natürlich ist bei diesem Erhaltungszustande nicht alles festzustellen. Besonders bleibt die Art der Verbindung der Pterygoide mit dem Basisphenoide unklar, wenn sie auch, soweit an Ausgüssen der Hohlräume ersichtlich ist, fest war. Es ist auch unsicher, ob Basispterygoidfortsätze vorhanden waren. In der Mittellinie des Munddaches liegt eine schmale, vorn bis zwischen die inneren Nasenöffnungen reichende Vertiefung, die wohl als ein interpterygoidaler Spalt (Deckenspalt) gedeutet werden muß (NEWTON ist sich über ihre Bedeutung nicht klar); hinten findet sie durch eine Verwachsung der Pterygoide ihren Abschluß, eine Umbildung des Munddaches, die auf Konsolidierung des Schädels, auf Verlust der Beweglichkeit in der Basispterygoidverbindung hinweist (vgl. Fig. K<sup>2</sup>). Das Hinterhaupt ist, besonders in der Region des Supraoccipitale, so schlecht erhalten, daß sich nicht feststellen läßt, ob eine hintere Biegungslinie vorhanden war oder fehlte.

Soweit ersichtlich, war der Schädel akinetisch, aber die Konsolidierung, die Verwachsung der beiden Schädelsegmente war noch nicht weit vorgeschritten.

Das Fossil stammt aus den unteren Schichten der oberen Trias (Staganolepisbeds, Elgin) und ist also jünger als *Proterosuchus*.

Aus denselben Schichten kennen wir noch *Ornithosuchus* (NEWTON, 1904B, p. 586; BOULENGER, 1903, p. 132). Das Munddach ist hier weiter umgebildet als bei *Erpetosuchus* (Fig. L<sup>2</sup>); die Knochen des

---

1) Nur beim akinetischen Ichthyosaurierschädel finde ich einen sehr langen Deckenspalt (vgl. Fig. Q<sup>2</sup>); doch steht dieser Schädel im Bau einem metakinetischen Schädel noch sehr nahe, so daß hierin wohl noch ein Rest des metakinetischen Zustandes zu erblicken ist.



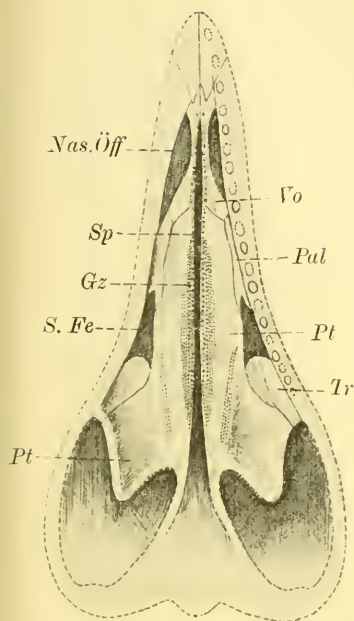
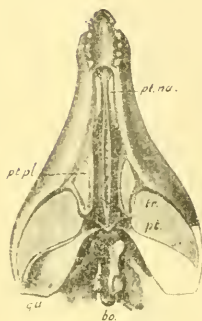
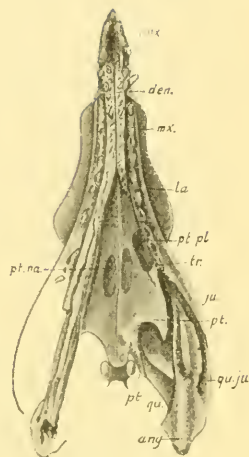
Fig. J<sup>2</sup>.Fig. K<sup>2</sup>.Fig. L<sup>2</sup>.

Fig. J<sup>2</sup>. Munddach von *Proterosuchus fergusi* (nach BROOM, 1903F, tab. 19 fig. 3). 3:10. *Gz* Gaumenzähnen. *Nas. Öff.* innere Nasenöffnungen. *Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid. *S. Fe* suborbitales Fenster. *Sp* Deckenspalt. *Tr* Transversum. *Vo* Vomer.

Fig. K<sup>2</sup>. Munddach von *Erpetosuchus granti* (nach NEWTON, 1894B, tab. 53 fig. 3, aus v. HUENE, 1907—1908, Textfig. 342b, p. 390). 1:2. *bo* Basisoccipitale. *pt* Pterygoid. *pt. na.* innere Nasenöffnungen. *pt. pl.* postpalatinaler Gaumendurchbruch. *qu* Quadratbein. *tr* Transversum.

Fig. L<sup>2</sup>. Munddach von *Ornithosuchus woodwardi* (nach NEWTON, 1904B, tab. 55 fig. 3, aus v. HUENE, 1907—1908, Textfig. 343b, p. 390). 1:2. *ang* Angulare. *den* Dentale. *ju* Jugale. *la* Lacrimale. *mx.* Maxillare. *pmx* Prämaxillare. *pt* Pterygoid. *pt. na.* innere Nasenöffnungen. *pt. pl.* postpalatinaler Gaumendurchbruch. *qu* Quadratbein. *qu. ju* Quadratojugale. *tr* Transversum.

Gaumens sind in der Mediane in ihrer ganzen Länge verwachsen und bilden eine breite Knochenplatte, die in der Mitte ihres Hinterrandes einen Fortsatz bildet, welcher sich (NEWTON, p. 590) mit der Schädelbasis (Basisphenoid) vereinigt. Von der Basis des Hirnschädels bringt NEWTON keine Beschreibung; es scheinen nur unvollständige Reste vorzuliegen, die ich nicht zu deuten vermag.

Am Hinterhaupt waren die *Processus parotici* gut ausgebildet und ebenso die posttemporalen Fenster. Das distale Ende der



Processus parotici scheint nicht sehr fest mit den temporalen Deckknochen verbunden gewesen zu sein, denn der linke Fortsatz fehlt. Es ist unbekannt, ob der Zusammenhang des Supraoccipitale mit den Parietalia eine feste war, oder ob noch Reste einer hinteren Beugungslinie erkennbar waren. Da ein fester Anschluß des Gaumens an der Schädelbasis vorhanden war, so kann der Schädel nur akinetisch gewesen sein.

Über den Schädel von *Aetosaurus* sind wir ungenügend unterrichtet; Munddach und Hinterhaupt sind unbekannt.

Wir sehen also, daß der Schädel des geologisch ältesten bekannten Pseudosuchiers, *Proterosuchus*, im Munddach noch die primitivsten Verhältnisse aufweist und mit einiger Wahrscheinlichkeit als kinetisch betrachtet werden darf. Es scheint hier der metakinetische Zustand des Schädels, den wir für primitive Archosaurier annehmen müssen, noch erhalten gewesen zu sein. Bei den obertriassischen Formen *Erpetosuchus* und *Ornithosuchus* war der Schädel, jedenfalls im Munddach, spezialisiert und akinetisch geworden. Ob hierzu der Einfluß eines Wasserlebens oder eine Änderung der Nahrung (Übergang zu großen Beutetieren) Anlaß gegeben hat, darüber läßt sich nichts Sicheres angeben.

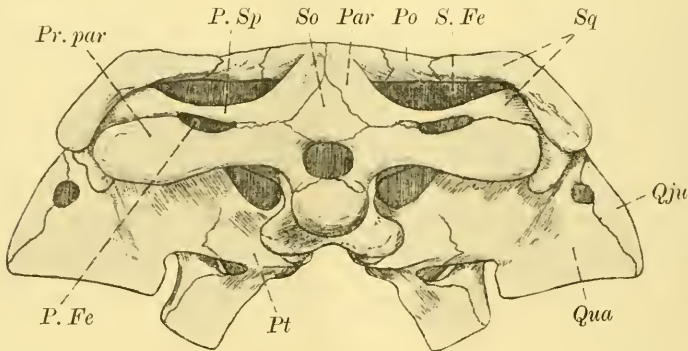


Fig. M<sup>2</sup>.

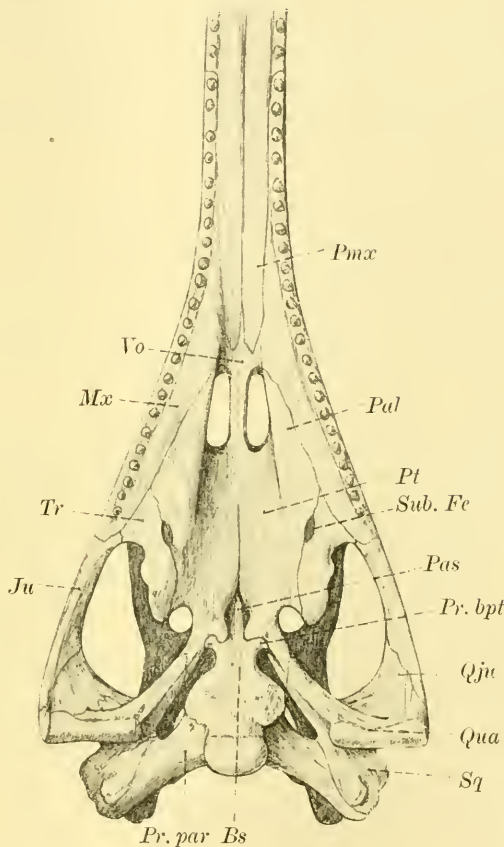
Hinterhaupt von *Phytosaurus cylindricodon* (Kapffi) (nach McGRIGOR, 1906, Textfig. 4, p. 45). 1:4.

*P. Fe* posttemporales Fenster. *P. Sp* posttemporale Spange. *Par* Parietale. *Po* Postfrontale. *Pr. par* Processus parotici. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *Qju* Quadratojugale. *S. Fe* supratemporales Fenster. *So* Supraoccipitale. *Sq* Squamosum.

## 2. Ordnung. Parasuchia.

Über den Schädel der Parasuchier sind wir recht gut unterrichtet; von neueren Arbeiten über denselben seien die von KOKEN (1889, p. 764), MCGREGOR (1906), LEES (1907), JAEKEL (1910B) und v. HUENE (1911) erwähnt. Auch konnte ich in verschiedenen Sammlungen Schädelmaterial vergleichen, besonders einen schönen Schädel von *Phytosaurus (Belodon)* im Britischen Museum (Kat. Nr. 38057).

Der Schädel der Parasuchier war akinetisch. Im allgemeinen finden wir folgende Verhältnisse. Nach vorn zu war die Hirnkapsel beinahe vollständig durch Knochen begrenzt; es blieb nur eine kleine vordere Lücke. Medial und lateral von den stark rückgebildeten posttemporalen Fenstern waren die kräftigen Processus parotici mit den nur sehr schwach entwickelten posttemporalen Knochenspannen durch Naht verbunden<sup>1)</sup> (Fig. M<sup>2</sup>).

Fig. N<sup>2</sup>.

Munddach von *Mystriosuchus planirostris* (nach MCGREGOR, 1906, tab. 6 fig. 2). 1:4.  
*Bs* Basisphenoid. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Pal* Palatinum. *Pas* Parasphenoid. *Pmx* Prämaxillare. *Pr. bpt* Basipterygoidfortsätze. *Pr. par* Processus paroticiens. *Pt* Pterygoid. *Qju* Quadratojugale. *Qua* Quadratbein. *Sq* Squamosum. *Sub. Fe* suborbitales Fenster. *Tr* Transversum. *Vo* Vomer.

1) Letztere fehlen nicht, wie gelegentlich noch angenommen wird.

Soweit ersichtlich, war auch das Quadratbein unbeweglich mit dem Processus paroticus verbunden, sei es direkt oder durch Vermittlung des Squamosums (Fig. N<sup>2</sup>). Das Munddach ist noch ziemlich ähnlich dem von *Sphenodon*, wie MCGREGOR (1906, p. 41) schon betont hat. Die Pterygoide stützen sich gegen die Basipterygoidfortsätze, welche bei *Myriosuchus* gerundete Endflächen besitzen (MCGREGOR, p. 44 spricht, von „knoblike ends“), welche an eine ehemalige gelenkige Verbindung erinnern. Im übrigen besteht kein Zusammenhang zwischen den Pterygoiden und der Hirnkapsel. Ein Deckenspalt ist noch vorhanden, wenn auch erheblich verkürzt (Fig. N<sup>2</sup>).

Das Epipterygoid ist bei *Phytosaurus* ein dünner Knochenpfeiler, der sich mit seinem oberen Ende mit dem Prooticum verbindet, (Schädel des Britischen Museums, Kat. Nr. 38 057. und v. HUENE, 1911, p. 18); bei *Paleorhinus* legt sich sein oberes Ende etwas nach vorn vom Prooticum an eine Verknöcherung der Schädelkapsel an die hier als Orbitosphenoid (v. HUENE) oder Alisphenoid (LEES) bezeichnet wird (Fig. C<sup>1</sup>, S. 581). Diese Verbindung mit der Schädelkapsel scheint bei den Parasuchiern recht fest zu sein, jedenfalls bei *Phytosaurus*, sonst aber ist das Epipterygoid hier ebenso selbständig wie beim Eidechschädel; natürlich fehlt die bei Eidechsen neu entstandene, gelenkige Verbindung mit dem Pterygoid.

Meine Ansicht, daß der Parasuchierschädel aus einem mehr *Sphenodon*-ähnlichen Schädel vom metakinetischen Typus entstanden ist, wird bestätigt durch den Bau des Schädels von *Mesorhinus* (JAEKEL, v. HUENE), jenes untertriassischen, weitaus ältesten, bekannten Parasuchiers, der im Munddache zweifellos noch mehr *Sphenodon*-ähnlich ist als die späteren, obertriassischen Formen.

Die Parasuchier waren große, wohl nach Art der Crocodilier lebende Reptilien (Schädellänge  $\frac{1}{2}$ —1 m), die sicher eine ganz andere Nahrung zu sich nahmen, als die primitiven Reptilien mit metakinetischem Schädel. Es ist denn auch nicht befremdend, wenn die Schädelbewegungen bei den Parasuchiern verloren gegangen sind. Die Konsolidierung des Schädels wird wohl auch mit bedingt gewesen sein durch die Entwicklung eines langen Schädelrostrums, welches, mit kräftigen, in Alveolen sitzenden Zähnen bewaffnet war und zweifellos dazu diente größere Tiere (Wirbeltiere) zu erfassen und festzuhalten, aber dazu auch eine feste Verbindung und Stütze an der Hirnkapsel besitzen mußte. Sehr weit ist die Konsolidierung ja noch nicht vorgeschritten; das Munddach ist noch *Sphenodon*-

ähnlich und auch das am akinetischen Schädel oft verschwundene oder umgebildete Epipterygoid ist noch in ziemlich typischer Gestalt, nur wenig verkürzt, erhalten.

### 3. Ordnung. Crocodilia.

Der Schädel der Crocodilier ist bekanntlich akinetisch und typisch monimostyl. Er entfernt sich sowohl durch die Ausbildung einer nahezu geschlossenen, sehr festen, knöchernen Hirnkapsel, wie durch die ausgedehnte, unbewegliche Nahtverbindung der Pterygoide und Quadratbeine mit derselben, sehr weit vom ursprünglichen, dem metakinetischen Zustande angepaßten Bau des Diaptosaurierschädels. Zu dieser Umbildung dürfte wohl, wie bei den *Choristodera* und Parasuchiern (vgl. S. 625), die Bildung der langen Schnauze Veranlassung gegeben haben. Auch hat das Wasserleben eine Verlagerung der inneren Nasenöffnungen sehr weit nach hinten herbeigeführt, die mit einer Umbildung der Pterygoide einherging, wobei diese in nähere und ausgedehntere Berührung mit der Basis des Hirnschädels traten.

Der Vergleich mit primitiven Reptilien zeigt, daß die Verbindung des Quadratbeines mit dem Processus paroticus und mit der Ohrkapsel viel ausgedehnter ist, als es bei den Stammformen der Crocodilier der Fall gewesen sein kann; sie ist noch bei den primitiveren Archosauriern, den Pseudosuchiern und Parasuchiern, viel weniger ausgedehnt.

Von den charakteristischen Merkmalen, die beim primitiven Reptilienschädel mit dem metakinetischen Zustand in Zusammenhang stehen, ist bei den Crocodiliern nichts mehr übrig geblieben. Sogar die Basipterygoidfortsätze, die sonst so oft erhalten bleiben, sind verschwunden; GAUPP (1902, p. 215) hat sie beim Embryo noch angedeutet gefunden. Von der hinteren Bewegungslinie ist keine Andeutung mehr vorhanden; die posttemporalen Fenster sind beinahe geschlossen. Das Epipterygoid ist entweder verschwunden oder es ist noch in durchaus rudimentärer Form als kurzer Knochenpfeiler vorhanden, der vom Pterygoid zum sogenannten Alisphenoid zieht und in seiner Lage an das Epipterygoid der Parasuchier erinnert; dieser Pfeiler entbehrt aber, soweit bekannt eines eigenen Knochenkernes. Beim Embryo tritt ein kleiner Fortsatz des Palatoquadratum als Rest des Processus ascendens auf, ein Beweis dafür, daß den Stammformen der Crocodilier ein Epipterygoid zukam (vgl. W. K. PARKER, 1883).



Betrachtet man, wie es jetzt meistens und nicht ohne Grund getan wird, die Parasuchier nicht als die primitivsten Crocodilier, sondern als Formen, die mit jenen parallele Anpassung an dieselbe Lebensweise zeigen, so fehlt uns jetzt jede Kenntnis wirklich primitiver Crocodilier, die den Anschluß an die Pseudosuchier vermitteln könnten. Wesentlich anders als bei den rezenten Crocodiliern ist bei den ältesten uns bekannten fossilen Vertretern (Teleosauriden und *Metriorhynchidae*) nur das Munddach; die inneren Nasenöffnungen liegen noch weiter vorn, indem die Pterygoide nicht zur Verlängerung der Nasengänge beitragen. Darin liegt ein primitiver Zustand und ein Hinweis, in welcher Richtung die Umbildung des Crocodilierschädels stattgefunden hat. Weiter auf diese allgemein bekannten Tatsachen einzugehen halte ich für überflüssig, um so mehr, als meine Ansicht von der Umbildung des Crocodilierschädels und der Notwendigkeit, ihn von einem Schädel vom Bau des *Sphenodon*-Schädels abzuleiten, sich jedenfalls in den Hauptzügen mit den Anschauungen anderer Forscher decken dürfte.

Zu erwähnen ist, daß die Crocodilier beim Öffnen ihres Maules den ganzen Kopf im Hinterhauptsgelenke heben können, so daß praktisch der Oberkiefer gehoben wird. Vielleicht müssen wir hierin einen von diesen Tieren erworbenen Ersatz für die verloren gegangenen Schädelbewegungen erblicken.

#### 4. Ordnung. Pterosauria.

Der Schädel der Pterosaurier ist sehr stark spezialisiert. Wegen der flatternden und schwebenden Fortbewegung dieser Tiere mußte er sehr leicht gebaut sein, zumal der Hals lang und beweglich ist. Dazu kommt, daß der Schädel nicht relativ klein ist wie bei den Vögeln, sondern recht groß; unter Ausbildung eines großen bis kolossalen Mundspaltes wurde besonders der vordere Teil des Schädels mehr oder weniger verlängert, und dabei nahm auch seine Höhe zu. Die Hirnkapsel blieb aber klein, so daß besondere Anpassungen notwendig waren, um eine feste Verbindung — immer unter möglicher Materialersparnis — von Gesichtsteil und Schädelkapsel herbeizuführen. Daher erfuhren die Basipterygoidfortsätze eine Verlängerung, damit ihre Enden die weiter ventral von der Hirnschädelbasis liegenden Pterygoide erreichten; diese Verlängerung ist sehr deutlich bei *Scaphognathus* (NEWTON, 1888, tab. 77 fig. 4, 5) und scheint auch bei *Ramphorhynchus* (nach WOODWARD, 1902, tab. 1 fig. 1) vorhanden gewesen zu sein. Bei *Pterodactylus suevicus* ist von O. FRAAS (1878,



tab. 22 *h*) ein paariger, schlanker Fortsatz der Schädelbasis beschrieben, den er, vielleicht mit Recht, als Hyoid gedeutet hat, der aber auch ein verlängerter Basispterygoidfortsatz sein könnte.

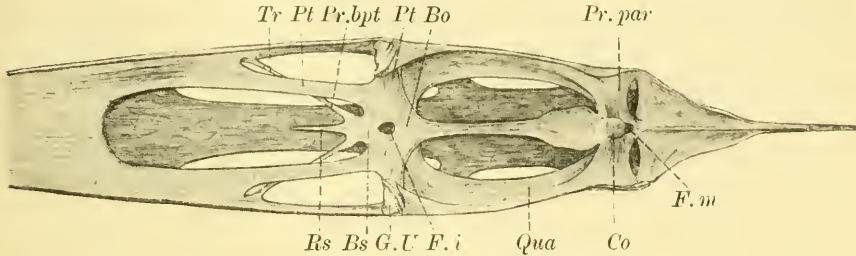


Fig. O<sup>2</sup>.

Munddach von *Pteranodon ingens* (nach EATON, 1910, tab. 4 fig. 2; meine Deutungen weichen zum Teil von denen EATON's ab). 1:4.

*Bo* Basioccipitale. *Bs* Basisphenoid. *Co* Hinterhauptcondylus. *F.i* Foramen intertympanicum. *F.m* Foramen magnum. *G.U* Gelenkfläche für den Unterkiefer.

*Pr.bpt* Basispterygoidfortsatz? *Pr.par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid.

*Qua* Quadratbein. *Rs* Rostrum sphenoidale. *Tr* Transversum.

Bei *Pteranodon* (Fig. O<sup>2</sup>) und einigermaßen auch bei *Nyctosaurus* (WILLISTON, 1902, tab. 11 fig. 1) wird die Verbindung der Hirnkapsel mit den Knochen des Gaumens aufrecht erhalten durch die Umbildung der Hirnkapselbasis zu einer hohen medianen Knochenplatte (Fig. O<sup>2</sup>, von *Co* bis *Bo*), deren Hinterrand vom Basioccipitale gebildet wird; dadurch ist das Basisphenoid, wo es an der Unterseite des Schädels sichtbar ist, viel weiter vom Foramen magnum entfernt, als das sonst der Fall ist<sup>1)</sup>, bleibt aber ebenso wie der vordere

1) Jedenfalls glaube ich die Verhältnisse bei *Pteranodon* so deuten zu müssen, nachdem mir Herr Dr. EATON im Peabody-Museum, Yale College, sein glänzendes Material gezeigt und das Verständnis der abweichenden Verhältnisse durch mündliche Darlegungen erleichtert hatte. EATON (1910, p. 10) ist allerdings der Meinung, das Basisphenoid dehne sich viel weiter nach hinten aus. Nähte sind nicht vorhanden. Zugunsten meiner Deutung spricht ein Loch (Fig. O<sup>2</sup>, *F.i*), worin ich nur das Homologon des Foramen intertympanicum der Crocodilier (VAN BENEDEEN, 1882, p. 507) sehen kann, welches Loch auch von Dinosauriern (*Thecodontosaurus*, v. HUENE, 1907—1908, p. 193; *Diplodocus*, HOLLAND, die Osteology of *Diplodocus* MARSH, in: Mem. CARNEGIE Mus., Vol. 2, 1906, p. 246, Textfig. 10, p. 241) bekannt ist. Beide Ordnungen sind mit den Pterosauriern verwandt. Da nun das Foramen intertympanicum an der Grenze von Basisphenoid und Basioccipitale liegt, so ist die Knochenmasse nach hinten von diesem Loche bei *Pteranodon* auch wohl dem Basioccipitale zuzurechnen.

Teil des Basioccipitale den Pterygoiden genähert, und beide Knochen sind fest, ohne sichtbare Grenze, mit den Pterygoiden verwachsen (Fig. O<sup>2</sup>). Dadurch wird auch den benachbarten unteren Enden der Quadratbeine, welche die Gelenkflächen für den Unterkiefer bilden, eine feste Stütze geboten. Diese Verwachsung dürfte mit einer Anlagerung der Pterygoide an die Tubercula sphenooccipitalia der Schädelbasis (vgl. *Sphenodon*, Fig. Q, S. 561) eingeleitet worden sein. Vielleicht sind auch die Basipterygoidfortsätze darin aufgenommen, doch halte ich es für wahrscheinlicher, daß diese Fortsätze selbständig geblieben sind. Es geht nämlich von den vorderen seitlichen Ecken des Basisphenoid, jederseits vom Rostrum sphenoidale ein Fortsatz ab (Fig. O<sup>2</sup> *Pr. bpt*), der zum Pterygoid zieht und den ich, allerdings mit einiger Reserve, für einen Basipterygoidfortsatz halten möchte.<sup>1)</sup> Wie dem auch sei, sicher ist, daß Quadratbein und Gaumen bei *Pteranodon* fest mit der Hirnkapsel verwachsen waren, der Schädel also akinetisch war. Obwohl in diesem Falle die Fähigkeit, den Oberkiefer zu heben, also ein kinetischer Zustand, vielleicht nützlich war, so ist es doch verständlich, daß sie aufgegeben wurde, da sonst das Kopfskelet bei der Größe des Kieferapparats und der wohl sehr schnellen Fortbewegung zu schwach gewesen wäre. Vielleicht bildete eine große Beweglichkeit im Hinterhauptgelenke einen teilweisen Ersatz (vgl. bei Crocodilier, S. 650).

Der mit *Pteranodon* verwandte *Nyctosaurus* hatte auch sicher einen akinetischen Schädel (WILLISTON, 1902).

Akinetisch war vermutlich auch der Schädel von *Rhamphorhynchus*. Ob aber bei allen Pterosauriern die Schädelbewegungen verloren gegangen waren, scheint mir bei unseren meist noch dürftigen Kenntnissen der Verbindung der Pterygoide mit der Hirnkapsel noch nicht ganz sicher. So könnte der Schädel von *Scaphognathus* noch mesokinetisch gewesen sein. Von einer hinteren Biegungslinie scheinen keine Andeutungen bekannt zu sein.

---

1) Der Fortsatz trifft an der Stelle auf die Oberseite des Pterygoids, wo von diesem Knochen das Transversum abgeht, welches seine Fortsetzung bildet (EATON, 1910, p. 6, 10, tab. 5 fig. 7—9), eigentümliche Verhältnisse, die aber doch die Deutung als Basipterygoidfortsatz nicht unmöglich machen. EATON vermag sich meiner Auffassung nicht anzuschließen.

## 5. Ordnung. Dinosauria.

In einer vor einiger Zeit erschienenen Arbeit (VERSLUYS, 1910A) habe ich den Nachweis zu erbringen versucht, daß der Schädel der primitiven Dinosaurier (speziell der Anchisauriden) metakinetisch war und daß auch bei geologisch jüngeren Raubdinosauriern Schädelbewegungen noch vorhanden waren (sicher bei *Creosaurus atrox*), wenn auch modifiziert zum mesokinetischen Typus. Bei den pflanzenfressenden Ornithopoden war, soweit ersichtlich, der Schädel meist akinetisch; nur bei *Telmatosaurus* hatte sich, wie von NOPCSA (1900) beschrieben, wahrscheinlich eine Beweglichkeit des Quadratbeines gegen den ganzen übrigen Schädel erhalten, die eine für die Zermalmung pflanzlicher Nahrung günstige Kaubewegung ermöglichte. Für die Begründung meiner Ansicht sei auf meine frühere Arbeit (1910A) verwiesen.

## 5. Aves.

In meiner früheren Arbeit (1910A, p. 233—244) habe ich auch die Schädelbewegungen der Vögel, besonders ihre Ableitung vom metakinetischen Zustande besprochen und ausgeführt, wie sich verschiedene, am Vogelschädel auftretende Besonderheiten als Folgen der Ausbildung des mesokinetischen Zustandes erklären lassen. So die Ausbildung einer gelenkigen Verbindung von Squamosum und Quadratbein und einer beweglichen Verbindung dieses letzteren Knochens mit dem (unteren) Jochbogen und dem Pterygoide, sowie auch die Umbildung der pterygoidalen Apophyse des Quadratbeines zum Processus orbitalis usw. Daß es sich hier um neu erworbene Anpassungen an die Schädelbewegungen handelt, geht daraus hervor, daß die auf primitiver Stufe stehen gebliebenen Schädel der Strauße dieselben in weniger vollkommener Weise besitzen. Das beim metakinetischen Zustand so wichtige Basipterygoidgelenk ist bei den meisten Vögeln in Rückbildung getreten, bei primitiven Vögeln aber noch gut erhalten. Es muß also vor nicht allzu langer Zeit der mesokinetische Zustand des Vogelschädels entstanden sein aus einem anderen Zustand, und dann kommt nur ein metakinetischer in Betracht. An eine Entstehung des mesokinetischen aus einem akinetischen Zustande kann, abgesehen von der Schwierigkeit, sich einen solchen Vorgang überhaupt vorzustellen, schon deshalb nicht gedacht werden, da sich dabei das Auftreten des in Rückbildung befindlichen,

also wohl ziemlich überflüssigen Basipterygoidgelenkes nicht in befriedigender Weise erklären ließe.

Daß es bei den Stammformen der Vögel zu dieser Umbildung des metakinetischen zum mesokinetischen Schädel kam, kann uns nicht wundern. Die fliegende Lebensweise (und der lange bewegliche Hals) verlangte einen leichten, aber soliden Bau des Schädels, der nur durch einen soliden Bau der Hirnkapsel erreichbar war. Beim leichten Bau der Jochbogen und bei der Größe der Augengruben wird aber am Anfang der Konsolidierung der Hirnkapsel sehr leicht ein amphikinetischer Zustand eingetreten sein, und daraus konnte wieder der rein mesokinetische allmählich hervorgehen.

Bei *Archaeopteryx* dürften die Anpassungen am mesokinetischen Zustand noch unvollkommener gewesen sein als bei den Straußen (vgl. VERSLUYS, 1910A, p. 238).

## 6. Ichthyosauria.

Der recht gut bekannte Schädel der Ichthyosaurier weist neben typischer Anpassung an das Meeresleben noch einige primitive Merkmale auf, die an den metakinetischen Schädelzustand erinnern. Das maxillare Schädelsegment in derselben Ausdehnung, die es bei Cotylosauriern besitzt, zeichnet sich auch hier durch den festen Zusammenhang aller seiner Teile aus. Das Quadratbein war sowohl mit dem Pterygoid wie mit den temporalen Deckknochen fest verbunden<sup>1)</sup> und auch der breite Jochbogen und das feste Schädeldach schließen die Möglichkeit eines mesokinetischen Zustandes aus. Im occipitalen Schädelsegment ist, jedenfalls oft, der Zusammenhang der Knochen untereinander durch mangelnde Verknöcherung nicht sehr fest, so daß dieser Abschnitt bei den fossilen Schädeln nicht deutlich hervortritt; aber beim lebenden Tiere, wo Knorpel die Knochen verband, wird dieser Abschnitt gleichfalls als ein in sich ziemlich starres Ganze erkennbar gewesen sein.

Es war nun zwar zweifellos eine unbewegliche Verbindung der beiden Schädelabschnitte bei den Ichthyosauriern vorhanden, aber eine feste

1) Die obere Kontur des Quadratbeines ist gerundet (vgl. z. B. FRAAS, 1891, tab. 5 fig. 5), doch darf man daraus nicht auf eine ehemalige gelenkige Verbindung mit dem Squamosum schließen, denn eine solche bestand sicher nicht; vielmehr hängt diese gerundete Kontur damit zusammen, daß ein oberer Teil des Quadratbeines lange Zeit knorplig blieb (vgl. auch S. 566).



Nahtverbindung derselben war, jedenfalls bei einigen Gattungen, noch nicht erreicht worden.

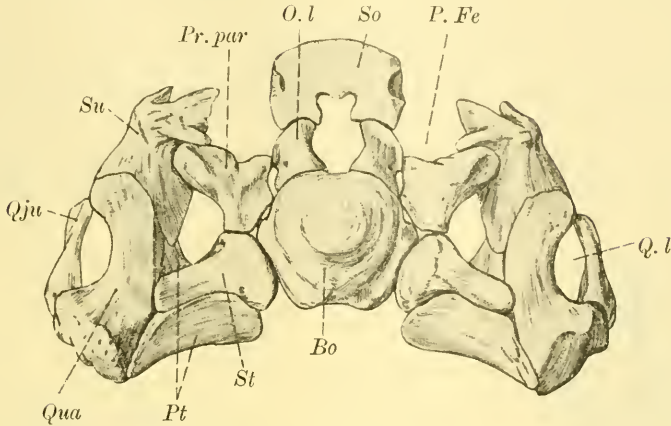


Fig P<sup>2</sup>.

Hintere Schädelansicht von *Ophthalmosaurus*, Rekonstruktion (nach ANDREWS, 1907, Textfig. 2, p. 204). Das Schädeldach fehlt. 1:4.

*Bo* Basioccipitale. *O.l* Occipitale laterale. *P. Fe* posttemporales Fenster. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Q.l* Quadratloch. *Qju* Quadratojugale. *Qua* Quadratbein. *So* Supraoccipitale. *St* Stapes. *Su* Supratemporale.

Das Hinterhaupt zeigt im großen und ganzen noch die Verhältnisse des primitiven metakinetischen Zustandes (Fig. P<sup>2</sup>). Das Supraoccipitale stößt von unten her gegen die Parietalia, und diese Verbindung war sicher keine feste Nahtverbindung. E. FRAAS sagt darüber (1891, p. 14): „Mit seiner oberen Rundung legte sich das Supraoccipitale unter die Parietalia, war jedoch mit diesen nicht fest verwachsen, sondern nur durch Ligament oder Knorpel verbunden.“ Von *Ophthalmosaurus* gibt ANDREWS (1910, p. 9) an, daß in dieser Verbindung, nach der Beschaffenheit des oberen Randes des Supraoccipitale zu urteilen, Knorpel vorhanden war, und ich kann ANDREWS nach eigener Beobachtung beistimmen.<sup>1)</sup>

Da die Ohrkapseln die Parietalia nicht erreichten (oder doch nur durch einen kleinen, knorpeligen Randbezirk der Prootica ganz hinten), und die Wand der Hirnkapsel vorn unverknöchert blieb, so unterschied sich die Verbindung von Schädeldach und occipitalem Segment nur wenig von einer hinteren Beugungslinie (vgl. BAUER, 1900).

1) Dr. ANDREWS zeigte mir in freundlichster Weise sein Material.



Die Processus parotici besaßen gerundete; wohl oft knorplige Enden; es dürften jedenfalls die Fälle, bei denen der knöcherne Processus paroticus so kurz war, daß er das Supratemporale<sup>1)</sup> (Squamosum) nicht erreichte, durch den Verlust eines größeren knorpligen Endabschnitts zu erklären sein (vgl. COPE, 1871, Textfig. 2, p. 199; E. FRAAS, 1891, tab. 2 fig. 3). Bei *Ophthalmosaurus* (ANDREWS, 1910, p. 9) legte der Processus paroticus sich mit einer konvexen glatten Fläche („a convex facet“) in eine entsprechende Vertiefung des Supratemporale (Fig. P<sup>2</sup>); eine zackige Nahtverbindung fehlte, und

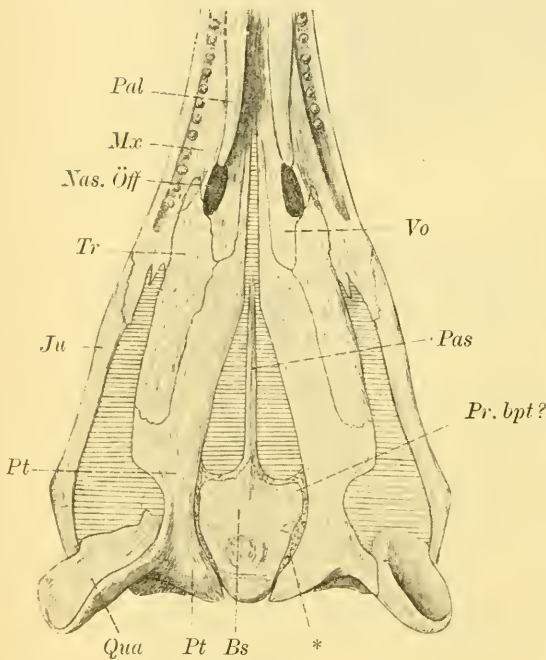
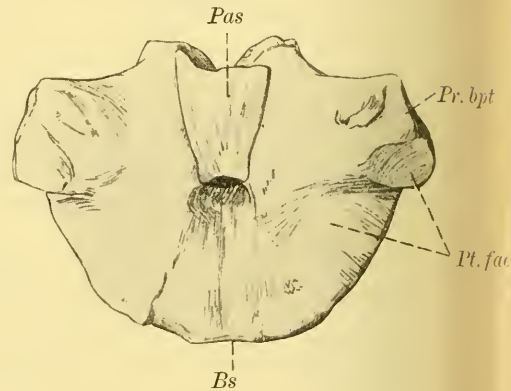
Fig. Q<sup>2</sup>.Fig. R<sup>2</sup>.

Fig. Q<sup>2</sup>. Munddach von *Ichthyosaurus zelandicus* SEELEY, *longifrons* OWEN (nach OWEN, 1881, tab. 25 fig. 1, vereinfacht). 1:3. Bs Basisphenoid. Ju Jugale. Mx Maxillare. Nas. Öff innere Nasenöffnungen. Pal Palatinum. Pas Parasphenoid. Pr. bpt Basipterygoidfortsätze. Pt Pterygoid. Qua Quadratbein. Tr Transversum. Vo Vomer.

Fig. R<sup>2</sup>. Isoliertes Basisphenoid von *Ophthalmosaurus*, von unten (nach ANDREWS, 1910, Textfig. 5A, p. 13). 1:2. Bs Basisphenoid. Pas Parasphenoid. Pr. bpt Basipterygoidfortsatz. Pt. fac Facetten für das Pterygoid.

1) Mit THYNG (1906) nenne ich den oberen der temporalen Deckknochen Supratemporale, den unteren Squamosum.

der Zusammenhang war vielleicht kaum fester als beim metakinetischen Eidechschädel.

Ziemlich große posttemporale Fenster waren vorhanden.

Fanden wir bis jetzt Verhältnisse, die denen eines metakinetischen Schädels im allgemeinen entsprechen. so ist dies am Munddach nicht der Fall (Fig. Q<sup>2</sup>). Die Pterygoide zeichnen sich nämlich aus durch eine Verbreiterung ihres hinteren Flügels zu einer horizontalen Platte, die den Seitenrand des Basisphenoids und des Basioccipitale überdeckt. FRAAS (1891, p. 15) gibt an, das Pterygoid sei mit dem Seitenrande des Basisphenoids verwachsen gewesen, doch habe ich am Material des Britischen Museums nur eine enge Anlagerung, auch am Basioccipitale, gefunden, so daß jedenfalls bei einigen Ichthyosauriern eine feste Nahtverbindung fehlt. Die Pterygoide liegen in einem etwas tieferen Niveau als die Schädelbasis, kommen derselben aber sehr nahe; etwas rauhe Flächen an der Schädelbasis weisen darauf hin, daß eine Verbindung durch straffes Bindegewebe vorhanden war, wodurch eine Verschiebung der Pterygoide ganz oder doch so gut wie vollständig ausgeschlossen gewesen sein muß. Die enge Anlagerung der Pterygoide an die Schädelbasis macht die Basipterygoidfortsätze, deren Aufgabe am kinetischen Schädel ja vor allem darin besteht, die Pterygoide von der Schädelbasis fern zu halten, ziemlich überflüssig, und es kann uns nicht befremden, daß diese Fortsätze oft gänzlich verschwunden sind. Doch ist dies nicht immer der Fall. ANDREWS (1910, Textfig. 1, 5, 7, p. 14) hat sie bei *Ophthalmosaurus* als kurze Fortsätze beschrieben und abgebildet, und ich kann seine Deutung bestätigen (Fig. R<sup>2</sup>). Die Endflächen der Fortsätze bilden Facetten für die Verbindung mit den Pterygoiden. Diese Knochen waren daneben (vgl. oben) noch mit anderen Stellen des Basisphenoids, die an einer etwas rauhen Oberfläche erkennbar sind, durch Bindegewebe verbunden. Bei einem unter No. 33 157 im Britischen Museum katalogisierten Schädel von *Ichthyosaurus zelandicus* SEELEY (*longifrons* OWEN) ist die betreffende Gegend des Schädels nicht ganz frei präpariert, aber besonders links glaube ich Andeutungen eines Basipterygoidfortsatzes zu erkennen.<sup>1)</sup> Recht gut entwickelte Basipterygoidfortsätze

1) Es ist dies das Stück, welches ich in Fig. Q<sup>2</sup> nach OWEN's Figur abgebildet habe; am Schädel selbst sind aber die Andeutungen des Fortsatzes deutlicher als in der hier kopierten Figur; FRAAS' Figur (1891, tab. 2 fig. 2) desselben Stückes ist in diesem Punkte nicht ganz richtig.

hat BROILI (1909, Textfig. 1, 2, p. 296 und tab. 27 fig. 2) von *Ichth. brunsvicensis* (?) beschrieben. Bei *Ichth. intermedius* (British Mus., Katal. No. 2000. 15) fand ich Reste der Basipterygoidfortsätze; ihre Enden schienen mir hier fest mit den Pterygoiden verwachsen zu sein. Wir haben in dem Auftreten von rudimentären Basipterygoidfortsätzen wohl eine Erinnerung an eine frühere, bewegliche Verbindung der Pterygoide mit der Schädelbasis zu erblicken, wenn auch vom Basipterygoidgelenk selbst bei Ichthyosauriern kaum noch Spuren erhalten geblieben sein dürften.

Von den Pterygoiden gingen kräftige Epipterygoide zu den Parietalia empor (COPE, 1871, p. 203; WOODWARD, 1886, p. 405; FRAAS, 1891, p. 15); sie lagen seitlich von der in dieser Gegend häutig-bindegewebigen Wand der Hirnkapsel und waren mit ihr wohl nicht verbunden, ganz wie beim primitiven metakinetischen Schädel.

Schließlich sei noch auf die Columella auris hingewiesen, die als meist sehr kräftiger Knochen eine Verbindung des Quadratbeins mit der Hirnkapsel darstellt, welche zur Fixierung des ersteren beitragen dürfte.<sup>1)</sup> Hierin liegt eine ganz neue Verbindung der beiden Schädelsegmente vor (Fig. P<sup>2</sup>). Vielleicht hat sie den ältesten Ichthyosauriern noch gefehlt, denn bei dem triassischen *Cymbospondylus* ist der vermutlich als Stapes zu deutende Knochen noch so schlank, daß er kaum etwas zur Befestigung des Quadratbeins beigetragen haben dürfte (MERRIAM, 1908, Textfig. 6 X, p. 25).

Sonst scheinen die triassischen Ichthyosaurier, auch im Munddach, schon dieselben Verhältnisse aufgewiesen zu haben wie die späteren Formen (vgl. MERRIAM, l. c.); über die Basipterygoidfortsätze jener Tiere scheint nichts bekannt zu sein.

Der Schädel der Ichthyosaurier war also akinetisch und zwar vor allem infolge der unbeweglichen Verbindung der Pterygoide mit der Hirnkapsel. Damit in Zusammenhang steht vermutlich die schwache Entwicklung der Processus parotici mit ihrem gelegentlich knorpligen Endabschnitt; denn während beim metakinetischen Schädel diese Fortsätze wichtige Stützpunkte für das bewegliche maxillare Segment bilden und daher immer kräftig entwickelt sein müssen, verlieren sie diese Bedeutung beim akinetischen Schädel, wenn, wie hier, die Pterygoide an der Hirnkapsel eine ausreichende

---

1) Man darf hierin aber nicht den Zweck der großen Stärke der Columella erblicken.

Stütze finden. Die schwache Ausbildung der Processus parotici weist also auch darauf hin, daß der Ichthyosaurierschädel akinetisch war.

Veranlassung zum Verluste der Schädelbewegungen hat wohl die schwimmende Lebensweise und die Ausbildung des langen Rostrums gegeben.

Die Umbildung des Schädels ist aber noch sehr wenig weit vorgerückt; denken wir uns am Ichthyosaurierschädel das Munddach wieder mehr *Sphenodon*-ähnlich, den Stapes normal und die Verbindung von Supraoccipitale und Parietalia mehr bindegewebig als knorpelig, so hätten wir einen metakinetischen Schädel. Und da das Munddach der Ichthyosaurier sicher auf einen kinetischen Gaumen zurückgeführt werden muß, so können wir den Schädel dieser Tiere mit gutem Recht von einem primitiven, metakinetischen Schädel, wie ihn die Cotylosaurier oder Diaptosaurier aufgewiesen haben, ableiten.

Die Parasuchier scheinen mir den Stammformen der Ichthyosaurier nicht nahe gestanden zu haben, wie es MCGREGOR (1906, p. 88) annimmt, denn die Ausbildung des akinetischen Zustandes erfolgte bei beiden in verschiedener Weise, also unabhängig voneinander. Die Parasuchier (vgl. S. 647) hatten eine sehr feste, nahezu geschlossene Hirnkapsel, ohne Spuren einer hinteren Biegungslinie; die Enden der sehr gut entwickelten Processus parotici traten mit den temporalen Deckknochen in sehr feste Nahtverbindung. Alle diese Umbildungen fehlten den Ichthyosauriern, die dagegen im Gaumen eine Umbildung aufwiesen, welche den Parasuchiern mit ihrem *Sphenodon*-ähnlichen Munddache wieder abging. Die von MCGREGOR betonte Ähnlichkeit im Schädel beruht größtenteils auf der Abstammung beider Ordnungen von primitiven Reptilien mit metakinetischem Schädel, zum Teil dürfte sie die Folge gleicher Anpassung ans Wasserleben sein. Ich schätze dieselbe denn auch als Zeichen einer Verwandtschaft nicht sehr hoch ein. Die gemeinsame Stammform muß einen metakinetischen Schädel gehabt haben und war, wegen des eigentümlichen Jochbogens der Ichthyosaurier, eher ein Cotylosaurier als ein Diaptosaurier.

Meiner Ansicht nach repräsentieren die Ichthyosaurier wahrscheinlich eine alte, direkt auf Cotylosaurier zurückgehende Gruppe der Reptilien<sup>1)</sup>, bei der ein akinetischer Zustand des Schädels in einer ganz eigenen Weise aus dem metakinetischen hervorging.

1) Ähnlich denken BROOM (1901B, p. 188), WILLISTON (1907, p. 489), MERRIAM (1908, p. 78) und v. HUENE (1911, p. 47).



## 7. Theromora.

Die Theromora bilden eine, von den Diaptosauriern unabhängige, direkt aus Cotylosauriern hervorgegangene Entwicklungsreihe der Reptilien. Ihre wichtigsten Vertreter sind die Anomodontier; einen sehr primitiven Seitenast dieser Reihe bilden die Pelycosaurier<sup>1)</sup>, deren Beziehungen zu den Anomodontiern nicht mehr fraglich erscheinen (vgl. BROOM, 1910).

Die Bedeutung dieser Entwicklungsreihe für unser Problem liegt darin, daß wir, von hoch spezialisierten, triassischen Formen mit durchaus festem Schädel rückwärts gehend, im Schädel der ältesten Vertreter (der Pelycosaurier) Verhältnisse finden, die denen des metakinetischen Schädels sehr ähnlich werden; so tritt vor allem der Aufbau des Schädels aus einem maxillaren und einem occipitalen Segment bei den primitivsten Formen noch deutlich hervor. Es ist wahrscheinlich, daß ein Teil der Pelycosaurier noch einen metakinetischen Schädel hatte. Jedenfalls bleibt es auch für die Anomodontier nicht fraglich, daß ihr solider, akinetischer Schädel keinen primitiven Zustand darstellt, sondern aus einem nach metakinetischem Typus gebauten, und also wohl auch wirklich metakinetischem Schädel hervorging. Darin findet auch die Ähnlichkeit des Schädels der Pelycosaurier mit dem der primitiven Diaptosaurier ihre Erklärung.

### 1. Ordnung. Pelycosauria.

Weitaus am besten bekannt ist der Schädel von *Dimetrodon* (vgl. CASE, 1907A und 1910B), einem der typischen, schon erheblich spezialisierten Vertreter dieser Ordnung; dieser liegt meinen Betrachtungen zugrunde.<sup>2)</sup> Sehr schön ist an diesem Schädel der Aufbau aus den beiden Schädelsegmenten, entsprechend dem metakinetischen Zustande, erkennbar. Auf Fig. K<sup>1</sup> (S. 590) ist ein isoliertes occipitales Segment bei Ansicht von oben (und hinten) abgebildet. Das Basisphenoid und die Prootica waren auch damit verwachsen, wie CASE (1907A, p. 98) in seiner Beschreibung ausdrücklich hervorgehoben hat.

1) Ich habe sie früher (1910A, 1912) mit BAUR und CASE zu den diapsiden Reptilien gerechnet.

2) Ich bin Herrn Prof. CASE für freundliche briefliche Auskunft sehr verbunden.



Das maxillare Segment bildete gleichfalls ein festes Ganze; Pterygoid, Epipterygoid und Quadratbein waren untereinander unbeweglich verbunden (Fig. F, S. 551) und auch der Zusammenhang der Quadratbeine mit den temporalen Deckknochen war ausgedehnt und fest. Der einzige Jochbogen war ziemlich massiv (CASE, 1910B, tab. 15); Biegungen im Schädeldache dürften ausgeschlossen gewesen sein.

Die Verbindung der beiden Schädelsegmente zeigte nun auch, soweit ersichtlich, dieselben Verhältnisse wie am metakinetischen

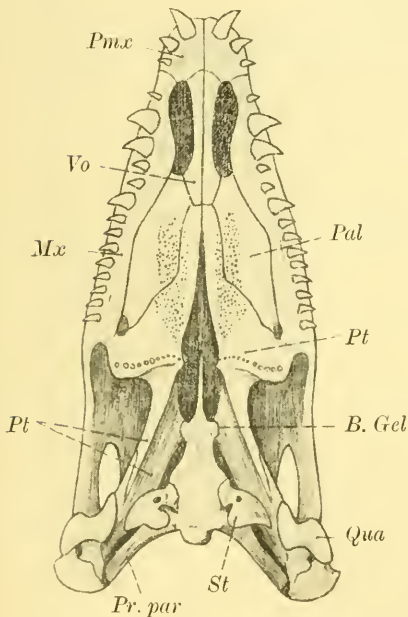
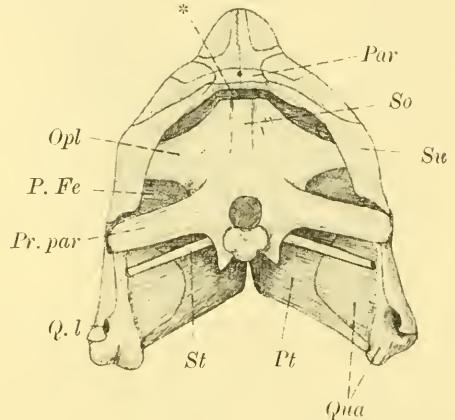
Fig. S<sup>2</sup>.Fig. T<sup>2</sup>.

Fig. S<sup>2</sup>. Munddach von *Dimetrodon* (nach BROOM, 1910, Textfig. 20, p. 227, geändert nach CASE, 1907A, 1910B und briefliche Mitteilungen). Verkleinert. *B. Gel* Basipterygoidgelenk. *Mx* Maxillare. *Pal* Palatinum. *Pmx* Prämaxillare. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *St* Stapes (Lage nach Mitteilung von CASE nicht ganz richtig). *Vo* Vomer.

Fig. T<sup>2</sup>. Hintere Schädelansicht von *Dimetrodon gigas*, Rekonstruktion (nach CASE, 1907A, tab. 19 fig. 3). ca. 1:5. *Opl* Occipitalplatte. *P. Fe* posttemporales Fenster. *Par* Parietale. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Q. l* Quadratloch. *Qua* Quadratbein. *So* Supraoccipitale. *St* Stapes. *Su* Supratemporale. \* Raum zwischen Schädeldach und Supraoccipitale; derselbe ist viel zu breit angegeben.

Schädel. Der Gaumen war vom kinetischen Typus, mit Basipterygoidegelenk (Fig. S<sup>2</sup> und Fig. U, S. 565); eine andere Verbindung der Pterygoide mit dem occipitalen Segment fehlte.<sup>1)</sup> Die Processus parotici waren ohne Bildung einer festen Naht, soweit ersichtlich ziemlich locker mit den temporalen Deckknochen und den Quadratbeinen verbunden, wie aus dieser Verbindung losgelöste Processus parotici zeigen; der Zusammenhang war sicher nicht fester als beim Eidechschädel.<sup>2)</sup>

Die Hirnkapsel hatte nach vorn vom Prooticum keine knöcherne Wandung mehr, und die Epipterygoide stiegen zu den Parietalia empor, soweit ersichtlich ohne Verbindung mit der hier nicht knöchernen Seitenwandung der Hirnkapsel. Die Verbindung des Supraoccipitale mit dem Schädeldache war keine feste Nahtverbindung, wie aus der Beschaffenheit des oberen Randes des Supraoccipitale hervorgeht; dieser Rand lag der Unterseite des Schädeldaches nur an, und vermutlich lag zwischen beiden Knorpel oder ziemlich reichliches Bindegewebe; die in Figur T<sup>2</sup> abgebildete erhebliche Lücke zwischen beiden ist sicher zu breit angegeben, aber auch die neuerdings von CASE (1910B, Textfig. 4, p. 193) abgebildete, feste und ausgedehnte Berührung von Supraoccipitale und Schädeldach dürfte, nach brieflicher Mitteilung von CASE, nicht ganz zutreffend sein. Auch bei dem in Fig. K<sup>1</sup>, S. 590 abgebildeten Hinterhaupt weist die obere Kontur der Knochen nur auf eine wenig ausgedehnte Berührung des Supraoccipitale mit dem Schädeldache hin.

Es sind also Andeutungen einer hinteren Beugungslinie vorhanden und in allen bis jetzt besprochenen Punkten stimmt der Schädel von *Dimetrodon* mit einem primitiven, metakinetischen Schädel überein. Doch zeigt er zwei Besonderheiten, die einen metakinetischen Zustand beeinträchtigen können. Erstens ist das Hinterhaupt zu einer Occipitalplatte verbreitert, indem jederseits vom Supraoccipitale eine Knochenplatte liegt, die mit ihrem Rande das Schädeldach erreichen dürfte (Fig. T<sup>2</sup> und Fig. K<sup>1</sup>, S. 590 *Opl*); doch ist der Rand dieser Platte einfach gerundet, und seine Verbindung mit dem Schädeldache war demnach nicht sehr fest und dürfte

1) Nach BROOM's Figur (1910, Textfig. 20, p. 227) waren die Pterygoide mit den Ohrkapseln verwachsen; dies ist aber sicher nicht der Fall gewesen.

2) Die von BROOM in seiner Figur (1910, Textfig. 20, p. 227) gezeichnete ausgedehnte Verwachsung der Processus parotici mit den Quadratbeinen war nicht vorhanden.

kaum einen metakinetischen Zustand verhindert haben. Wichtiger ist das Auftreten einer Verknöcherung im Septum interorbitale: eines Ethmoids, welches das Schädeldach (die Frontalia) mit dem Rostrum des Basisphenoids verbindet und so einen kontinuierlichen Zusammenhang der beiden Schädelsegmente herstellt (Fig. U<sup>2</sup> *Si*). Soweit ersichtlich, muß diese Verknöcherung des Septum interorbitale Schädelbewegungen (nach metakinetischem Typus) aufgehoben oder doch sehr eingeschränkt haben. Wenn aber also der Schädel von

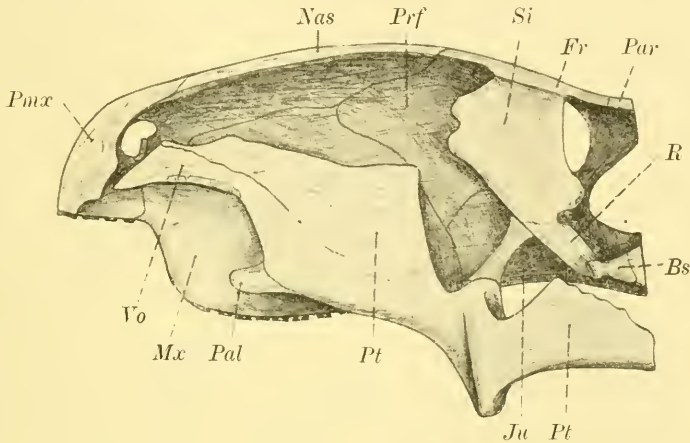


Fig. U<sup>2</sup>.

Längsschnitt durch den Schädel von *Dimetrodon gigas*, Rekonstruktion, ohne Hinterhaupt (nach CASE, 1907A, tab. 19 fig. 4). ca. 1:5.

*Bs* Basisphenoid. *Fr* Frontale. *Ju* Jugale. *Mx* Maxillare. *Nas* Nasale. *Pal* Palatinum. *Par* Parietale. *Pmx* Prämaxillare. *Prf* Lacrimale (GAUPP). *Pt* Pterygoid. *R* Rostrum sphenoidale. *Si* Verknöcherung im Septum interorbitale (Ethmoid). *Vo* Vomer.

*Dimetrodon* anscheinend schon akinetisch war, so war er dies doch nur infolge einer ganz speziellen Neubildung, nämlich des z. T. knöchernen Septum interorbitale; bei den Stammformen von *Dimetrodon* aber, vielleicht schon bei primitiveren Pelycosauriern, denen dieses Septum (und die Occipitalplatte) noch fehlte, war der Bau des Schädels so ganz dem metakinetischen Zustande angepaßt, daß man diesen Zustand als wirklich vorhanden annehmen muß, ebenso wie wir es für die direkten Stammformen von *Sphenodon* auch tun müssen.

Leider kennen wir den Schädel der primitiveren Pelycosaurier, der Poliosauriden, recht ungenügend; auch der Schädel von *Varano-*

*saurus* im Münchener Museum gibt uns keinen Aufschluß über Vorhandensein oder Fehlen einer Occipitalplatte und einer Verknöcherung im Septum interorbitale.

Der Schädel des abweichenden Pelycosauriers *Edaphosaurus* ist gleichfalls zu schlecht erhalten, besonders im Hinterhaupte, um Aufschluß über den Zustand des Schädels, ob kinetisch oder akinetisch, geben zu können. Vermutlich war keine Occipitalplatte vorhanden, und die posttemporalen Fenster waren groß; die Processus parotici dürften gut entwickelt und mit den temporalen Deckknochen und dem oberen Ende der Quadratbeine verbunden gewesen sein.<sup>1)</sup> Das Munddach könnte vom kinetischen Typus gewesen sein, so wie es BROOM

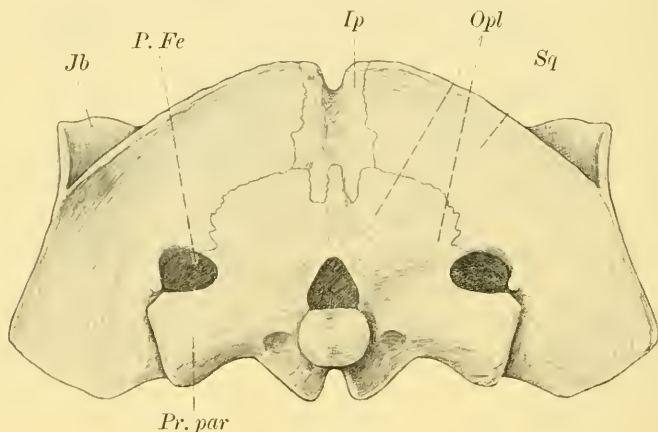


Fig. V<sup>2</sup>.

Hintere Schädelansicht von *Lycosaurus*, einem Anomodontier. Rekonstruktion. Zugrunde gelegt ist der Schädel von *L. microtrema* im Britischen Museum (Kat. No. R 868); auch die fig. 1, tab. 11 von SEELEY (1890) wurde benutzt.

*Ip* Interparietale. *Jb* Jochbogen. *Opl* Occipitalplatte. *P. Fe* posttemporales Fenster. *Pr. par* Processus paroticus. *Sq* Squamosum.

(1910, Textfig. 18, p. 224) abbildet, doch ist meiner Ansicht nach das Munddach so ungenügend erhalten, daß verschiedenes mehr auf Vermutung wie auf Beobachtung beruhen muß. Ob Basipterygoidgelenke und Fortsätze vorhanden waren, ist nicht zu entscheiden. Über eine Verknöcherung im Septum interorbitale (Ethmoid) ist nichts bekannt.

1) Ich konnte das einzige Original in der COPE-Sammlung (New York, Amer. Mus. Nat. Hist.) vergleichen; das Hinterhaupt dürfte vom normalen Zustande viel weniger verschieden gewesen sein als es CASE (1906, Textfig. 4, p. 22 und 1907A, Textfig. 69, p. 153) abgebildet hat.



## 2. Ordnung. *Anomodontia* s. l. (Therocephalia, Theriodontia, Dicynodontia).

Der Schädel aller hierher gehörigen Formen war, soweit bekannt, akinetisch. Dieser Zustand wird vor allem erreicht durch eine sehr typische Umbildung des Hinterhauptes. Es hat eine Verbreiterung des oberen Teiles der Occipitalregion zu einer beträchtlichen Occipitalplatte stattgefunden, wodurch die posttemporalen Fenster nach der Seite verdrängt und entweder in der Form eines Temporalkanals erhalten (Fig. V<sup>2</sup>) oder ganz geschlossen worden sind. Daß dieser Temporalkanal ein Rest des posttemporalen Fensters ist, geht aus seiner Lage dorsal von den Enden der bisweilen noch deutlich erkennbaren Processus parotici hervor. Sehr deutlich ist dies bei *Lycosaurus declive* (Brit. Mus., Kat. No. 36221) und *microtrema* (Brit. Mus., Kat. No. R 868), beide Dicynodontier, und bei *Cynognathus*, einem Theriodontier (vgl. SEELEY, 1890, tab. 11, fig. 1 und 1895, Textfig. 26, p. 130). Auch bei einem Schädel von *Cistecephalus microrhinus* (Brit. Mus., Kat. No. 47071; vgl. OWEN, 1876, tab. 69 fig. 7—10, 12) finde ich jederseits eine regelmäßig umrandete, rundliche Öffnung, die einem posttemporalen Fenster entsprechen muß<sup>1)</sup>; bei anderen Schädeln von *Cistecephalus* scheinen diese Fenster zu fehlen.

Auch bei den *Endothiodontia*, einer abweichenden Familie der Dicynodontier, bildet BROOM (1905A, tab. 12 fig. 4) eine große Occipitalplatte und noch erkennbare Processus parotici ab; ein posttemporales Fenster fehlt.

Das posttemporale Fenster der *Anomodontia* entspricht wohl sicher dem Temporalkanal der Monotremen, der schon als Rest dieses Fensters der Reptilien gedeutet wurde (vgl. VAN BENMELEN, 1901, p. 772; GAUPP, 1908, p. 739, 778). Der Kanal zieht dorsal über der Ohrgegend zur Temporalgrube. Beziehungen zum Gehörorgan, wie sie bei den Anomodontieren vermutet worden sind, bestehen wohl sicher nicht.

Die Occipitalplatte legt sich mit ihrem Außenrande dem Schädeldache eng an; bei den mehr differenzierten Formen kommt es dabei zu einer zackigen Nahtverbindung (Fig. V<sup>2</sup>), die anderen

1) In LYDEKKER's Figur (1888—1890, Vol. 4, Textfig. 12, p. 45) dieses Stückes sind die posttemporalen Fenster nicht so regelmäßig dargestellt wie sie im Original sind.

noch abgeht (SEELEY, 1890, tab. 10 fig. 1—2); eine hintere Beugungslinie fehlte.

Veranlassung zur Bildung der Occipitalplatte gab wahrscheinlich das Bedürfnis, dem Musculus temporalis eine feste, ausgedehnte Ursprungsfläche zu geben; die Seitenteile der Platte springen bei den Anomodontiern seitlich von der Hirnkapsel vor.

Über das Hinterhaupt der *Therocephalia* habe ich keine Angaben finden können; es dürfte eine Occipitalplatte wohl schon vorhanden gewesen sein, wenn auch in unvollkommener Form, denn den Anfang der Bildung dieser Platte zeigen ja schon die Pelycosaurier (vgl. S. 662).

Die kleine Hirnkapsel der Anomodontier hatte, soweit bekannt, seitlich ganz knöcherne Wandungen, nach vorn blieb aber eine größere Lücke (vgl. Fig. E<sup>1</sup>, S. 582 und SEELEY, 1890, Textfig. 1, p. 222). Nach BROOM (1903 C, p. 4) waren bei *Lystrosaurus* Fortsätze der Parietalia beteiligt an der Bildung der Seitenwandung der Hirnkapsel.

Eine Verknöcherung des Septum interorbitale ist bekannt. SEELEY (1895, p. 77) beschrieb sie von *Cynognathus*, wo ich sie bei *C. crateronotus* (Brit. Mus., Kat. No. R. 2571) finde. Bekannt ist diese Verknöcherung auch von *Lystrosaurus*, wo sie mit ihrem unteren Rande in feste Verbindung mit dem sphenoidalen Rostrum tritt, während ihr oberer Rand sich mit den Frontalia verbindet (vgl. Fig. E<sup>1</sup> Si, S. 582 und BROOM, 1904, tab. 4 fig. 5). Diese Verknöcherung des Septum interorbitale ist ganz ähnlich der von *Dimetrodon* bekannten (vgl. Fig. U<sup>2</sup>, S. 663). BROOM und CASE bezeichnen dieselbe als Ethmoid und sie entspricht auch ihrer Lage nach dem allerdings anders gestalteten und in Beziehung zur Hirnkapsel getretenen Ethmoid der Säuger.

Das Munddach der Anomodontier ist nicht mehr vom kinetischen Typus. Die Pterygoide sind mit der Basis der Hirnkapsel verwachsen, wobei sich vielfach die Grenzen der Knochen nicht feststellen lassen. Dabei bleibt das Basisphenoid entweder sichtbar (*Gomphognathus*, ein Theriodontier, Fig. M, S. 559) oder es wird von den Pterygoiden bedeckt (bei den Dicynodontiern; SEELEY, 1890, Textfigur 3, p. 246; NEWTON, 1894A; BROOM, 1901A, tab. 25 fig. 1; JAEKEL, 1906, Textfig. 20, p. 31) und bei (einem Teil der) *Therocephalia*, wie in Fig. W<sup>2</sup> ersichtlich. Von *Esoterodon* (Endothiodontier, eine Familie der Dicynodontier) hat BROOM (1905A, tab. 13 fig. 16) eine Figur des Munddachs gegeben, die eine viel weniger aus-

gedehnte Verwachsung der Pterygoide mit dem Basisphenoid zeigt als andere Dicynodontier; wahrscheinlich war hier das Basisphenoid nur erst sehr wenig von den Pterygoiden bedeckt. Bisweilen, sowohl bei *Dicynodontia* wie *Therocephalia*, sind Reste des Deckenspaltes (Fig. W<sup>2</sup> *ipt. S*) vorhanden und erinnern noch an primitive Zustände.

Das Eipterygoid kennen wir von einigen wenigen Stücken. Bei *Lystrosaurus* ist es ein dünner Knochenstab, der vom Pterygoid zum Parietale emporsteigt (Fig. E<sup>1</sup> *Ept*; vgl. BROOM, 1903C, p. 4, tab. 1 fig. 3), ohne mit der Wandung der Hirnkapsel in Verbindung zu treten; es ist hier also der primitive Zustand erhalten. Ähnlich war anscheinend das Eipterygoid bei *Dicynodon*, nur war es verbreitert, so daß es den membranösen Teil der Hirnkapselwandung teilweise verdeckte (SEELEY, 1890, Textfig. 1, p. 222).

Die *Therocephalia* sind wohl die primitivsten, uns bekannten Anomodontier, wie besonders am Munddach deutlich erkennbar ist (Mangel eines sekundären Gaumens, Vorhandensein der Transversa usw.; vgl. BROOM, 1903E, p. 149). Leider sind wir über die uns besonders interessierenden Punkte im Bau des Therocephalierschädels noch sehr schlecht unterrichtet. Aber eine Verwachsung der Pterygoide mit dem Basisphenoid war doch schon vorhanden (Fig. W<sup>2</sup>), so daß der Schädel bereits akinetisch

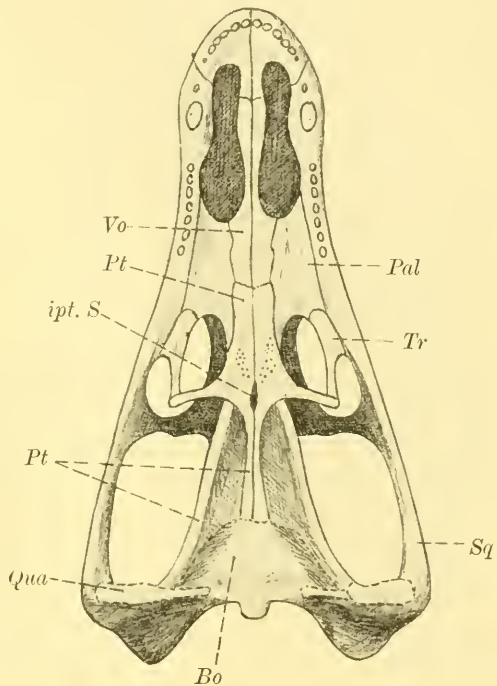


Fig. W<sup>2</sup>.

Munddach von *Scylacosaurus*, einem Therocephalier (nach BROOM, 1910, Textfig. 6, p. 209). 1:2.  
*Bo* Basioccipitale. *ipt. S* interpterygoidaler Spalt (Deckenspalt). *Pal* Palatinum. *Pt* Pterygoid.  
*Qua* Quadratbein. *Sq* Squamosum. *Tr* Transversum.  
*Vo* Vomer.

war. Ob Reste von Basipterygoidfortsätzen vorhanden waren, ist unbekannt.

Der Schädel der Anomodontier war also akinetisch und zwar wurde dieser Zustand erreicht durch eine Verwachsung der Pterygoide mit dem Basisphenoid, durch die Bildung der sehr typischen Occipitalplatte und eines Ethmoids. In den beiden letzteren Punkten zeigt der Anomodontierschädel auffallende Übereinstimmung mit dem Schädel des Pelycosauriers *Dimetrodon*, wodurch die alte, neuerdings wieder durch BROOM (1910) vertretene Ansicht von der Verwandtschaft dieser Formen eine Bestätigung findet.

So zeigt sich, daß die von den Theromora gebildete Entwicklungsreihe der Reptilien an ihrer Wurzel Formen aufweist, die Pelycosaurier, deren Schädel noch nach dem metakinetischen Typus gebaut war, während erst die mehr spezialisierten und geologisch jüngeren Formen, die Anomodontier, den typischen akinetischen Schädel aufwiesen.

Auch in dieser Formenreihe geht der Verlust der Schädelbewegungen zusammen mit Spezialisierung des Gebisses und Größenzunahme der Tiere, woraus mit Sicherheit auf Änderung der Nahrung geschlossen werden kann. Die Tiere wurden Raubtiere, bei denen sowohl die Nahrung als die Art der Erbeutung anders waren als bei den von Arthropoden und Würmer lebenden Stammformen der Reptilien. Hierin lag wohl der Grund, daß die Schädelbewegungen aufgegeben wurden.

## 8. Sauropterygia.

### 1. Ordnung. Nothosauria.

Der Schädel der Nothosaurier ist erheblich umgebildet (vgl. v. MEYER, 1847—1855, KOKEN, 1893, JAEKEL, 1905).<sup>1)</sup>

Das Hinterhaupt ist geschlossen, d. h. die Parietalia und Squamosa sind mit dem oberen Rande der Processus parotici, unter Schwund der posttemporalen Fenster, in feste Nahtverbindung getreten. Da der Schädel recht niedrig ist, und die Processus parotici nicht, wie bei den Anomodontiern (vgl. S. 665), ventralwärts verschoben sind, kommt es nicht zur Bildung einer ähnlichen Occipitalplatte. Die Processus parotici verlieren ihre Selbständigkeit.

1) Ich konnte Schädel von *Nothosaurus mirabilis* und *N. paroticus* in der Sammlung der Senckenbergischen Naturf. Gesellschaft zu Frankfurt a. M. vergleichen.



Die Hirnkapsel ist fest; ihre knöchernen Seitenwandung erstreckt sich bis weit nach vorn, und daran schließt sich ein knöchernes Septum interorbitale an. Eine etwaige Lücke wird von den Epipterygoiden verdeckt. Das Epipterygoid ist bei *Nothosaurus mirabilis*<sup>1)</sup> eine an beiden Enden verbreitete Platte, deren obere und untere Grenze sich nicht erkennen lassen; es ist unsicher, ob dasselbe bei dieser Art das Parietale erreicht. Ähnlich ist das Epipterygoid bei *N. marchicus* (KOKEN, 1893, Textfig. 3A. p. 355); dagegen ist es bei *N. latifrons* (vgl. Fig. F<sup>1</sup>, S. 582) von der ursprünglichen runden Stabform. Bei beiden letzteren Arten stieg nach KOKEN das Epipterygoid bis zum Parietale empor.

Die Knochen des Gaumens bilden eine geschlossene Knochenplatte, die sich ganz hinten gegen den vorderen Rand der Tubercula spleno-occipitalia legt; von

einem Deckenspalt ist bei *Nothosaurus* nichts mehr zu finden. Soweit ersichtlich, stehen die Pterygoide in sehr fester Verbindung mit der Basis der Hirnkapsel. Von Basispterygoidfortsätzen ist nichts bekannt; vermutlich waren sie ganz rudimentär oder fehlten vollständig.

Soweit bekannt, zeigt der Schädel anderer Nothosaurier wie

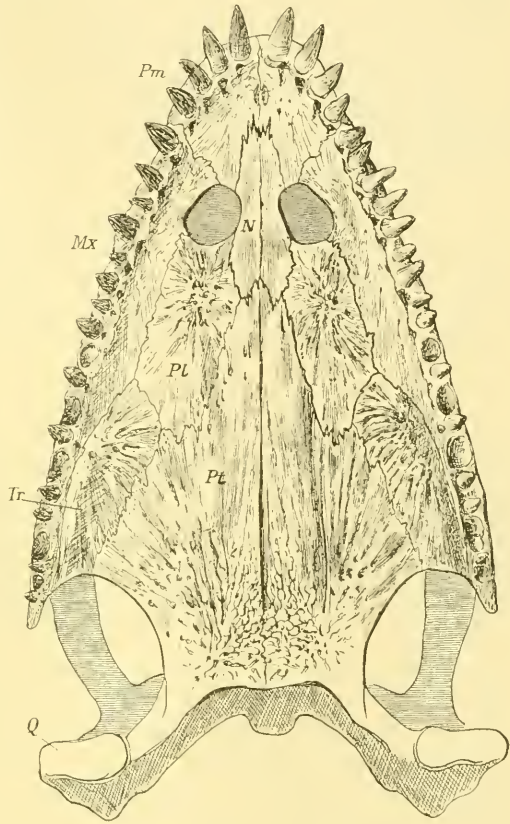


Fig. X<sup>2</sup>. Munddach von *Simosaurus gaillardoti* (nach JAEKEL, 1905, Textfig. 6, p. 77. Der hintere Teil des Schädels ist ergänzt. Verkleinert. ~ *Mx* Maxillare. *N* Vomer. *Pl* Palatinum. *Pm* Prämaxillare. *Pt* Pterygoide. *Q* Quadratbein. *Tr* Transversum.

1) Siehe vor. Seite Anm. 1.

*Lariosaurus* und *Simosaurus* (Fig. X<sup>2</sup>) usw. einen ähnlichen Bau (BOULENGER, 1896; JAEKEL, 1905); nur *Pistosaurus* (H. v. MEYER, 1847—1855) ist anscheinend im Munddach anders gebaut und zeigte vielleicht im Schädel noch primitivere Verhältnisse.

Der Schädel der Nothosaurier ist also akinetisch und von sehr festem Bau. Die Umbildung erinnert weder im Hinterhaupte noch im Gaumen an die Anomodontier und wurde offenbar unabhängig von ihnen erworben.

Die Nothosaurier waren mittelgroße bis ziemlich kleine Bewohner des Meeresufers, von vermutlich amphibischer Lebensweise. Ihre Nahrung war also wohl sicher nicht mehr die ursprüngliche, aus Arthropoden und Würmern bestehende. Demnach geht auch hier eine Änderung der Nahrung mit dem Verluste der Schädelbewegungen zusammen.

## 2. Ordnung. Plesiosauria.

Der Schädel der Plesiosaurier war akinetisch, aber er entfernte sich viel weniger weit vom primitiven metakinetischen Typus als der Nothosaurierschädel. Die Ähnlichkeit mit dem metakinetischen Schädeltypus war besonders am Hinterhaupt vorhanden (Fig. Y<sup>2</sup>). Das occipitale Schädelsegment hing nur durch den oberen Rand des Supraoccipitale und durch die Enden der Processus parotici mit dem Schädeldache zusammen, und die Verbindung war zudem, soweit ersichtlich, keine feste. Der obere Rand des Supraoccipitale legte sich mit ebenem, etwas rauhem Rande der Unterseite der Parietalia an, die eine gleichgestaltete Facette für diese Verbindung aufweisen (*Muraenosaurus*, ANDREWS, 1910, p. 84 und tab. 9 fig. 1, 2); zu einer zackigen Nahtverbindung kam es hier, jedenfalls bei einigen Formen, sicher nicht. Die Prootica waren mit den Parietalia nur durch Bindegewebe oder Knorpel verbunden.

Das Ende der Processus parotici dürfte mit dem Squamosum oder Quadratbein nicht fest vereinigt gewesen sein. So waren bei *Cryptocleidus oxoniensis* (Brit. Museum. Kat. No. R. 2860) diese Fortsätze so kurz, daß sie schon in einiger Entfernung von Squamosum und Quadratbein frei endigten; offenbar war im Leben ein knorpeliger Endabschnitt vorhanden, wodurch sie bis zu den genannten Knochen verlängert wurden, aber dabei ist ein fester Zusammenhang ausgeschlossen. Bei *Plesiosaurus macrocephalus* (Brit. Mus., Kat. No. 49202) erreichten die Processus parotici zwar die Quadratbeine, doch fehlte eine Verwachsung; bei *Pl. dolichodeirus* (Brit. Mus., Kat. No. 39490, abgebildet bei OWEN, 1865, tab. 3 fig. 1) sind diese Fortsätze ver-

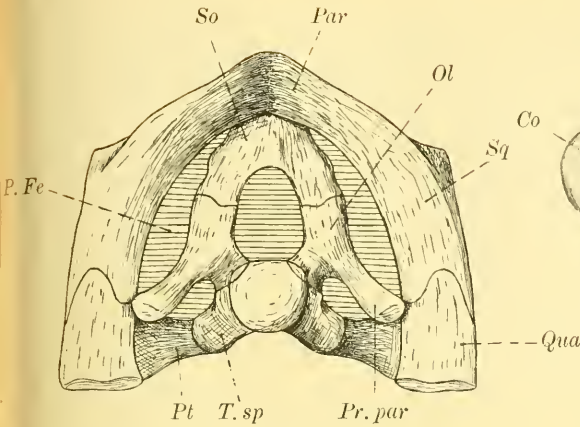
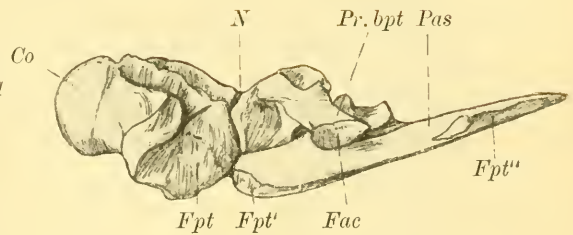
Fig. Y<sup>2</sup>.Fig. Z<sup>2</sup>.

Fig. Y<sup>2</sup>. Hinterhaupt eines Plesiosauriers. Schema. (Zugrunde gelegt wurden ANDREWS, 1910, tab. 9 fig. 1a und WILLISTON, 1903, Textfig. 3, p. 27.) *Ol* Occipitale laterale. *P. Fe* posttemporales Fenster. *Par* Parietale. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *So* Supraoccipitale. *Sq* Squamosum. *T. sp* Tuberculum spheenooccipitale.

Fig. Z<sup>2</sup>. Schädelbasis von *Tricleidus*, Seitenansicht (nach ANDREWS, 1910, Textfig. 73B, p. 151). 4:5. *Co* Hinterhauptscndylus. *Fac* Facette am Ende des Basisptyergoidfortsatzes (zur Verbindung mit dem Pterygoid?). *Fpt*, *Fpt'*, *Fpt''* Facetten für das Pterygoid. *N* Naht zwischen Basisoccipitale und Basisphenoid. *Pas* Parasphenoid. *Pr. bpt* Processus basiptyergoidens?

schoben und ragen frei vor ohne eine Spur von Bruch aufzuweisen. Nirgends fand ich (am Material des Britischen Museums) eine feste Verwachsung an dieser Stelle, sie war also wohl nicht vorhanden, wenn auch vielleicht die Verbindung etwas fester war als beim metakinetischen Schädelzustande, z. B. bei den Eidechsen. Soweit das Hinterhaupt in Frage kommt, könnte der Schädel der Plesiosaurier also metakinetisch sein; allerdings spricht die schwache Entwicklung der Processus parotici, die bei einem metakinetischen Zustande wichtige Stützpunkte darbieten, dagegen. Die Betrachtung des Munddaches (Fig. N, S. 559) zeigt nun auch, daß der Schädel akinetisch gewesen sein muß, denn es kommt überall zu einer ausgedehnten Anlagerung der Pterygoide an die Basis der Hirnkapsel, wodurch jede Verschiebung der Pterygoide ausgeschlossen ist (vgl. ANDREWS, 1895, p. 248; 1896, p. 246; 1897, p. 177; 1910; WILLISTON, 1903; 1908B, p. 716; E. FRAAS, 1910, p. 126). An isolierten Knochen der Hirnschädelbasis sieht man sehr deutlich die Flächen, an die sich die Pterygoide legten (Fig. Z<sup>2</sup>); besonders gegen die Tubercula spheenooccipitalia legten sich medial-

wärts gekehrte Verbreiterungen der Pterygoide (Fig. Z<sup>2</sup> F. pt). Wohl noch fester wurde der Zusammenhang bei denjenigen Gattungen, wo es an dieser Stelle zu einer Verwachsung der Pterygoide miteinander in der Mediane kam (*Trinacromerum*, WILLISTON, 1898B, p. 717; *Peloneustes*, ANDREWS, 1895, p. 245; *Brachauchenius*, WILLISTON, 1903, tab. 24; *Thaumatosauros*, E. FRAAS, 1910, p. 126). Weiter vorn fand noch eine Verbindung der Pterygoide mit dem occipitalen Segment statt, indem die Pterygoide sich dem Seitenrande des meist recht kräftigen Parasphenoids anlegten (Fig. Z<sup>2</sup> Fpt' und Fpt''). Bei *Plesiosaurus macrocephalus* hat sich das Parasphenoid so weit verbreitert, daß es die Ventralfläche der Pterygoide etwas verdeckt (Fig. N, S. 559; vgl. VERSLUYS, 1909, p. 290).

Die Pterygoide bedecken die Basipterygoidregion, und es läßt sich daher meistens nicht feststellen, ob noch Basipterygoidfortsätze vorhanden waren oder nicht. Bei *Muraenosaurus* und *Tricleidus* scheinen sie aber vorhanden gewesen zu sein; bei ersterem fand ich links einen ventralwärts gekehrten Fortsatz des Basisphenoids, etwas länger als dick, dessen Ende wie eine Gelenkfacette gestaltet war. Vermutlich ist das betreffende Stück (es war damals noch nicht katalogisiert) von ANDREWS, 1910, tab. 3 fig. 1 abgebildet; man sieht in den Figuren den Fortsatz sehr deutlich. Einen durchaus ähnlichen Fortsatz hat ANDREWS von *Tricleidus* abgebildet (vgl. meine Fig. Z<sup>2</sup>). Diese Fortsätze weisen, wenn ihre Deutung richtig ist, darauf hin, daß das akinetische Munddach der Plesiosaurier aus einem kinetischen hervorging.

Zu einer wirklichen Verwachsung der Pterygoide mit der Schädelbasis unter Bildung zackiger Naht kam es jedenfalls bei einem Teil der Plesiosaurier nicht.

Das Epipterygoid ist bekannt von *Plesiosaurus macrocephalus* (Brit. Mus., No. 49202); es ging vom Pterygoid zum Parietale, anscheinend ohne mit der Seitenwandung der Hirnkapsel verbunden zu sein (Fig. G<sup>1</sup>, S. 582). WILLISTON (1903, p. 22) erwähnt ähnliche Epipterygoide von *Dolichorhynchops*.

Die Wandung der Hirnkapsel war nach vorn von den Ohrkapseln nicht verknöchert. Auch das Septum interorbitale verknöcherte nicht, so daß das Schädeldach hinten nur vom Supraoccipitale und weiter vorn von den Epipterygoiden getragen wurde.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, daß am Schädel der Plesiosaurier das maxillare und occipitale Segment recht gut unterschieden



werden können und daß nur an der Schädelbasis eine festere Verbindung der beiden Segmente stattgefunden hatte, wodurch der Schädel akinetisch wurde. Die Knochen des occipitalen Segments trennten sich leicht voneinander, wohl weil in ihren Verbindungen viel Knorpel erhalten war, und so tritt dieses Segment nicht so deutlich hervor als z. B. bei Eidechsen; darin dürfte aber wohl der Einfluß des Meereslebens, welches eine Verzögerung der Verknöcherung herbeizuführen scheint, und kein primitiver Zustand zu sehen sein (bei den Ichthyosauriern finden wir dasselbe).

Plesiosaurier und Ichthyosaurier besitzen im Schädel, soweit er uns hier interessiert, eine auffallende Ähnlichkeit. Zum Teil liegt das daran, daß die Umbildungen des Schädels bei beiden Ordnungen nur geringe sind, aber es kommt dies auch daher, daß die Umbildung in annähernd derselben Weise erfolgte. Sie besteht bei beiden in einer Anlagerung der hinten verbreiterten Pterygoide an der Schädelbasis, besonders am Tuberculum sphenoccipitale. Die relativ schwache Ausbildung der Processus parotici ist beiden gemeinsam; sie war eben möglich durch die Befestigung des maxillaren Segments durch die Pterygoide an der Schädelbasis. Als Unterschied ist allerdings hervorzuheben, daß die Pterygoide bei den Plesiosauriern mit dem parasphenoidalen Rostrum in Verbindung treten, während letzteres bei Ichthyosauriern immer ganz frei in der Tiefe des langen Deckenspaltes liegt (Fig. Q<sup>2</sup>, S. 656). Dies ist aber auch das einzige Zeichen, woran man erkennen kann, daß die Konsolidierung des Schädels bei den beiden Ordnungen unabhängig voneinander stattgefunden hat, was ja ganz sicher der Fall war. Dieselbe Anpassung an das Meeresleben führte zu beinahe derselben Umbildung des Schädels.

Es ist auffallend, daß die im übrigen viel primitiveren und auf die Trias beschränkten Nothosaurier einen viel weiter umgebildeten Schädel besaßen als die bis in die Kreide reichenden Plesiosaurier. Besonders das Hinterhaupt der Nothosaurier zeigt eine weitgehende Umbildung, wobei die kräftigen Processus parotici, die allerdings ihre Selbständigkeit verloren, in ausgedehnte Verwachsung mit dem Squamosum traten (S. 668). Das Hinterhaupt der Plesiosaurier blieb dagegen primitiv, aber mit ziemlich schwach ausgebildeten Processus parotici. Dies weist auf eine sehr frühe Abtrennung der Plesiosaurier von den Nothosauriern hin, als der Schädel bei diesen Tieren noch erst am Anfang seiner Umbildung stand. Bei den Plesiosauriern hat dann nur noch eine sehr

langsame Umbildung des Schädels stattgefunden. Und dies ist vielleicht mit dem Leben im Meere in Verbindung zu bringen<sup>1)</sup>, welches hemmend auf die Bildung eines festen, knöchernen Schädels zu wirken scheint. Man findet nämlich bei Ichthysauriern (S. 659) ein ähnliches Stehenbleiben des Schädels auf primitiver Stufe; und die Verknöcherung des Skelets schreitet allgemein bei Meeresreptilien langsam fort, so daß viel Knorpel erhalten bleibt (z. B. bei *Dermochelys*, NICK, 1912).

### 9. Chelonia.

Die Schildkröten besitzen einen sehr festen, akinetischen Schädel. Das Quadratbein ist durch ausgedehnte, zackige Naht mit dem Processus paroticus (Opisthoticum) und dem Prooticum verbunden. Das Pterygoid legt sich ebenso fest der Seitenfläche des Basisphenoids und dem damit verwachsenen Parasphenoid an. Das Dach der Hirnkapsel (die Parietalia) tritt in ziemlich ausgedehnte, meist als feste Naht ausgebildete, Verbindung mit dem Supraoccipitale, meist auch mit dem Prooticum. Noch fester wird der Schädelbau durch die Parietalpfeiler, jene von den Parietalia ventralwärts ziehende Fortsätze, die sich unten, unter Beteiligung der Epipterygoide, mit den Pterygoiden unbeweglich durch zackige Naht verbinden. Diese Parietalpfeiler sind typisch für den Schildkrötenschädel; wo sie schwach entwickelt sind oder gar fehlen (*Dermochelys*), liegt Rückbildung vor (VAN BEMMELEN, 1896, p. 283; NICK, 1912, p. 46). Diese Pfeiler verdecken die ursprüngliche knorpelig-bindegewebige vordere Wand der Hirnkapsel und ersetzen sie, so daß eine größtenteils knöcherne Hirnkapsel zustande kommt. Die Lage der Pfeiler nach außen von der ursprünglichen Wandung der Hirnkapsel (GAUPP, 1902, p. 179) und die Beteiligung der Parietalia an ihrer Bildung beweisen, daß bei den Stammformen der Schildkröten die Epipterygoide zu den Parietalia emporstiegen, wie wir es als primitiven Zustand der Reptilien angenommen haben (vgl. S. 583).

So zeichnet sich der Schildkrötenschädel durch einen sehr festen Bau aus; die ursprüngliche Teilung des Schädels in occipitales und maxillares Segment ist verschwunden. Von dem kinetischen Typus des primitiven Munddaches ist nichts übrig geblieben; von Basipterygoidfortsätzen sind bei erwachsenen Schildkröten keine sicheren

1) Die Nothosaurier waren mehr oder weniger amphibische Tiere, Bewohner der Küsten des Meeres, keine reinen Meeresbewohner.

Reste zu finden, während Andeutungen davon bei Embryonen beschrieben worden sind (GAUPP, 1910, p. 413; KUNKEL, 1911, p. 360; vgl. auch NICK, 1912, p. 106).

Allerdings geht die Umbildung nicht bei allen Schildkröten gleichweit; besonders bei den Meeresschildkröten findet man in einiger Hinsicht noch primitivere Verhältnisse. So ist bei *Dermochelys* die ursprüngliche Dolchform des parasphenoidalen Rostrums, trotz der Verwachsung mit den Pterygoiden, noch erkennbar (VERSLUYS, 1909; NICK, 1912, p. 33). Weiter ist zu erwähnen, daß sowohl bei *Dermochelys* wie bei Cheloniiden der obere Rand des Supraoccipitale sich in dem recht gut erhaltenen, knorpiligen Dache des Primordialcraniums fortsetzt und sich der unteren Fläche der Parietalia nur anlegt, ohne damit in engere Verbindung zu treten (eine feste Nahtverbindung des Supraoccipitale mit den Parietalia kommt an anderen Stellen zustande, besonders in der von beiden gemeinsam gebildeten Crista). Dieses Verhalten muß mit dem Auftreten einer hinteren Beugungslinie bei den primitiven Reptilien in Beziehung gebracht werden. Auch sind bei den Meeresschildkröten die Processus parotici noch gut erkennbar und mit vorspringender Endfläche versehen, während sie bei den übrigen Schildkröten verkürzt sind und die Endflächen nicht mehr vorspringen (vgl. NICK, 1912, p. 185, Fußnote). Es ist interessant, daß es der Schädel der meeresbewohnenden *Dermochelys* und Cheloniiden ist, welcher unter allen lebenden Schildkröten die geringsten Umbildungen aufweist. Es bestätigt dies die bei den Plesiosauriern geäußerte Vermutung, daß das Meeresleben hemmend auf die Umbildung des Schädels einwirkt.

Die Konsolidierung des Schildkrötenschädels fing offenbar mit dem Munddach an; erst später, nachdem die Meeresschildkröten sich schon abgetrennt hatten, erfolgte auch eine erhebliche Umbildung des Hinterhauptes. Die Umbildung des Schädels ist durchaus verschieden von der der *Theromora* (S. 668), denn sowohl die Occipitalplatte wie das Ethmoid der letzteren fehlen den Schildkröten, und sie hat also sicher unabhängig von der Konsolidierung des Theromorenschädels stattgefunden. Für die Placodontier dürfte dies auch zutreffen (vgl. weiter unten bei diesen). Eine gewisse Übereinstimmung, die mit einem gemeinsamen Anfange der Konsolidierung in Zusammenhang stehen könnte, besteht zwischen Schildkröten und Sauropterygiern. Besonders die Verwachsung der Pterygoide mit den Seitenrändern der Hirnschädelbasis, auch des Parasphenoids,

zeigt eine Übereinstimmung mit den Plesiosauriern, die im ersten Anfange noch größer gewesen sein dürfte. Das Munddach der Schildkröten läßt sich sehr gut zurückführen auf ein Munddach, wie es die primitiven Sauropterygier gehabt haben dürften. Die Parietalpfeiler der Schildkröten sind nicht sehr verschieden vom Epipterygoid einiger Nothosaurier (*Nothosaurus mirabilis* und *N. marchicus*, vgl. S. 669), bilden also keine Schwierigkeit für diese Ableitung. Das Hinterhaupt der primitiven Sauropterygier muß einen ursprünglichen Bau aufgewiesen haben, wie er bei Plesiosauriern noch größtenteils erhalten war, und darauf kann man das Hinterhaupt der Schildkröten unschwer zurückführen (die Meeresschildkröten haben ja diesen Typus des Hinterhauptes noch größtenteils beibehalten). Doch ist die Übereinstimmung keine sehr große; die Abtrennung der Schildkröten von den primitiven Sauropterygiern müßte unter allen Umständen stattgefunden haben, als die Konsolidierung des Schädels nur erst durch Anlagerung der Pterygoide an die Schädelbasis eingeleitet worden war, und es erscheint durchaus nicht unwahrscheinlich, daß die Konsolidierung überhaupt gänzlich unabhängig stattgefunden hat und nur Konvergenz vorliegt. Eine nähere Beziehung zu den Nothosauriern ist durch den anderen Bau des Munddaches, das Auftreten eines knöchernen Septum interorbitale und einer anscheinend geschlossenen, knöchernen Schädelkapsel, sowie auch durch den Bau des Hinterhauptes bei diesen Tieren, ausgeschlossen.

Recht gut möglich bleibt es also, daß die Schildkröten ein aus sehr primitiven Formen (Cotylosauriern) selbständig hervorgegangener Zweig der Reptilien sind. Es muß aber hervorgehoben werden, daß die Diadectiden, mit welchen sie noch am ersten in Beziehung gebracht werden können (vgl. CASE, 1905. p. 155; 1911, p. 85), eine nahezu geschlossene, knöcherne Hirnkapsel und ein knöchernes Septum interorbitale aufweisen, also Differenzierungen, welche den Schildkröten nicht zukommen. Auch das Hinterhaupt war ganz anders differenziert und weniger ursprünglich als bei den primitiven Schildkröten (vgl. S. 617).

#### 10. Placodontia.

Die Verwandtschaft dieser stark spezialisierten Tiere ist noch immer unsicher und ich bespreche sie daher für sich. Neben der Literatur (besonders JAEKEL, 1902, 1907) konnte ich einige Gips-



abgüsse und ein von Herrn STRUNZ angefertigtes Modell des Schädels von *Placodus* vergleichen.<sup>1)</sup>

Das Hinterhaupt zeigt einen primitiven Bau (Fig. A<sup>3</sup>). Die posttemporalen Fenster waren gut entwickelt, auch bei *Placodus*, die Processus parotici waren dementsprechend deutlich; sie waren mäßig stark, die Enden gerundet und vorspringend, während die Vorderfläche, soweit ersichtlich, in fester Nahtverbindung mit dem Squamosum stand. Das Supraoccipitale war durch eine ziemlich ausgedehnte, zackige Naht unbeweglich mit den Parietalia verbunden; ebenso die Prootica (bei *Placodus*).

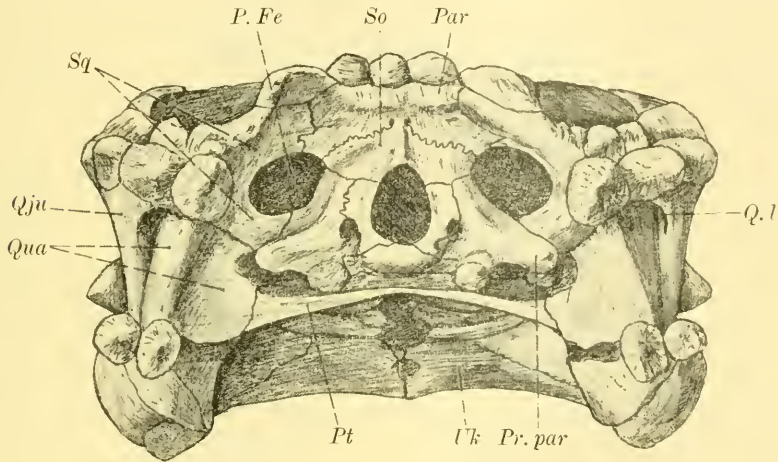


Fig. A<sup>3</sup>.

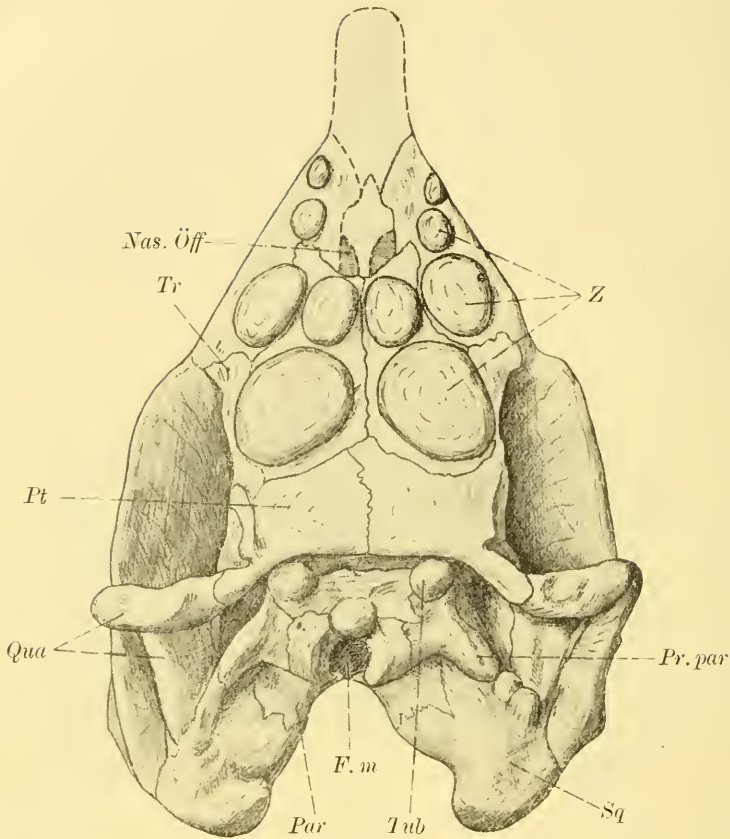
Hintere Schädelansicht von *Placochelys placodonta* (nach JAEKEL, 1907, tab. 2 fig. 1). 2:3.

*P. Fe* posttemporales Fenster. *Par* Parietale. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Q.l* Quadratloch. *Qju* Quadratojugale. *Qua* Quadratbein. *So* Supraoccipitale. *Sq* Squamosum. *Uk* Unterkiefer.

Die Hirnkapsel besaß seitlich, nach vorn vom Prooticum, noch eine selbständige, am besten als Orbitosphenoid zu bezeichnende, Verknöcherung seiner Wandung; aber weiter vorn blieb die Wand häutig oder knorplig.

Ein Epipterygoid war als kräftiger, unten nicht abgegrenzter

1) Das schöne Material der STRUNZ'schen Sammlung im Museum der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft konnte ich leider nicht vergleichen, da es ausgeliehen war; ich bin Herrn STRUNZ für mündliche Auskunft sehr verbunden.

Fig. B<sup>3</sup>.

Munddach von *Placochelys placodonta* (nach JAEKEL, 1907, tab. 3 fig. 1, vereinfacht und ergänzt nach Textfig. 48, p. 77). 2:3.

*F. m* Foramen magnum. *Nas. Öff* innere Nasenöffnung. *Par* Parietale. *Pr. par* Processus paroticus. *Pt* Pterygoid. *Qua* Quadratbein. *Sq* Squamosum. *Tr* Transversum. *Tub* Tuberculum sphenooccipitale. *Z* Zähne.

Fortsatz des Pterygoids vorhanden; unten war es breit, oben von rundlichem Querschnitt. Sein oberes Ende legte sich der Seitenwandung der Hirnkapsel dort an, wo Prooticum und Orbitosphenoid zusammenstießen; es kam wohl auch dem Parietale sehr nahe oder erreichte es. Seine Verbindung mit der Hirnkapsel war vermutlich unbeweglich, vielleicht hat eine Verwachsung mit dem Orbitosphenoid stattgefunden.

Seine große Festigkeit verdankt der Schädel aber der Ausbildung

seines Munddachs, dessen Knochen eine dicke, geschlossene Platte bilden, welche die Basis der Hirnkapsel bis zu den Tubercula sphenoccipitalia verdeckt (Fig. B<sup>3</sup>). Die Pterygoide und Palatine sind in der Mediane durch zackige Naht verbunden. Ob diese Gaumenplatte durch Naht mit der Hirnkapselbasis verbunden war oder nur eine enge Anlagerung stattfand, ist unbekannt, aber die Verbindung war sicher unbeweglich. Ob Reste von Basipterygoidfortsätzen vorhanden waren, bleibt noch festzustellen. Das Septum interorbitale war nicht verknöchert.

Das Gebiß der Placodontier weist darauf hin, daß sie sich von Mollusken ernährten; mit dieser Nahrung steht zweifellos der feste Bau ihres Munddaches in Zusammenhang, denn die Knochen des Gaumens mußten eine feste Stützfläche an der Schädelbasis suchen. Damit wurde jede Schädelbewegung aufgehoben, und dies konnte um so leichter geschehen, als diese bei Molluskenfressern keinen Nutzen mehr haben konnte.

Eine Erinnerung an den primitiven metakinetischen Schädel liegt nur in der Gestaltung des Hinterhauptes vor, dessen Bau ja nicht in so engem Zusammenhange mit der Art der Nahrung steht wie der des Munddaches.

Die Konsolidierung des Placodontierschädels zeigt keinen Anschluß an denselben Vorgang bei den Anomodontiern. Die schon bei den Pelycosauriern in ihrem Anfange auftretende Bildung der Occipitalplatte und des Septum interorbitale fehlt den Placodontiern. Auch im Munddach fehlt speziellere Übereinstimmung. Der akinetische Zustand des Schädels ist also bei den Placodontiern wohl unabhängig von den Anomodontiern erworben, in Anpassung auch an andere Nahrung.

Auffallend groß ist die Ähnlichkeit des Munddaches der Placodontier mit dem der Nothosaurier, doch glaube ich diese auf Konvergenz, auf parallele Umbildung zurückführen zu müssen. Die Nothosaurier besitzen keine Gaumenzähne mehr, und da diese auch schon den Plesiosauriern mit ihrem primitiveren Munddache, dem die geschlossene Gaumenplatte fehlt, abgehen, müssen wir annehmen, daß die Gaumenzähne schon bei primitiven Sauropterygiern verschwunden waren, bevor es zur Ausbildung der Gaumenplatte kam. Die Placodontier besitzen aber eine hochspezialisierte Gaumenbezahnung. Daß diese auf einem schon zahnlosen Munddache, wie es die Nothosaurier besitzen, neu entstanden sein sollte, kann nicht angenommen werden. Wir können deshalb die Placodontier nicht von den

Nothosauriern, nicht einmal von primitiven Sauropterygiern ableiten, denn ihnen fehlte schon die Gaumenbezahnung.

Was die Verwandtschaft der Placodontier mit den Schildkröten betrifft, so müssen auch hier die gemeinsamen Ahnen jedenfalls ziemlich weit zurückliegen. Denn die Schildkröten können nur von Reptilien mit einem wesentlich primitiveren Schädel abstammen als ihn die uns bekannten Placodontier besitzen. So müssen die Pterygoide nach hinten zu noch durch das Parasphenoid getrennt gewesen sein, und die sog. Orbitosphenoide müssen noch gefehlt haben. Andererseits werden die Gaumenknochen noch bezahnt gewesen sein und die Epipterygoide noch ihre ursprüngliche Ausbildung (wie bei Placodontiern) aufgewiesen haben. Die Konsolidierung des Schädels bei Placodontiern und Schildkröten könnte also höchstens in den allerersten Anfängen gemeinsam vor sich gegangen sein, und was sie Gemeinsames aufweist ist so wenig spezieller Natur, daß wir dies nicht einmal anzunehmen brauchen.

Wenn also vielleicht der Anfang der Konsolidierung des Schädels bei den Placodontiern gemeinsam mit den Schildkröten oder Plesiosauriern erfolgte, so müssen wir doch annehmen, daß die Umbildung sehr bald selbständige, eigene Wege einschlug. Der erste Anfang kann sehr wohl ein unabhängiger gewesen sein, wofür besonders der Umstand spricht, daß die Umbildung des Schädels bei den Placodontiern eine Anpassung an Muschelnahrung war, während wir keinen Grund haben, dies für Chelonier oder Sauropterygier anzunehmen.

## 11. Zusammenfassung des 2. Teiles.

Übersicht über die Umbildungen des metakinetischen Zustandes des Schädels in seinem Zusammenhange mit Lebensweise und Nahrung; die sekundäre Entstehung des mesokinetischen Zustandes.

Aus der oben gegebenen Übersicht über den Bau des Schädels bei den wichtigsten Ordnungen der Reptilien geht hervor, daß in Übereinstimmung mit meiner Auffassung vom metakinetischen Zustande des Schädels bei den Stammformen der Reptilien (vgl. 1. Teil), wir einen zu diesem Zustande passenden oder nur wenig davon abweichenden Bau des Schädels finden bei den primitivsten uns bekannten Reptilien, bei den Cotylosauriern und bei den primitiven Diaptosauriern. Die am wenigsten spezialisierten Vertreter dieser



Ordnungen, die *Captorhinidae* (*Pariotichidae*), die *Procolophonidae* (wahrscheinlich), die Rhynchocephalier und Protosaurier hatten alle oder zum Teil einen metakinetischen Schädel. Es waren dies kleinere, weder wasserbewohnende noch unterirdisch lebende Tiere, die sich, soweit ersichtlich, von Insecten, Tausendfüßlern u. dgl. Tieren ernährten; beim Schnappen nach Beute war ihnen offenbar die Fähigkeit den Oberkiefer zu heben nützlich.

In der jetzigen Reptilienwelt werden diese Formen nach Körperform und Lebensweise vertreten von den Eidechsen, welche auch die Schädelbewegungen, wenn auch etwas modifiziert beibehalten haben (vgl. S. 626). Der Schädel der typischen Eidechsen ist metakinetisch geblieben oder amphikinetisch geworden.

Metakinetisch oder amphikinetisch waren auch die triassischen Anchisauriden (Theropoden), also wohl auch die Stammformen der Dinosaurier. Sie müssen von größeren Insecten (vermutlich auch fliegenden Formen) oder von kleinen Wirbeltieren gelebt haben, die sie durch plötzliches Zuschnappen mit dem Maule erbeuteten, wobei die Schädelbewegungen nützlich waren; der lange, bewegliche Hals und der aufrechte Gang weisen darauf hin, daß die typische Nahrung aus Insecten bestand, die sie im Fluge oder auf Pflanzen erbeuteten.

Da die Dinosaurier nicht direkt von Diaptosauriern abstammen, sondern von Pseudosuchiern, so werden wir auch für einen Teil der letzteren einen metakinetischen Schädel postulieren müssen, wenn davon auch noch kein sicheres Beispiel bekannt ist (vielleicht *Proterosuchus*, S. 643). Auch der Schädel eines Teiles der Pelycosaurier war vermutlich metakinetisch. Es waren dies Tiere, die zum Teil schon Spezialisierungen im Gebiß (mehrere große Eckzähne) erworben hatten, die in Zusammenhang mit der Größenzunahme der typischen Vertreter darauf hinweisen, daß sie keine Insectenfresser mehr waren, sondern sich von Wirbeltieren ernährten. Darin könnte event. der Grund zu einer Rückbildung der Schädelbewegungen liegen (vgl. weiter unten).

Mit dem metakinetischen Zustande sind Aufbau des Schädels aus 2 Segmenten und sehr unvollständige Verknöcherung der Hirnkapsel verknüpft; dies bringt eine wesentliche Schwäche des Schädels mit sich. Bei den Cotylosauriern war dies vielleicht noch nicht so sehr schädlich, da das geschlossene Schädeldach einen schützenden Panzer bildete. Bei der Bildung von Schläfengruben wird dieser Schutz aber weniger vollkommen, um so mehr, je zarter die übrig gebliebenen Spangen werden. Die geringe Festigkeit des Schädels, besonders

das teilweise Fehlen einer knöchernen Wandung der Hirnkapsel, wird zweifellos im Kampfe mit Feinden öfters den Tod herbeiführen können. Daran konnte nun bei primitiven Diaptosauriern zunächst, wenn die Schädelbewegungen nicht verloren gehen sollten, nichts geändert werden. Bei größerer Zartheit der Jochbogen und geringer Breite des Schädeldaches zwischen den Augengruben konnte aber ein Zustand eintreten, wobei das maxillare Segment des metakinetischen Schädels kein starres Ganze mehr bildete, sondern die Hebung des Oberkiefers eine allmählich zunehmende Durchbiegung der Jochbogen und des Schädeldaches zwischen den Augengruben mit sich brachte; dabei mußte die Bewegung in der hinteren Beugungslinie, zwischen Parietalia und Supraoccipitale, allmählich abnehmen. Der Schädel wurde amphikinetisch, wie bei einem Teil der Eidechsen.

Damit war aber wieder die Möglichkeit zu größerer Vervollkommnung, zur Bildung einer festen, geschlossenen Hirnkapsel unter Beibehaltung der Hebung des Oberkiefers gegeben. Es brauchte nur die Biegung des Schädeldaches zwischen den Augengruben weiter gesteigert zu werden, um eine vollständige Rückbildung der hinteren Beugungslinie zu gestatten. Dabei entstanden allerdings an einigen Stellen Spannungen in den Knochenspangen der Schläfengegend, besonders in den Verbindungen des Quadratbeines mit dem Squamosum, dem Pterygoid und dem unteren Jochbogen (vgl. VERSLUYS, 1910A, p. 209), die zu einer Lockerung dieser Verbindungen und damit zur typischen Streptostylie führten. Das Epipterygoid wurde wohl durch die feste Stütze, welche dem Schädeldach jetzt durch die Hirnkapsel geboten wurde, überflüssig und verschwand.

Und diese Umbildung der Schädelbewegungen, die einen wesentlichen Fortschritt bedeutet, besonders wenn größere Ansprüche an die Festigkeit des Schädels gestellt werden, hat wiederholt stattgefunden.

So innerhalb der Eidechsen bei den Amphisbaeniden, wo wohl die Ansprüche, welche die unterirdische, bohrende Lebensweise an die Festigkeit des Schädels stellte, diese Umbildung herbeiführten. Vermutlich aus demselben Grunde fand die gleiche Umbildung bei den Schlangen statt, deren Abstammung von Eidechsen mit metakinetischem Schädel nicht fraglich ist. Eine Bedeutung der Hebung des Oberkiefers, nämlich daß sie die Zähne des Oberkiefers zum Einschlagen in ein Beutetier in eine mehr geeignete Stellung bringt, führte bei den Giftschlangen zu einer besonderen Ausbildung des mesokinetischen Zustandes.

Auch innerhalb der Dinosaurier (vgl. VERSLUYS, 1910A) finden wir eine Umbildung des metakinetischen zum mesokinetischen Zustande des Schädels, und zwar bei den Theropoden. Die primitivsten Vertreter derselben, die Anchisauriden, wiesen noch einen meta- oder amphikinetischen Schädel auf, während bei den jurassischen Formen offenbar ein mesokinetischer Zustand verbreitet war. Der letztere Zustand ist besonders erkennbar an dem Auftreten einer gelenkigen oder gelenkähnlichen Verbindung von Quadratbein und Squamosum, die hier wie bei den Vögeln, ihre Ausbildung nur dem Umstande verdanken kann, daß der metakinetische Zustand in einen mesokinetischen übergeführt wurde.<sup>1)</sup> Veranlassung zu dieser Umbildung gab wohl die Entwicklung dieser Tiere zu großen bis riesigen Raubtieren, deren Gebiß auf kräftige Beutetiere hinweist, deren Bewältigung hohe Ansprüche an die Festigkeit des Schädels stellte. Diesen Ansprüchen konnte nur ein Schädel mit fester, geschlossener, knöcherner Hirnkapsel genügen, und da die Vorteile der Hebung des Oberkiefers im Kampfe offenbar noch zu groß waren, um diese einfach aufgeben zu können, so wurde der Schädel, unter Vermittlung eines amphikinetischen Durchgangsstadiums, mesokinetisch.

Auch der Schädel der Sauropoden war vermutlich mesokinetisch; hier handelte es sich anscheinend um Tiere, die ihre Nahrung (Fische) durch plötzliches Zugreifen mit dem Maule unter Wasser fangen mußten. Die Schädelbewegungen wären hier also wohl nicht wertlos, und da die schnellen Bewegungen unter Wasser ziemlich hohe Anforderungen an die Festigkeit des Schädels stellen mußten, so ist es verständlich, daß der Schädel mesokinetisch war (Näheres bei VERSLUYS, 1910A, p. 214 und 1910B).

Daß bei dem leichten Bau des Vogelschädels die Gelegenheit zur Umbildung eines metakinetischen in einen mesokinetischen Schädel gegeben war, ist klar, und diese Umbildung mußte schon wegen der höheren Ansprüche, welche bei der fliegenden Fortbewegung an die Festigkeit des Schädels gestellt werden, eintreten. Vielleicht war auch die Größenzunahme des Gehirns auf die Bildung einer festen Hirnkapsel von Einfluß, denn sonst wäre das Gehirn wohl recht exponiert gewesen. Die Vorteile der Schädelbewegungen für die Vögel sind nicht ohne weiteres überall klar, doch wird die Fähigkeit den Oberkiefer zu heben so allgemein beibehalten und vervollkommenet,

1) Über Eidechsen, bei denen die Verhältnisse etwas anders sind, vergleiche S. 630.

daß sie sicher von wesentlichem Vorteil sein muß. Die primitiven Vögel waren vermutlich Insectenfresser, die der Hebung des Oberkiefers eine größere Sicherheit im Schnappen nach Beute verdankten; und auch für Körnerfresser kann man dieser größeren Sicherheit einen gewissen Nutzen nicht absprechen. Näher kann hier darauf nicht eingegangen werden.

Von keinem anderen Sauropsiden ist ein mesokinetischer Zustand des Schädels bekannt.

Meine Auffassung, daß der Schädel der primitiven Reptilien metakinetisch war, findet aber eine Bestätigung durch das, was hier über den mesokinetischen Schädelzustand mitgeteilt wurde. Denn dieser, der selbst wegen des festen Schädeldaches der ältesten Reptilien nicht primitiv gewesen sein kann, ist offenbar aus dem metakinetischen entstanden. So bei den Amphisbaeniden und Schlangen aus dem metakinetischen Zustand der Eidechsen. Und die Dinosaurier und Vögel stammen von Tieren ab, deren Schädel, wie der Schädelbau der Anchisauriden zeigt, metakinetisch gewesen sein muß. Besonders bei den Vögeln und Dinosauriern finden dabei genau die Umbildungen des Schädels statt, die man dabei erwarten muß. Auch der spezielle Ausbau der Schädelbewegungen der Schlangen, besonders der Giftschlangen, bereitet einer Ableitung aus dem metakinetischen Schädel keine Schwierigkeiten.<sup>1)</sup>

Alle übrigen bekannten Sauropsiden haben einen akinetischen Schädel. Dies ist also der am weitesten verbreitete Zustand. Es sind dies folgende Gruppen: unter den Cotylosauriern die Diadectiden, Pareiasaurier und Seymouriiden; unter den Diaptosauriern die *Choristodera* (und *Sphenodon*); unter den Lepidosauriern die Mosasaurier und Chamaeleontier; unter den Archosauriern einen Teil der Pseudosuchier, die Parasuchier, die Crocodilier, die Pterosaurier (soweit bekannt) und die ornithopoden Dinosaurier (einen speziellen Zustand zeigt *Telmatosaurus*; VERSLUYS, 1910A, p. 225); dann die Ichthyosaurier, vermutlich ein Teil der Pelycosaurier, die Anomodontier, die Sauropterygier, die Schildkröten und die Placodontier.

Trotz der großen Verbreitung des akinetischen Zustandes muß derselbe, wie im ersten Teil dieser Arbeit dargelegt wurde, sekundär

---

Daß der recht geeignete mesokinetische Schädelzustand nicht auch bei den *Theromora* entstand, dürfte mit der zu großen Festigkeit des dort vorhandenen Jochbogens in Beziehung zu bringen sein, der offenbar nicht biegsam genug war.



sein. Und die genauere Prüfung des Schädelmateriales bestätigt diese Ansicht. Wichtig ist da die Tatsache, daß die Verwachsung der beiden Schädelsegmente bei den verschiedenen Ordnungen ungleich vollkommen ist, und zwar ist sie im allgemeinen bei geologisch älteren, primitiven Formen weniger ausgedehnt als bei den späteren. Man vergleiche z. B. den Schädel der Pareiasaurier oder auch noch der Diadectiden mit dem Schädel der Crocodilier, der Schildkröten oder der Anomodontier. Innerhalb der einzelnen Entwicklungsreihen ist auch im allgemeinen die allmähliche Umbildung und Konsolidierung des Schädels recht gut erkennbar. So ist letztere bei den triassischen Pseudosuchiern und Parasuchiern noch viel geringer als bei den Crocodiliern. In der Reihe der *Theromora* ist der Schädel der Pelycosaurier, der primitivsten und geologisch ältesten Vertreter, noch durchaus nach dem metakinetischen Typus gebaut, und vermutlich fanden bei einem Teil auch noch Schädelbewegungen statt; dagegen zeigen die mehr spezialisierten, geologisch jüngeren Anomodontier eine viel ausgedehntere Verwachsung der beiden Schädelsegmente. Die Mosasaurier und Chamaeleontier, mit ihrem akinetischen Schädel, gingen sicher aus Eidechsen mit metakinetischem Schädel hervor.

Eine Ausnahme von dieser Regel bilden nur die Sauropterygier, bei denen die als primitiver zu deutenden Nothosaurier eine viel ausgedehntere Konsolidierung des Schädels zeigen als die mehr spezialisierten Plesiosaurier. Dies dürfte aber, wie S. 673 erörtert wurde, seine Erklärung im Meeresleben der Plesiosaurier finden, welches verzögernd auf die Konsolidierung des Schädels zu wirken scheint, wie die Zustände bei Ichthyosauriern und Meeresschildkröten (S. 675) bestätigen.

Es ist weiter wichtig, daß die akinetischen Schädel ganz verschiedene Typen aufweisen, die miteinander oft nur sehr wenig gemeinsam haben, wie man es erwarten muß, wenn man mit mir annimmt, der akinetische Zustand sei wiederholt aus dem kinetischen hervorgegangen. So finden wir bei den Parasuchiern eine Konsolidierung des Hinterhauptes, während das Munddach ziemlich unverändert geblieben ist. Bei den Ichthyosauriern und Plesiosauriern dagegen war der akinetische Zustand durch eine Konsolidierung des Munddachs bedingt, während das Hinterhaupt unverändert blieb. Die Konsolidierung der Hirnkapsel erfolgte bei den Crocodiliern durch eine Verknöcherung auch des vorderen Teiles ihrer Wandung; bei Schildkröten bleibt dieser Teil knorpelig-bindegewebig, und der knöcherne Verschuß der Hirnkapsel kommt durch die typischen Parietalpfeiler

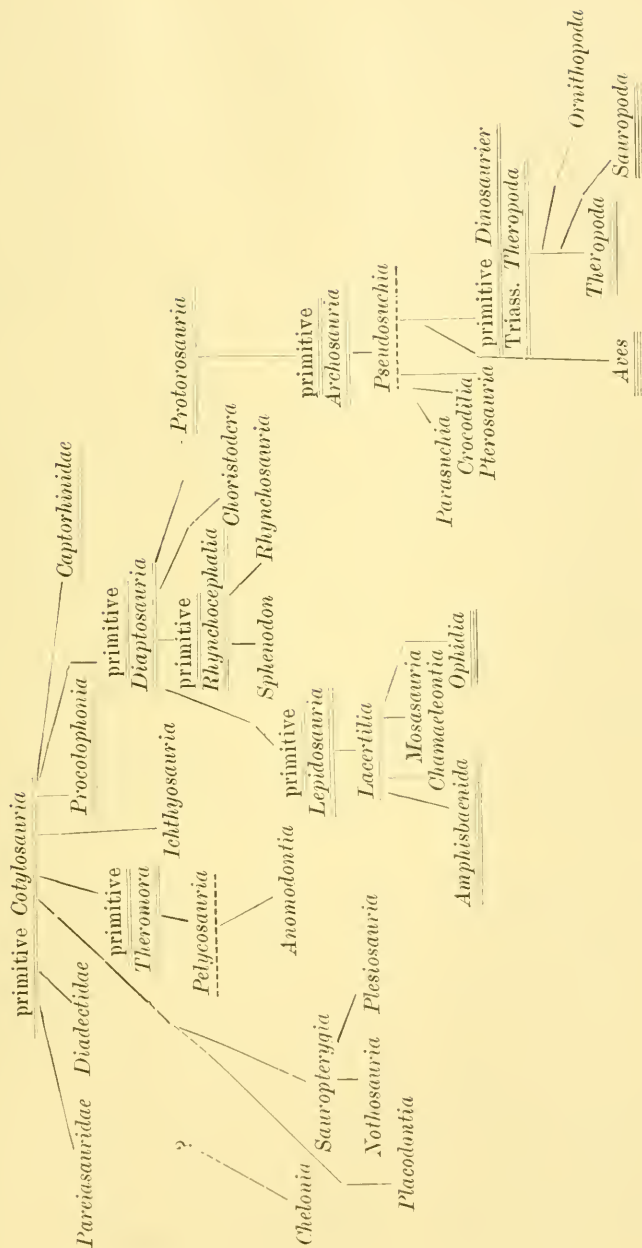
zustande, welche den Crocodiliern fehlen. Bei den Theromoren ist die Ausbildung einer eigentümlichen Occipitalplatte und einer Verknöcherung im Interorbitalseptum (das Ethmoid) bemerkenswert. Es besteht kein einheitlicher akinetischer Bautypus des Schädels, wie es einen metakinetischen gibt, sondern wir finden verschiedene akinetische Typen; und wenn wir uns bei denselben das Speziellere, was sie nicht alle aufweisen, wegdenken, dann bleibt eigentlich gar kein akinetischer Schädeltypus übrig, sondern ein nach dem metakinetischen Typus gebauter, aus 2 Segmenten bestehender Schädel. Es ist zweifellos der akinetische Zustand wiederholt aus dem metakinetischen entstanden, und die Ähnlichkeit, welche die akinetischen Schädel zum Teil untereinander aufweisen, findet ihre Erklärung darin, daß erstens der Ausgangspunkt (meist) derselbe (ein metakinetischer Schädel) war und zweitens die Zahl der Möglichkeiten eine recht beschränkte war. Auch wenn im Anfang die Konsolidierung ganz verschieden war, z. B. einmal am Gaumen, ein anderes Mal am Hinterhaupte anfang, so konnte doch bei immer fortschreitender Konsolidierung dieser Unterschied wieder verschwinden und wieder größere Ähnlichkeit zwischen Schädeln entstehen, die dennoch unabhängig voneinander akinetisch geworden waren. So ist es klar, daß an der Stelle des Basipterygoidgelenkes und der hinteren Beugungslinie schließlich beinahe immer eine festere Verwachsung eintreten mußte.

Was wir von der Verwandtschaft der Reptilien wissen, läßt keinen Zweifel darüber, daß eine Konsolidierung des Schädels innerhalb verschiedener Entwicklungsreihen, also unabhängig voneinander, stattfand; so bei den Archosauriern, den Diaptosauriern, den Theromoren und den Sauropterygiern. Denn dies sind alles selbständige Äste am Stammbaum der Reptilien.

Die nebenstehende, in Stammbaumform gehaltene Übersicht über die Schädelbewegungen bei den Sauropterygiern gestattet eine Orientierung über die Verbreitung und Umbildungen derselben und über die Verwandtschaft der verschiedenen Ordnungen (und Familien); selbstverständlich beansprucht sie weder in der einen noch in der anderen Hinsicht Definitives zu bringen.

In den Fällen, wo der Schädel akinetisch wird, handelt es sich also um eine Anpassung; und der Grund dazu kann meist mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit, sei es in einer Änderung der Nahrung, in der Lebensweise oder in der Art, in welcher die Nahrung erbeutet wird, gefunden werden. Bei der Besprechung der einzelnen Ordnungen wurde hierauf schon eingegangen, und ich kann mich hier darauf

Übersicht über die Schädelbewegungen bei den wichtigsten Abteilungen der Sauropsiden.



Erklärung: 2 mal unterstrichen: Ordnungen mit (meist) metakinetischem Schädel; 3 mal unterstrichen: Ordnungen mit (meist) mesokinetischem Schädel; nicht unterstrichen: Ordnungen mit akinetischem Schädel; ein unterbrochener Strich bedeutet, daß die Formen teilweise einen metakinetischen, teilweise einen akinetischen Schädel hatten.

beschränken, eine kurze, zusammenfassende Übersicht über diese Seite unseres Problems zu geben.

Es ist sehr bemerkenswert, daß unter den Reptilien mit akinetischem Schädel keine kleinen landbewohnenden Formen sind, deren Gebiß nicht spezialisiert ist, also keine Insectenfresser, wie es die primitiven Reptilien mit metakinetischem Schädel gewesen sein müssen. Die Reptilien mit akinetischem Schädel sind durchwegs Tiere mit anderen Lebensgewohnheiten, wie meist an Spezialisierung oder Verlust des Gebisses, meist auch an einer beträchtlichen Größenzunahme der Tiere erkennbar ist. Es sind Pflanzenfresser, Muschelfresser, Wasserbewohner oder größere Landraubtiere, die sich von großen Tieren ernährten und bei denen deshalb ein fester Bau des Schädels notwendig war.

So sind diejenigen Cotylosaurier, von denen wir sicher wissen, daß ihr Schädel akinetisch war, die Pareiasaurier und Diadectiden, größere Tiere, deren spezialisiertes Gebiß auf Pflanzennahrung hinweist. Unter den Diaptosauriern sind die *Choristodera*, mit akinetischem Schädel, größere, wasserbewohnende Reptilien, mit kräftigem Gebisse; dazu haben sie noch eine sehr lange Schnauze entwickelt, welche auch schon einen festen Bau des Schädels verlangt. Die Rhynchosaurier haben ein sehr spezialisiertes Gebiß und waren anscheinend Molluskenfresser. Auch *Sphenodon* hat kein primitives Gebiß, geht oft ins Wasser, lebt in Höhlen und ernährt sich, jedenfalls teilweise, von Mollusken.

Unter den Lepidosauriern sind es die Chamaeleontier, die ihre Nahrung in ganz eigentümlicher Weise mit der Zunge erbeuten, und die großen meeresbewohnenden Mosasaurier, die einen akinetischen Schädel haben.

Von den Archosauriern sind die primitivsten, die Pseudosuchier, uns ungenügend bekannt; *Ornithosuchus*, der sicher einen akinetischen Schädel hatte, war ein Wasserbewohner, dazu ziemlich groß, mit einigen vergrößerten Zähnen; er ernährte sich also wohl von größeren Beutetieren. Die Parasuchier waren große, wasserbewohnende Tiere, bei denen zudem die lange Schnauze einen festen Bau des ganzen Schädels mit sich bringen mußte. es kann uns also nicht wundern, daß hier der Schädel akinetisch wurde; ebenso die Crocodilier. Bei den Pterosauriern dürfte der Verlust der Schädelbewegungen (der übrigens nicht für alle feststeht) auf den Einfluß des Fluges zurückzuführen sein; auch sind die Kiefer mehr oder weniger verlängert (Näheres S. 650). Unter den Dinosauriern gingen die Schädel-



bewegungen, jedenfalls die Fähigkeit, den Oberkiefer zu heben, verloren bei den Ornithopoden, welche Pflanzenfresser waren und ein stark spezialisiertes Gebiß besaßen. Die Ichthyosaurier waren große Meeresbewohner mit verlängerter Schnauze.

Die Theromora sind meist größere Landraubtiere; die Spezialisierung des Gebisses weist darauf hin, daß sie keine Insektenfresser mehr waren, sondern sich von größeren Tieren ernährten. Sie mußten deswegen wohl einen festen Schädel besitzen, und da der kräftige Jochbogen einen Übergang zum mesokinetischen Zustande (wie bei den großen Raubdinosauriern) nicht gestattete, wurde ihr Schädel akinetisch.

Die Nothosaurier waren amphibische Tiere, dazu meist ziemlich groß, und also wohl keine Insectenfresser. Die Plesiosaurier waren meeresbewohnende Fischfresser.

Die Placodontier waren Muschelfresser.

Die Schildkröten haben statt eines Gebisses Hornkiefer und wenn auch die Nahrung, welche diese Umbildung veranlaßte, nicht bekannt ist, so haben sie doch sicher das Insektenfressen aufgegeben und zeigen also in der Nahrung kein primitives Verhalten.

Aus dieser Übersicht geht klar hervor, daß ein enger Zusammenhang zwischen Schädelbewegungen und Lebensgewohnheiten besteht. Bei kleineren Raubtieren und Insectenfressern sind die Schädelbewegungen von so großer Wichtigkeit, daß sie eine Konsolidierung des Schädels in der Regel verhindern. Werden bei solchen Tieren besondere Anforderungen an die Festigkeit des Schädels gestellt, so folgt, wenn möglich, eine Umbildung des metakinetischen zu dem viel festeren mesokinetischen Schädel (grabende Lepidosaurier; große Raubdinosaurier; Vögel).

Bei Pflanzenfressern, bei denen die Schädelbewegungen, nach meiner Auffassung, in der Regel keine Bedeutung mehr haben <sup>1)</sup>, folgt mit der Spezialisierung des Gebisses direkt auch eine Konsolidierung des Schädels, ein Beweis, daß diese wichtig ist und sonst nur unterbleibt, weil die Schädelbewegungen für die Erbeutung der Nahrung von großer Bedeutung sind.

Bei großen Raubtieren, die sich von größeren Beutetieren ernährten, haben die Schädelbewegungen, wenn auch nur zum Teil, ihre Bedeutung verloren; dabei werden beim Erfassen der Beute höhere Ansprüche an die Festigkeit des Schädels gestellt, besonders

1) Über *Telmatosaurus* vergleiche man VERSLUYS, 1910A, p. 225.

dann, wenn es zur Bildung eines langen Rostrums gekommen ist. Daher der Verlust der Schädelbewegungen bei Anomodontiern, Nothosauriern, *Choristodera*, Parasuchiern und Crocodiliern. Die Erhaltung der Schädelbewegungen bei großen Raubdinosauriern ist, wie schon bemerkt, wohl nur dem glücklichen Umstande zu verdanken, daß die Schädelbewegungen hier in einen mesokinetischen Zustand übergeführt werden konnten.

Die Konsolidierung des Schädels bei wasserbewohnenden Tieren darf vermutlich auch auf den Einfluß des dichteren Mediums zurückgeführt werden, welches jedenfalls bei guten Schwimmern größere Ansprüche an die Festigkeit des Schädels stellen muß. Dies ist vielleicht der Grund, daß die Ichthyosaurier einen akinetischen Schädel haben. Sehr hoch möchte ich diesen Einfluß allerdings nicht taxieren, denn die Konsolidierung des Schädels geht ja bei Ichthyosauriern nicht weit, ist bei den meeresbewohnenden Plesiosauriern weniger weit vorgerückt als bei den mit ihnen verwandten, amphibischen Nothosauriern und ist unter den Schildkröten am wenigsten weit vorgeschritten bei den Meeresschildkröten.

Wir finden also als Ergebnis unserer Betrachtung des Schädels bei den wichtigsten Ordnungen der Reptilien, daß meine Hypothese vom metakinetischen Zustande des Schädels bei den Stammformen der Sauropsiden und meine Ansicht von der Bedeutung der Schädelbewegungen für die Erbeutung der Nahrung durch die gefundenen Tatsachen wesentlich gestützt wird.

### Das Streptostylie-Problem.

Zum Schluß wollen wir noch kurz zusammenfassen, zu welchem Ergebnisse man durch obige Betrachtungen in Bezug auf das Problem der Herkunft und des primitiven Charakters der Streptostylie und der Moninostylie kommt.

STANNIUS (1856, p. 45), der diese Begriffe eingeführt hat, sagt von seinen Streptostylica, sie seien: „vorzüglich durch die verschiebbare Verbindung ihres Suspensorium mit der Schädelcapsel ausgezeichnet; bei den meisten ist zugleich der knöcherne Gaumen-Apparat in verschiedenem Grade verschiebbar. Ein tiefer den Oberkiefer bis zum Suspensorium hin fortsetzender solider Jochbogen fehlt in diesem Falle.“ Streptostyl sind nach STANNIUS die Lacertilier und die Schlangen.

Es ist klar, daß nach dieser Diagnose der Begriff „Streptostylie“

sich nicht vollständig deckt mit meinem Begriffe des kinetischen Zustandes, sondern nur ein Teil der kinetischen Schädel streptostyl sind. Das Hauptgewicht legt STANNIUS auf die Beweglichkeit des Quadratbeins gegen die „Schädelkapsel“, womit er die ganze Hirnkapsel und auch das Squamosum und die anderen Deckknochen der Schläfengegend meint. So ist es jedenfalls immer aufgefaßt worden, und dies scheint mir auch zutreffend; streptostyl sind also diejenigen Schädel, bei denen das Quadratbein dorsal beweglich mit dem übrigen Schädel, besonders auch mit dem Squamosum verbunden ist.

Man hat auch die Vögel, die STANNIUS nicht behandelt hat, als streptostyle Tiere betrachtet und diese Auffassung scheint mir richtig. Die Vögel besitzen allerdings einen unteren Jochbogen, während STANNIUS das Fehlen desselben bei seinen Streptostylica konstatiert, aber es geht aus seiner Beschreibung nicht hervor, daß er großen Wert darauf legte.

Streptostyl sind dann die Lacertilier, Schlangen, Vögel, ein Teil der theropoden Dinosaurier, vermutlich die Sauropoden, und unter den Ornithopoden *Telmatosaurus*. Das sind mit Ausnahme der metakinetischen oder amphikinetischen Eidechsen alle Formen mit mesokinetischem Schädel. Dagegen gehören die Reptilien mit einem typischen metakinetischen Schädel nicht hierher.<sup>1)</sup> Sie besitzen zwar einen Schädel, der dem streptostylen Schädel der Lacertilier recht nahe kommt, in den wesentlichsten Zügen sogar damit übereinstimmt, aber das Quadratbein war bei ihnen unbeweglich mit dem Squamosum und den anderen Knochen des Schädeldaches verbunden, so daß dasjenige Merkmal der Streptostylie, worauf STANNIUS und die späteren Untersucher am meisten (ja eigentlich allein) Wert gelegt haben, fehlt. Die eigentliche Streptostylie ist wiederholt aus dem metakinetischen Zustande entstanden. Die Streptostylie im engeren, ursprünglichen Sinne (woran man festhalten muß) ist kein primitiver Zustand, und man müßte diesen Begriff anders fassen, wenn man den primitiven metakinetischen Schädel der Stammformen der Sauropsiden als streptostyl bezeichnen wollte.

Man hat nun ganz allgemein alle die Schädel, bei denen das Quadratbein mit den Deckknochen der Schläfengegend unbeweglich verbunden war, die also nicht streptostyl waren, als monimostyl ge-

1) Es sind dies ein Teil der Cotylosaurier, der Diaptosaurier, der Pseudosuchier, die primitivsten Dinosaurier und Pelycosaurier (soweit der Schädel nicht akinetisch war).

deutet, auch diejenigen Schädel fossiler Reptilien, die ich als metakinetisch betrachte. Dies ist nicht richtig. Denn STANNIUS (1856, p. 45) sagt: „Bei den Monimostylica ist dagegen das Suspensorium völlig unbeweglich mit der Schädelcapsel verbunden; zugleich ist der Gaumen-Apparat immer unverschiebbar unter der Schädelcapsel fixiert“. Da nun beim metakinetischen Schädel der Gaumen „verschiebbar“ mit der Hirnkapsel verbunden und das Quadratbein gegen einen größeren Teil der Hirnkapsel beweglich war, so darf ein metakinetischer Schädel nicht monimostyl genannt werden. Eine Änderung des Begriffes Monimostylie, derart, daß er auch die typischen metakinetischen Schädel umfaßte, scheint mir verwerflich, weil ja dabei der wichtige Unterschied, ob ein Schädel kinetisch oder akinetisch ist, nicht zum Ausdruck kommen würde: auch steht der metakinetische Schädel in seinem Bau dem streptostylen Schädel viel näher als den typischen monimostylen Schädeln.

Da es nun auch STANNIUS, als er seine Begriffe aufstellte, nur um ein bequemes, am Schädel leicht erkennbares Merkmal für die Einteilung der bekannten Reptilien zu tun war, die eigentlichen Schädelbewegungen ihm aber Nebensache waren, so glaube ich,<sup>1)</sup> statt die alten Begriffe der Streptostylie und Monimostylie zu modifizieren, lieber die neuen Ausdrücke „kinetischer und akinetischer Schädel“ vorschlagen zu müssen. Die akinetischen Schädel sind auch monimostyl; diese Begriffe decken sich. Die kinetischen Schädel gehören zu zwei Haupttypen, den metakinetischen und den mesokinetischen, mit amphikinetischen Schädeln als Übergangsformen. Die mesokinetischen Schädel sind immer streptostyl, doch sind dieses auch die Schädel der Eidechsen und von *Telmatosaurus* (VERSLUYS, 1910A, p. 225), die nicht mesokinetisch sind. Der modifizierte metakinetische Schädel der Eidechsen ist streptostyl,<sup>2)</sup> aber der typische primitive metakinetische Schädel war weder streptostyl noch monimostyl. Die Antwort auf die wiederholt diskutierte Frage, ob der monimostyle oder der streptostyle Zustand des Schädels der primitivere war, lautet also, daß keines von beiden zutrifft. Beide sind spezielle Zustände, entstanden aus dem metakinetischen Zustande. Die Streptostylie konnte nur dadurch entstehen, daß der Schädel der primitiven Reptilien kinetisch war; dabei war die Ent-

1) Vergleiche VERSLUYS, 1910A, p. 252.

2) Allerdings ist gelegentlich die Verbindung von Quadratbein und Squamosum hier so fest, daß man kaum von Streptostylie reden kann.



stehung streptostyler Schädel nur möglich, als das ursprüngliche, geschlossene und feste Schädeldach der Cotylosaurier durch die Bildung großer Augengruben und großer Schläfengruben nachgiebig und biegsam geworden war.

Aus einem monimostylen Schädel ist, soweit ersichtlich, niemals ein streptostyler entstanden; dies erscheint auch kaum möglich und wir brauchen es auch, wie aus dieser Arbeit hervorgehen dürfte, nicht anzunehmen. Wohl konnte umgekehrt wohl einmal ein streptostyler Schädel monimostyl werden, so bei den Mosasauriern, und, soweit ersichtlich, bei den ornithopoden Dinosauriern; hier war also die Streptostylie der primitive Zustand und hat der Monimostylie Platz gemacht. Die meisten monimostylen (akinetischen) Schädel gehen aber direkt auf einen metakinetischen Schädel zurück.

Es ist ja selbstverständlich, daß der kinetische Schädelzustand der primitiven Reptilien kein vollständiger Neuerwerb sein kann. Bei den ältesten Landwirbeltieren müssen schon Schädelbewegungen vorhanden gewesen sein. Andeutungen davon finden wir ja auch noch bei den Gymnophionen.<sup>1)</sup> Den kinetischen Zustand des Schädels müssen die Landwirbeltiere von den Fischen übernommen haben, — wo ja Beweglichkeit des Palatoquadratum und, im Anschluß daran, auch anderer Teile des Schädels weit verbreitet ist. Besonders hervorzuheben ist, daß bei den teleostomen Fischen die Oberkieferknochen dabei mit bewegt werden können, so daß auch hier beim Öffnen des Maules die Zähne des Oberkiefers mit ihren Spitzen mehr nach vorn gerichtet werden und dadurch oft die Mundöffnung beim Öffnen mehr an das vordere Ende des Kopfes zu liegen kommt.

Leitet man die Landwirbeltiere von Fischen ab, bei denen die Deckknochen des Schädeldaches dem gut entwickelten, knorpeligen Dache des Primordialcraniums fest auflagen, so scheint die Entstehung eines metakinetischen Zustandes nicht so sehr leicht möglich. Daher möchte ich darauf hinweisen, daß die Landwirbeltiere auch abstammen könnten von Fischen, bei denen das aus Deckknochen bestehende Schädeldach durch einen kleinen Zwischenraum vom Primordialcranium getrennt war, wie es bei *Ceratodus* der Fall

---

1) Meine Untersuchungen über die Bewegungen im Schädel der Gymnophionen sind noch nicht abgeschlossen und haben noch nicht zu sicheren Resultaten geführt. Übrigens sei auch an die „Semistreptostylie“ vieler Anuren erinnert (GAUPP, 1910, p. 409).

ist. Man kann sich bei einem solchen Ausgangszustand viel leichter ein Übergreifen von Schädelbewegungen, welche vom Palatoquadratum ausgingen, auf das ganze, aus Deckknochen bestehende Schädeldach denken.

Ich kann aber auf diese Fragen, die jetzt noch kaum beantwortet werden können und die außerhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen, nicht näher eingehen.

#### Die Literatur über das Streptostylie-Problem.

Die Literatur über die Frage, ob der streptostyle oder der monimostyle Zustand des Sauropsidenschädels der primitivere sei, ist sehr wenig umfangreich. Dies dürfte wohl damit zusammenhängen, daß die Paläontologen, die sich noch am meisten für diese Frage interessieren mußten, bei fossilen Reptilien beinahe immer ein mit den Deckknochen der Temporalgegend fest verbundenes Quadratbein fanden. Bei primitiven Reptilien (und bei Amphibien) fand man niemals eine bewegliche Verbindung von Quadratbein und Squamosum, und es wurde dann ohne weiteres angenommen, daß solche Reptilien einen monimostylen Schädel hatten. Man konnte sich offenbar dabei keine Bewegungen im Schädel denken; meist waren ja auch die Verhältnisse des Munddaches zu schlecht bekannt, um sie berücksichtigen zu können. Man mußte aber dadurch zu der Auffassung kommen, daß die Monimostylie den primitiven Zustand darstelle, woraus dann die Streptostylie hervorgegangen wäre. Und solange man sich auf den Standpunkt stellte, daß eine unbewegliche Verbindung von Quadratbein und Squamosum das einzige Merkmal der Monimostylie sei, war dies auch richtig. Aber dies entspricht nicht der ursprünglichen Definition von STANNIUS, und ist nicht zutreffend, sobald man mit dem Begriffe der Monimostylie den eines akinetischen Schädels verbindet, wie man im Anschluß an STANNIUS tun sollte und die meisten Autoren wohl auch getan haben. Daß man für die primitiven Reptilien eine feste Verbindung von Pterygoid und Quadratbein mit der Hirnkapsel annahm, stand übrigens in Übereinstimmung mit dem, was über das Munddach dieser Tiere bekannt war; ich habe aber weiter oben (S. 561) nachzuweisen versucht, daß diese Ansicht nicht zutreffend ist.

In neuerer Zeit haben sich GADOW (1902) und FUCHS (1909A) für die Monimostylie als primitiven Zustand ausgesprochen und ihre Ansicht begründet; man vergleiche auch BROOM, 1903B, p. 111. Die Ansicht

vom primitiven Charakter der Monimostylie wurde nicht von allen Autoren geteilt. So sagt GEGENBAUR (1898, p. 388):

„Bei Eidechsen, Schlangen und Vögeln erhält sich das Quadratum beweglich, während es bei *Sphenodon* wie bei Crocodilen und Schildkröten mit dem Schädel in fester Verbindung trat. Der ganze ursprünglich am Palatoquadratknorpel differenzierte Knochencomplex ist dann innig und unbeweglich mit dem Cranium vereinigt, während bei beweglichem Quadratbein mindestens ein Theil jener Knochen sich gleichfalls beweglich erhält. Jeder der beiden Zustände kommt aber auf verschiedene Weise zu Stande und die Ähnlichkeit des Ergebnisses ist hier keineswegs auch der Ausdruck näherer Verwandtschaft.“

Er hat seine Ansichten nicht ausführlicher dargelegt und wir wissen nicht, wie er sich eigentlich den Ausgangszustand gedacht hat. Klar scheint nur, daß er nicht von einem akinetischen Schädel ausgehen wollte. Direkt widersprochen wurde die Ansicht vom primitiven Charakter der Monimostylie von KINGSLEY, M. FÜRBRINGER und GAUPP. KINGSLEY (1900, p. 249) sagt u. a.:

„The streptostylic condition is surely primitive, and the monimostylic secondary“ . . . In amphibia and alligators in which the adult is monimostylic the young are streptostylic, and the fixed condition of the quadrate is effected only secondarily by the development of the paraquadrate, while on the other hand in the squamata and birds, in which, if descended from monimostylic forms, we should expect to find a monimostylic condition in the young, nothing of the sort occurs in development. It should be pointed out, in this connection, that the monimostylic skulls present in reality two types. In the one, illustrated by the holocephali, dipnoi and amphibia, the quadrate becomes fixed to the cranial walls by cartilage; in the other, exemplified by turtles and crocodiles, the fixation is secondary and due to the development of membrane bones. . . . Again, it should be pointed out that the method of fixation of the quadrate is not the same throughout the reptilia. One has only to read the papers by COPE and BAUR (*American Naturalist*, 1895 and 1896) and GAUPP (1894a) to see this . . .“

M. FÜRBRINGER (1900, p. 599, Fußnote) wies zunächst auf den bei Eidechsen und Vögeln von der Hirnkapsel zum Pterygoid und zum Quadratbein ziehenden Muskeln hin, die dem *M. levator maxillae superioris* VETTER der Selachier entsprechen und deren Existenz, wenn man eine der Streptostylie der Vögel und Eidechsen vorausgehende Monimostylie annehmen wolle, nicht recht verständlich wäre. Weiter sagt FÜRBRINGER dann:

„Von anderer Seite (ALBRECHT, COPE u. A.) ist die gelenkige Verbindung des Quadratum mit dem Schädel aus der unbeweglichen Ver-

einigung beider Teile abgeleitet worden. Das dürfte eine Umkehrung der thatsächlichen Entwicklungsverhältnisse sein (vgl. unter anderen auch KINGSLEY 1900). Wie uns die Selachier und die Ontogenese der tieferstehenden Gnathostomen lehren, bildet die bewegliche gelenkige Verbindung des Kieferstieles mit dem Cranium den Ausgangspunkt, während die bei gewissen Formen der Anamnia (z. B. Holocephala, Dipnoa<sup>1)</sup>, Amphibia) sich findende Verschmelzung beider Teile erweisbar der abzuleitende Zustand ist. Durch die reiche und mächtige Deckknochenausbildung in jenem Schädelbereiche mag diese Verschmelzung begünstigt worden sein. Damit ist aber noch kein Recht gegeben, an die erste Hypothese einer sekundären Reduktion jener Deckknochen (gegen die ich, wenn mit Maß vertreten, gar nichts einzuwenden habe) auch die zweite Annahme eines wieder beweglich werdenden Quadratum anzuknüpfen. So lange, trotz sonstiger Fixation durch die Temporalbogen, das dorsale Ende des Quadratum noch eine diarthrotische Verbindung mit dem Schädel darbietet, ist die Wiederherstellung der einstigen Streptostylie unter Rückbildung jener Temporalbogen möglich. Die Untersuchung eines ausgewachsenen *Sphenodon*, sowie jüngerer Exemplare von *Emys orbicularis* und *Alligator mississippiensis* zeigte mir aber keine Gelenkhöhle in jener Gegend mehr, sondern einen syndesmotischen resp. suturalen Verband (bei *Sphenodon* noch mit partieller Erhaltung des ursprünglichen Gelenkknorpels, bei *Emys* und *Alligator* unter Verlust desselben). Daß jüngere Embryonen von Cheloniern und Crocodiliern ein knorpeliges, durch Bindegewebe locker mit dem Primordialcranium verbundenes Quadratum darbieten, ist seit RATHKE und W. K. PARKER bekannt; die Ontogenese von *Sphenodon* wird vermutlich ähnliches, vielleicht auch noch eine embryonale Gelenkhöhle zwischen dem dorsalen Ende des Quadratum und der Temporalregion des Cranium (Streptostylie) aufweisen.“

Soweit FÜRBRINGER. Es ist wohl durchaus zutreffend, wenn er in der Tatsache, daß es eine primitive Muskelgruppe ist, welche bei Eidechsen und Vögeln das Pterygoid und das Quadratbein bewegt, einen Beweis sieht, daß die Streptostylie dieser Tiere nicht aus einem akinetischen Zustand des Schädels hervorgegangen sein kann; und ich teile durchaus seine Meinung, daß die Wiederherstellung der Streptostylie, nachdem einmal das Quadratbein wirklich fest und unbeweglich mit dem ganzen übrigen Schädel verwachsen

---

1) FÜRBRINGER und KINGSLEY mußten auch die Ansicht bekämpfen, daß die Monimostylie der Holocephalen, Dipnoer etc. ein primitiver Zustand sei; man wollte nämlich damals wohl die Monimostylie der Reptilien direkt auf diese Zustände bei Fischen und Amphibien zurückführen und sah darin mit einem Grund für den primitiven Charakter der Monimostylie bei den Reptilien. In den Zitaten, auf welche ich mich hier beschränken muß, wird dieser Zusammenhang in vielleicht etwas störender Weise vermißt, doch mußte ich sonst zu ausführlich sein.



ist, nicht annehmbar sei. In anderen Punkten stimme ich FÜRBRINGER nicht bei (vgl. S. 556), besonders nicht, wo er geneigt scheint, für die Stammformen von *Sphenodon* eine gelenkige Verbindung des Quadratbeins mit den temporalen Deckknochen anzunehmen; auch war die Verbindung des Quadratbeins mit den Jochbogen bei diesen Stammformen eine feste, unbewegliche, und nicht so locker, daß sie einen mäßigen Grad von Beweglichkeit gestattete (FÜRBRINGER, 1900, p. 673, Fußnote 1). Noch ausführlicher, aber durchaus im selben Sinne, hat FÜRBRINGER sich einige Jahre später (1904, p. 584—587) über das Streptostylie-Problem ausgesprochen. Er betont auch in dieser Arbeit manchen Grund gegen die Annahme der Monimostylie als primitiven Zustand bei den Reptilien und hält an seiner Anschauung fest, daß bei den primitiven Reptilien eine unbewegliche Verbindung des Quadratum mit einem festen temporalen Knochendache gefehlt haben muß, offenbar weil er sich sonst, ebensowenig wie wohl auch KINGSLEY, keine Beweglichkeit des Palatoquadratum denken kann.

GAUPP (1902, p. 217) schließt sich FÜRBRINGER an, indem er sagt: „Denn allerdings stimme ich mit FÜRBRINGER darin überein, dass die streptostylen mit beweglichem Palatoquadratum versehenen Reptilienschädel den primitiven Typus repräsentieren.“ Ob GAUPP aber auch eine bewegliche Verbindung von Quadratbein und Squamosum für primitiv hält, möchte ich bezweifeln; es ist möglich, daß GAUPP hierauf nicht viel Gewicht gelegt hat und dem Ausdruck Streptostylie eine weniger enge Bedeutung beilegte als andere Autoren (vgl. auch GAUPP, 1905, p. 779). Auch neuerdings (1910, p. 409) hat GAUPP sich im gleichen Sinne ausgesprochen; es heißt dort:

„In der Auffassung, dass ein gewisser Grad von Streptostylie auch für die Quadrupeden den ursprünglichen Ausgangszustand darstellt, und dass die Monimostylie davon abzuleiten ist, weiss ich mich eins mit zahlreichen Morphologen, von denen ich hier nur FÜRBRINGER nennen will. Seine Arbeit über die Abstammung der Säugetiere (1904) enthält auch über diese Frage eine Fülle des wertvollsten Materiales und weit reichender Gesichtspunkte. Dass der spezielle Zustand, den die Lacertilier zeigen, nicht mehr ein ursprüngliches Verhalten repräsentiert, braucht dabei wohl kaum besonders betont zu werden.“

Diese Ansicht GAUPP's ist identisch mit der Auffassung, mit welcher ich diese Untersuchung anfang und die, wie ich glaube, sich als richtig erwiesen hat.

Ich selbst (VERSLUYS, 1903, p. LI) sprach mich dahin aus, daß ich vom primitiven Charakter der Monimostylie nicht überzeugt

wäre, und führte in Übereinstimmung mit KINGSLEY und FÜRBRINGER einige Gründe an, die mir für den primitiven Charakter der Streptostylie zu sprechen schienen. Ich war damals noch nicht überzeugt, daß der primitive Reptilienschädel metakinetisch war und nahm den Begriff der Streptostylie viel weniger eng, als mir jetzt zulässig erscheint (vgl. S. 690).

Richtig ist bei KINGSLEY und FÜRBRINGER die Zurückweisung der Ansicht, daß der primitive Reptilienschädel monimostyl, d. h. akinetisch war; es beweisen ihre Gründe, daß dieser Schädel kinetisch war, doch war dieser Zustand nicht, wie sie annehmen, in einer mit der Streptostylie übereinstimmenden Weise entwickelt; dies ist sicher nicht zutreffend. GADOW (1902, p. 358—360) hat dies, unter Zurückweisung der FÜRBRINGER'schen Erörterungen, an der Hand des damals bekannten paläontologischen Materials dargelegt. Er betont, daß die Fixierung des Quadratbeins durch die temporalen Deckknochen, sowie durch das Pterygoid und durch die Knochen der eigentlichen Schädelkapsel, zwar ein sekundärer Zustand sei, hervorgegangen aus einer Streptostylie, wie ihn z. B. die Notidaniden zeigen, daß aber diese Fixierung schon sehr früh in der Entwicklungsreihe der Wirbeltiere erreicht wurde. Er sagt p. 359:

„But this fixing of the quadrate by membrane bones had already become a widely used feature long before Amphibia had come into even preparatory existence. Consequently to assume the existence of streptostylic Amphibia, Prosauropsida and Promammalia may at first thought appear very logical, but it is absolutely unsupported by facts. The earliest known Amphibia had already, or rather still possessed, the roofed-in cranium of Dipnoi, Chondrostei and Crossopterygii. Monimostylic are the Stegocephala, the Apoda, Urodela and Anura, the Proreptilia (Eryops, Cricotus), the Prosauria (i. e. Microsauri like *Hylonomus*, and Prosauri eg. *Palaohatteria*, *Protorosaurus*, *Rhynchosaurus*, *Homacosaurus*, *Sphenodon*), the Theromorpha, Chelonia, Dinosauria, Crocodilia, Plesiosauria, Ichthyosauria and Pterosauria. Streptostylic, i. e. with movable quadrate are only the following groups: Pythonomorpha, Lacertilia, Ophidia, Birds, and the Mammalia. . . . To every unbiassed mind all this means that the Tetrapoda are monimostylic and that only a few of their groups have become streptostylic. . . . It is a misleading insinuation to say (FÜRBRINGER, p. 668, footnote 2) that the monimostylyism of the Rhynchocephalia is of younger date, and is not so intensely developed as that of the Chelonia and Plesiosauria, Crocodilia, Dinosauria and Pterosauria. On the contrary the Rhynchocephalia show the way in which, in the Sauria, the quadrate has been set free“ . . . usw.

Mit der in diesen Worten von GADOW vertretenen Auffassung dürfte wohl die Ansicht der meisten Paläontologen so ziemlich

übereinstimmen. Mit derselben deckt sich auch, jedenfalls in allen wesentlichen Punkten der von FUCHS (1909, p. 153 u. f.) vertretene Standpunkt. Weiter hebt FUCHS (p. 154—155), wie es auch KINGSLEY getan hat, hervor, man müsse 2 Formen von Monimostylie unterscheiden, eine, welche durch Verbindung des Quadratum mit Hautknochen bzw. durch Einkeilung zwischen solche entsteht, und die er als osteogene oder sympektische Form der Monimostylie bezeichnet; und eine zweite Form, welche durch Verwachsung mit dem übrigen Primordialcranium zustande kommt und die er primordiale Form der Monimostylie nennt. Er weist darauf hin, daß beide Formen der Monimostylie auch zusammen vorkommen können, nämlich bei den Urodelen und Anuren, wo neben der primordialen auch noch deutliche Reste der sympektischen Monimostylie gefunden werden; solche Tiere könne man doppelt-monimostyl nennen.

FUCHS hält, wie GADOW, die osteogene Form der Monimostylie für sehr primitiv, kann sich aber über die Frage, ob die ältesten Landwirbeltiere auch schon die primordiale Monimostylie besaßen oder nicht, nicht entscheiden, da er beides für möglich hält (p. 166); es scheint ihm allerdings im ganzen einfacher und sympathischer, daß die primitiven Tetrapoden die primordiale Monimostylie nicht besaßen (p. 167). Meine Meinung geht dahin, daß letzteres wohl sicher richtig ist (vgl. S. 567).

FUCHS bespricht dann weiter die Änderungen, die am (osteogenen) monimostylen Schädel vor sich gehen mußten, damit daraus der streptostyle Schädel der Eidechsen und Schlangen einerseits, der Vögel andererseits entstehen konnten. Er hebt hervor, daß dabei auch das Pterygoid beweglich gemacht werden mußte<sup>1)</sup>; auch er geht also von der Ansicht aus, daß das Pterygoid bei den primitiven Reptilien unbeweglich gewesen ist und erst bei der Ausbildung der Streptostylie beweglich wurde. Für weitere Einzelheiten sei auf seinen Aufsatz verwiesen.

Meine eigene, in dieser und in meiner Arbeit über Streptostylie bei Dinosauriern dargelegte Ansicht weicht von der aller anderen Autoren, die sich ausführlicher ausgesprochen haben, wesentlich ab. Sie beseitigt den scheinbar vorhandenen Widerspruch der Tatsachen, der die einen Autoren dazu brachte die Monimostylie als

---

1) Vergleiche FUCHS, 1910B; er erklärt darin einige von mir über den Inhalt seiner Arbeit gemachte Angaben für unzutreffend; ich glaube aber meine Angaben aufrecht halten zu müssen (VERSLUYS, 1911).

primitiv zu betrachten, andere mit gleicher Entschiedenheit für den primitiven Charakter der Streptostylie eintreten ließ. Trotzdem das Quadratbein bei den Stammformen der Reptilien unbeweglich mit dem Pterygoid und den temporalen Deckknochen verbunden war, also keine Streptostylie vorlag, fanden meiner Ansicht nach Bewegungen im Schädel statt und es konnte dadurch die schon bei Fischen vorhandene dorsale Trigemini Muskulatur (*Levator maxillae superioris*) erhalten bleiben; der Schädel der primitiven Reptilien war also auch nicht monimostyl, sondern kinetisch, und nur dadurch war die Entstehung streptostyler Zustände möglich.

Schließlich muß noch auf die Arbeiten von EDGEWORTH (1907 und 1911) hingewiesen werden. Dieser Untersucher geht von den wichtigen Ergebnissen aus, zu denen er beim Studium der Entwicklung der Kopfmuskulatur bei allen Klassen der Wirbeltiere gekommen ist; und wie sein Ausgangspunkt sind auch seine Schlußfolgerungen von denen anderer Autoren, auch von den meinigen, erheblich verschieden. Wollte man seinen Schlußfolgerungen gerecht werden, so müßte eine sehr ausführliche Darstellung seiner Beobachtungen und Ansichten folgen, die mich aber viel zu weit führen würde. Ich muß denn auch auf EDGEWORTH'S Arbeiten verweisen und will mich darauf beschränken, seine Resultate darzulegen und, soweit wir verschiedener Meinung sind, auf meine Einwände hinzuweisen.

In seiner ersten Arbeit, über die Kopfmuskulatur der Sauropsiden (1907) kommt er zu folgenden Schlüssen (p. 533):

„The original Sauropsidan stock thus probably possessed a movable pterygo-quadrata („Palatoquadratum“) and a fixed (membranous) palatopterygoid bar; the former has been retained only by Birds, the latter only by Chelonia, Crocodilia and Rhynchocephalia.“

Diese Ansicht ist wohl nicht haltbar; Pterygoid und Palatinum (EDGEWORTH'S „palato-pterygoid bar“ bildend) entstanden bei Fischen von vornherein als Deckknochen auf dem Gaumenteil des Palatoquadratum in engstem, unbeweglichem Zusammenhange mit diesem, und diesen Zustand finden wir auch bei den primitiven Reptilien, u. a. bei *Sphenodon*. Erst durch die Ausbildung des mesokinetischen Zustandes wurde bei Vögeln dieser Zusammenhang gelockert (vgl. VERSLUYS, 1910A, p. 241—242). EDGEWORTH betrachtet die Streptostylie der Vögel im Anschluß an seine oben erwähnte Ansicht mit Unrecht als einen primitiven Zustand. Er unterscheidet (p. 533):



„a primitive streptostylic pterygo-quadrate (Birds), and a secondary streptostylic quadrate (*Lacertilia vera* and *Ophidia*).“

Seiner Ansicht von dem sekundären Charakter der Beweglichkeit des Quadratoms bei den Eidechsen und Schlangen kann ich nur beipflichten; auch ist es richtig, daß bei Vögeln das „pterygo-quadrate“ (*Palatoquadratum*), bei Eidechsen und Schlangen nur das Quadratbein in beweglicher Verbindung mit dem Pterygoide stehen. Nach EDGEWORTH wäre das *Palatoquadratum* zuerst beweglich gewesen, auch noch bei den primitiven Sauropsiden, dann bei Reptilien durch die Pterygoide fixiert worden; und nachträglich wäre dann bei den Eidechsen und Schlangen das Quadratbein wieder beweglich geworden, während der Palatinteil („pterygoid process“) am Pterygoid fixiert blieb.

Auch hält er das Epipterygoid für eine sekundäre Bildung; er sagt (p. 533): „The formation of the *Processus ascendens* (or epipterygoid) from the pterygoid process in *Crocodylia*, *Rhynchocephalia* and *Lacertilia* was probably a development subsequent to fixation of the pterygo-quadrate“.

Dieser Ansicht kann ich nicht beipflichten (vgl. S. 576); der *Processus ascendens* ist sehr alt, er kommt schon den Amphibien zu.

In seiner zweiten Arbeit (1911) wiederholt EDGEWORTH seine frühere Ansicht; er schreibt (p. 197):

„The development of the mandibular muscles in the *Sauropsida* suggests that in them there are two streptostylic conditions — a primary streptostylic pterygo-quadrate in birds, and a secondary streptostylic quadrate in *Lacerta vera*, *Rhoptoglossa*, and *Ophidia*, and that the monimostylic condition of *Chelonia*, *Crocodylia*, and *Rhynchocephalia* was developed — and probably independently — from a primitive streptostylic pterygo-quadrate which has been preserved in Birds.“

Darauf folgen dann aber die Sätze:

„The development of the mandibular muscles in *Amphibia* and *Ceratodus* affords no evidence that the monimostylic condition there present has been derived from a streptostylic one, and a fixed quadrate would appear to be a necessary correlation of an undivided mandibular myotome, to form a point d'appui for the lower jaw.“

„It would follow that the streptostylic condition present in *Selachians*, *Teleostomi*, and *Sauropsidan* embryos („ich sperre“) is one which developed in correlation with a division of the myotome into upper and lower parts, inserted into and arising from the palatine process of the quadrate.“

Er scheint hier also geneigt, die Streptostylie, der primitiven Sauropsiden und der Vögel doch wieder auf einen monimostylen Zustand, wie bei Dipnoern und Amphibien, zurückzuführen(?) (vgl. auch p. 286, 2. Alinea). EDGEWORTH hat, will es mir scheinen, doch zu wenig die Resultate der vergleichenden Anatomie und Ontogenie des Kopfskelets mit herangezogen.

Seine wichtigen Resultate über die Ontogenie der Schädel-Pterygoid-Muskeln der Sauropsiden wurden schon oben (S. 596) behandelt.

---

## Inhalt.

	Seite
Fragestellung: einleitende Bemerkungen . . . . .	545
<b>1. Teil, Über den Bau des Schädels und die Schädelbewegungen bei den Stammformen der Sauropsiden . . . . .</b>	<b>548</b>
1. Über den Zusammenhang von Quadratbein, Pterygoid und Epipterygoid untereinander . . . . .	549
2. Über die Verbindung von Quadratbein und Pterygoid mit den Deckknochen des Schädeldaches und mit der Nasenregion . . . . .	552
3. Die Verbindung des Pterygoids mit der Basis der Hirnkapsel . . . . .	557
4. Die Verbindung des Quadratbeins und der anschließenden Deckknochen mit der Hirnkapsel . . . . .	567
5. Über das Epipterygoid . . . . .	576
6. Die Verbindung des occipitalen Segments mit dem Schädeldache; die hintere Beugungslinie . . . . .	584
7. Über den Aufbau des Schädels der Reptilien aus einem occipitalen und einem maxillaren Segmente, entsprechend einem primitiven metakinetischen Zustande . . . . .	593
8. Über die Schädelpterygoidmuskeln . . . . .	596
9. Schlußfolgerungen aus den Abschnitten 1—8; der kinetische Zustand des Schädels bei den Stammformen der Sauropsiden . . . . .	600
<b>2. Teil, Die Verbreitung der Schädelbewegungen, ihre Umbildung und Rückbildung bei den wichtigsten Ordnungen der Reptilien . . . . .</b>	<b>605</b>
1. <i>Cotylosauria</i> . . . . .	606
1. Fam. Captorhinidae (Pariotichidae) . . . . .	607
2. Fam. Limnoscelidae . . . . .	611
3. Fam. Pareiasauridae . . . . .	612
4. Fam. Seymouriidae . . . . .	613
5. Fam. Stephanospondylidae . . . . .	615
6. Fam. Procolophonia . . . . .	615
7. Fam. Diadectidae . . . . .	617
8. Fam. Bolosauridae . . . . .	620
Zusammenfassendes über <i>Cotylosaurier</i> . . . . .	620

	Seite
2. Diaptosauria . . . . .	621
1. Ordn. Rhynchocephalia . . . . .	621
2. Ordn. Rhynchosauria . . . . .	623
3. Ordn. Protorosauria . . . . .	623
4. Ordn. Choristodera . . . . .	624
5. u. 6. Ordn. Proganosauria und Thalattosauria . . . . .	625
Zusammenfassendes über Diaptosaurier . . . . .	626
3. Lepidosauria . . . . .	626
1. Ordn. Lacertilia . . . . .	626
a) Typische Formen . . . . .	626
b) Mosasauria . . . . .	631
c) Amphisbaenida . . . . .	632
d) Chamaeleontia . . . . .	637
2. Ordn. Ophidia . . . . .	638
Zusammenfassendes über Lepidosaurier . . . . .	642
4. Archosauria . . . . .	643
1. Ordn. Pseudosuchia . . . . .	643
2. Ordn. Parasuchia . . . . .	647
3. Ordn. Crocodilia . . . . .	649
4. Ordn. Pterosauria . . . . .	650
5. Ordn. Dinosauria . . . . .	653
5. Aves . . . . .	653
6. Ichthyosauria . . . . .	654
7. Theromora . . . . .	660
1. Ordn. Pelycosauria . . . . .	660
2. Ordn. Anomodontia . . . . .	665
8. Sauropterygia . . . . .	668
1. Ordn. Nothosauria . . . . .	668
2. Ordn. Plesiosauria . . . . .	670
9. Chelonia . . . . .	674
10. Placodontia . . . . .	676
11. Zusammenfassung des 2. Teiles. Übersicht über die Umbildungen des metakinetischen Zustandes des Schädels in seinem Zusammenhange mit Lebensweise und Nahrung . . . . .	680
Das Streptostylieproblem . . . . .	690
Literatur über das Streptostylieproblem . . . . .	694



## Literaturverzeichnis.

- D'ALTON, E. (1834), Beschreibung des Muskelsystems eines Python bivittatus, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1834, p. 346—364, 432—450, 528—543.
- ANDREWS, CH. W. (1895), On the Structure of the Skull in Peloneustes philarchus, a Pliosaur from the Oxford Clay, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 16, p. 242—256.
- (1896), On the Structure of the Plesiosaurian Skull, in: Quart. Journ. geol. Soc. London, Vol. 52, p. 246—252.
- (1897), On the Structure of a Skull of a Pliosaur, *ibid.*, Vol. 53, p. 177—185.
- (1907), Notes on the Osteology of Ophthalmosaurus icenicus, Seeley, an Ichthyosaurian Reptile from the Oxford Clay of Peterborough, in: Geol. Mag., Vol. 4, p. 203—208.
- (1910), A Descriptive Catalogue of the marine Reptiles of the Oxford Clay, based on the Leeds Collection in the British Museum (Nat. Hist.), London, Part 1.
- ANONYMUS (1732), in: Mém. Acad. Sc. Paris, Vol. 3, Part. 2, p. 281.
- BAUER, FRANZ (1900), Osteologische Notizen über Ichthyosaurier, in: Anat. Anz., Vol. 18, p. 574—588.
- V. BEDRIAGA, J. (1884), Amphisbaena cinerea und A. strauchi v. Bedr. Erster Beitrag zur Kenntnis der Doppelschleichen, in: Arch. Naturgesch. Jg. 50, Vol. 1, p. 23—77.
- VAN BEMMELEN, J. F. (1896), Bemerkungen über den Schädelbau von Dermochelys coriacea, in: Festschr. GEGENBAUR, Vol. 2, Leipzig, p. 279—286.
- (1901), Der Schädelbau der Monotremen: in SEMON, Zool. Forschungs-Zool. Jahrb., Suppl. XV (Festschrift für J. W. Spengel Bd. II).

- reisen in Australien, Vol. 3, Teil 1, p. 731—798 (auch in: Denkschr. medic. naturw. Ges. Jena, Vol. 6).
- VAN BENEDEN, ED. (1882), Recherches sur l'oreille moyenne des Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx, in: Arch. Biol., Vol. 3, p. 497—560.
- BOULENGER, G. A. (1893—96), Catalogue of the Snakes in the British Museum (Nat. Hist.), London.
- (1896), On a Nothosaurian Reptile from the Trias of Lombardy, apparently referable to *Lariosaurus*, in: Trans. zool. Soc. London, Vol. 14, p. 1.
- (1903), On Reptilian Remains from the Trias of Elgin, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London for 1903, Vol. 196B, p. 175—190.
- (1904), On the Characters and Affinities of the Triassic Reptile *Telerpeton elginense*, in: Proc. zool. Soc. London, 1904, Vol. 1, p. 470 bis 481.
- BRADLEY, O. CHARNOCK (1903), The muscles of mastication and the movements of the skull in the Lacertilia, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat., p. 475—488.
- BRANSON, E. B. (1905), Structure and Relationships of American Labyrinthodontidae, in: Journ. Geol., Chicago, Vol. 13, p. 568—610.
- BROILI, F. (1899), Ein Beitrag zur Kenntnis von *Eryops megacephalus* (Cope), in: Palaeontographica, Vol. 46, p. 61—84.
- (1904), Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas, *ibid.*, Vol. 51, p. 1—120.
- (1909), Neue Ichthosaurierreste aus der Kreide Norddeutschlands und das Hypophysenloch bei Ichthosauriern, *ibid.*, Vol. 55, p. 295—302.
- (1911), Amphibia und Reptilia, in: K. A. v. ZITTEL, Grundzüge der Paläontologie, Vol. 2, Vertebrata, 2. Auflage, neubearbeitet.
- BROOM, R. (1901A), On the Structure of the Palate in *Dicynodon* and its Allies, in: Trans. South African phil. Soc., Vol. 11, p. 169—176.
- (1901B), On the Structure and Affinities of *Udenodon*, in: Proc. zool. Soc. London, 1901, Vol. 2, p. 162—190.
- (1903A), On the Mammalian and Reptilian Vomerine Bones, in: Proc. Linnean Soc. New South Wales, 1902, Part 4, p. 542—560.
- (1903B), On the development of the pterygo-quadrate Arch in the Lacertilia, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 37, p. 107—111.
- (1903C), On the Remains of *Lystrosaurus* in the Albany-Museum, in: Records Albany Museum, Vol. 1, p. 3—8.
- (1903D), On the Remains of *Procolophon* in the Albany-Museum, *ibid.*, Vol. 1, p. 8—24.
- (1903E), On some new primitive Theriodonts in the South African Museum, in: Ann. South African Mus., Vol. 4, p. 147—158.

- BROOM, R. (1903F), On a new Reptile (*Proterosuchus fergusi*) from the Karoo Beds of Tarkastad, South-Africa, *ibid.*, Vol. 4, p. 159—164.
- (1903G), On the Classification of the Theriodonts and their Allies, in: *Rep. South African Assoc. Adv. Sc.*, Vol. 1, p. 1—9.
- (1904), On some points in the Anatomy of the Anemodont Skull, in: *Records Albany Mus.*, Vol. 1, p. 75—82.
- (1905A), On the Structure and Affinities of the Endothiodont Reptiles, in: *Trans. South African phil. Soc.*, Vol. 15, p. 259—282.
- (1905B), On the Affinities of the primitive Reptile *Procolophon*, in: *Proc. zool. Soc. London*, 1905, Vol. 1, p. 212—217.
- (1910), A comparison of the Permian Reptiles of North America with those of South Africa, in: *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, Vol. 28, p. 197—234.
- BROWN, BARNUM (1905), The Osteology of *Champsosaurus* Cope, in: *Mem. Amer. Mus. nat. Hist.*, Vol. 9, p. 3—26.
- BURCKARD, O. (1902), Über die Periorbita der Wirbeltiere und ihre muskulösen Elemente, in: *Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.*, Jg. 1902, Suppl.-Bd. p. 79—98.
- BURCKHARDT, R. (1900), On *Hyperodapedon Gordoni*, in: *Geol. Mag.*, Decade 4, Vol. 3, p. 486—492, 529—535.
- CASE, E. C. (1899), A Redescription of *Pariotichus incisivus* Cope, in: *Zool. Bull.*, Vol. 2, p. 231—245.
- (1904), The Osteology of the Skull of *Dimetrodon*, in: *Journ. Geol.*, Chicago, Vol. 12, p. 304—311.
- (1905), The Osteology of the *Diadectidae* and their Relations to the *Chelydosauria*, *ibid.*, Vol. 13, p. 126—159.
- (1906), The Skull of *Edaphosaurus pogonias* Cope, in: *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, Vol. 27, p. 19—26.
- (1907A), Revision of the *Pelycosauria* of North America, in: *Carnegie Inst. Publications*, No. 55.
- (1907B), Description of the Skull of *Bolosaurus striatus* Cope, in: *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, Vol. 23, p. 653—658.
- (1910A), New or little known Reptiles and Amphibians from the Permian (?) of Texas, *ibid.*, Vol. 28, p. 163—181.
- (1910B), Description of a Skeleton of *Dimetrodon incisivus* Cope, *ibid.*, Vol. 28, p. 189—196.
- (1911), A Revision of the *Cotylosauria* of North America, in: *Carnegie Inst. Publications*, No. 145.
- COPE, E. D. (1871), On the Homologies of some of the Cranial Bones of the Reptilia, and on the systematic Arrangement in the Class, in: *Proc. Amer. Ass. Adv. Sc.*, 19. Meeting, 1870, p. 194—247.
- (1895), The Reptilian Order *Cotylosauria*, in: *Proc. Amer. phil. Soc. Philadelphia*, Vol. 34, p. 436—457.

- CORDES, E. (1910), Zur Morphologie des Gaumensegels, in: *Anat. Anz.*, Vol. 37, p. 305—318.
- CREDNER, H. (1888), *Palaeohatteria longicaudata* Cred.; die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden, Part. 7, in: *Ztschr. Deutsch. geol. Ges.*, Vol. 40, p. 490 bis 558.
- DUVERNOY, M. (1832), Mémoire sur les caractères tirés de l'Anatomie pour distinguer les Serpens vénimeux des Serpens non vénimeux, in: *Ann. Sc. nat.*, Vol. 26, p. 113—160.
- EATON, GEORG F. (1910), Osteology of *Pteranodon*, in: *Mem. Connecticut Acad. Arts Sc.*, Vol. 2, p. 1—38.
- EDGEWORTH, F. H. (1907), The development of the head-muscles in *Gallus domesticus*, and the morphology of the head-muscles in the *Sauropsida*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc.*, Vol. 51, p. 511—556.
- (1911), On the morphology of the cranial muscles in some Vertebrates, *ibid.*, Vol. 56, p. 167—316.
- FILATOFF, D. (1906), Zur Frage über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren, in: *Anat. Anz.*, Vol. 29, p. 623—633.
- FRAAS, E. (1889), Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias, in: *Palaeontographica*, Vol. 36, p. 1—156.
- (1891), Die Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias- und Jura-Ab lagerungen; Tübingen.
- (1910), Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden, in: *Palaeontographica*, Vol. 57, p. 105—140.
- FRAAS, OSCAR (1878), Über *Pterodactylus suevicus*, Qu. von Nusplingen, *ibid.*, Vol. 25, p. 163—174.
- FUCHS, H. (1909A), Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeda, in: *Anat. Anz.* Vol. 35, p. 113—167.
- (1909B), Über Knorpelbildung in Deckknochen, nebst Untersuchungen und Betrachtungen über Gehörknöchelchen, Kiefer und Kiefergelenk der Wirbeltiere, in: *Arch. Anat. Physiol.*, *Anat. Abt.*, Suppl. 1909, p. 1—256.
- (1910A), Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere, etc., in: *Anat. Anz.*, Vol. 36, p. 33—95.
- (1910B), Bemerkungen über Monimostylie und Streptostylie, in: *Anat. Anz.*, Vol. 37, p. 250—256.
- FÜRBRINGER, M. (1900), Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln, 4. Teil, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 34, p. 215—718.
- (1904), Zur Frage der Abstammung der Säugetiere, in: *Festschr. HAECKEL, Jena 1904* (auch in: *Denkschr. med. naturw. Ges. Jena*, Vol. 11, p. 573—681).



- GADOW, HANS (1891), Vögel, in: BRONN, Class. Ordn. Thierr., Vol. 6, Abt. 4.
- (1901), Amphibia and Reptiles, in: Cambridge nat. Hist., Vol. 8.
- (1902), The origin of the Mammalia, in: Ztschr. Morphol. Anthrop., Vol. 4, p. 345—364.
- GAUPP, E. (1891), Die Columella der kionokränen Saurier, in: Anat. Anz., Vol. 6, p. 107—117.
- (1900), Das Chondracranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 14, p. 435—595.
- (1901), Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel, in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 10, 1900, p. 847—1001.
- (1902), Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 19, p. 155—230.
- (1905), Die Entwicklung des Kopfskelettes, in: O. HERTWIG, Handbuch der Entwicklungslehre, Vol. 3, Teil 2, 1906, p. 573—873.
- (1908), Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*, in: SEMON, Zool. Forschungsreisen Australien, Vol. 3, Teil 2, p. 541—788 (auch in: Denkschr. med. naturw. Ges. Jena, Vol. 6).
- (1910), Säugerpterygoid und Echidnapterygoid nebst Bemerkungen über das Säugerpalatinum und den Processus basiptyergoideus, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 42, p. 315—431.
- GEGENBAUR, CARL (1898), Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere Vol. 1, Leipzig.
- GERVAIS, P. (1853), Recherches sur l'Ostéologie de plusieurs espèces d'Amphibènes, in: Ann. Sc. nat. (3), Zool., Vol. 19, p. 293—312.
- HAGER, KARL P. (1906), Die Kiefermuskeln der Schlangen und ihre Beziehungen zu den Speicheldrüsen, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., p. 173—224.
- HAY, OLIVER P. (1908), On certain genera and species of carnivorous Dinosaurs, with special reference to *Ceratosaurus nasicornis* MARSH, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 35, p. 351—366.
- HOFFMANN, C. K. (1890A), Eidechsen und Wasserechsen, in: BRONN, Class. Ordn. Tierr., Vol. 6, Abt. 3, Reptilien, Teil 2.
- (1890B), Schlangen und Entwicklungsgeschichte der Reptilien, *ibid.*, Vol. 6, Abt. 3, Reptilien, Teil 3.
- HOWES, G. B. and SWINNERTON, H. H. (1901), On the development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*, in: Trans. zool. Soc. London, Vol. 16, p. 1—86.
- v. HUENE, F. (1907—1908), Die Dinosaurier der europäischen Triasformation, in: Geol. Paläont. Abh., Suppl. 1.

- v. HUENE, F. (1910A), Ein ganzes Tylosaurus-Skelett, *ibid.*, Vol. 8 (N. F.) p. 297—314.
- (1910B), Neubeschreibung des permischen Stegocephalen *Dacyceps Bucklandi* (LOYD) aus Kenilworth, *ibid.*, Vol. 8 (N. F.), p. 325—338.
- (1911), Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier, *ibid.*, Vol. 10 (N. F.), p. 67—122.
- JAECKEL, O. (1902), Über *Placochelys* n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten, in: *Neues Jahrb. Miner. Geol. Palaeont.*, Jg. 1902, Bd. 1, p. 127—144.
- (1905), Über den Schädelbau der Nothosauriden, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, Jg. 1905, Vol. 2, p. 60—84.
- (1906), Über die Mundbildung der Wirbeltiere, *ibid.*, Jg. 1906, p. 7—32.
- (1907), *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony, in: *Resultate wiss. Erforschung Balatonsees*, Vol. 1, Teil 1, *Palaeont.*, Anhang, p. 3—90, Budapest.
- (1910A), Über das System der Reptilien, in: *Zool. Anz.*, Vol. 35, p. 324—341.
- (1910B) Über einen neuen Belodonten aus dem Buntsandstein von Bernburg, in: *SB. Ges. naturf. Freunde Berlin*, Jg. 1910, p. 197 bis 229.
- KATHARINER, L. (1900), Mechanik des Bisses der Solenoglyphen Giftschlangen, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 20, p. 45 und 751.
- KINGSLEY, J. S. (1900), The ossicula auditus, in: *Tufts College Stud.*, Vol. 1 (Sci. Ser.), p. 203—274.
- KOKEN, E. (1893), Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Nothosaurus*, in: *Ztschr. Deutsch. geol. Ges.*, Bd. 45, p. 337—376.
- KUNKEL, B. W. (1911), Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schildkrötenschädels, in: *Anat. Anz.*, Vol. 39, p. 354—364.
- LEES, J. H. (1907), The Skull of *Paleorhinus*, a Wyoming Phytosaur, in: *Journ. Geol.*, Chicago, Vol. 15, p. 121—151.
- LORTET, L. (1892), Les Reptiles fossiles du Bassin du Rhone, in: *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, Vol. 5.
- LYDEKKER, R. (1885), The Labyrinthodont from the Bijori Group, in: *Indian Pretertiary Vertebrata*, Vol. 1, Part 4, *Palaeontologia Indica* (Memoirs geol. Survey India).
- (1888—90), Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat. Hist.), London, Vol. 1—4.
- MARSH, O. C. (1884), The principal characters of American Jurassic Dinosaurs, Part 8, the Order Theropoda, in: *Amer. Journ. Sc. Arts*, Vol. 27, p. 329—340.

- MARSH, O. C. (1892). Notes on Triassic Dinosauria, *ibid.*, Vol. 43, p. 543—546.
- (1896). The Dinosaurs of North America, in: 16. Ann. Rep. U. S. geol. Surv. 1894—1895, Part 1, 1896, p. 133—414.
- MCGREGOR, J. H. (1906). The Phytosauria, with especial reference to *Mystriosuchus* and *Rhytidodon*, in: Mem. Amer. Mus. nat. Hist., Vol. 9, p. 27—101.
- MERRIAM, JOHN C. (1905). The Thalattosauria, in: Mem. California Acad. Sc., Vol. 5, p. 1—52.
- (1908). Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American Forms, in: Mem. Univ. California, Vol. 1, p. 1—196.
- V. MEYER, H. (1847—1855). Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalks; Frankfurt a. M. 1847—1855.
- MÜLLER, JOH. (1832). Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien, in: Ztschr. Physiol. (TIEDEMANN und TREVIRANUS), Vol. 4, p. 190—275.
- NEWTON, E. T. (1888). On the Skull, Brain, and Auditory Organ of a new Species of Pterosaurian (*Scaphognathus Purdoni*), from the Upper Lias near Whitby, Yorkshire, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London for 1888, Vol. 179B, p. 503—537.
- (1894A). On some new Reptiles from the Elgin Sandstones, *ibid.*, for 1893, Vol. 184B, Part 2, p. 431—503.
- (1894B). New Reptiles from the Elgin Sandstone. Description of two new Genera, *ibid.*, for 1894, Vol. 185B, Part 1, p. 573—607.
- NICK, L. (1912). Das Kopfskelet von *Dermochelys coriacea* L., in: Zool. Jahrb., Vol. 33., Anat., p. 1—238.
- NITSCH, C. L. (1822). Ueber die Bewegung des Oberkiefers der eidechsenartigen Amphibien, in: Deutsch. Arch. Physiol., Vol. 7, p. 68—85.
- NOPCSA, F., jun (1900). Dinosaurierreste aus Siebenbürgen, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 68, p. 555—591.
- OSBORN, H. F. (1903). The Reptilian Subclasses Diapsida and Synapsida and the early History of the Diaptosauria, in: Mem. Amer. Mus. nat. Hist., Vol. 1, p. 451—507.
- OWEN, R. (1865). Sauropterygia, in: Monogr. fossil Reptilia Liassic formations, Part 3, p. 1—40; Monogr. Palaeont. Soc. for the year 1863.
- (1876). Catalogue of the Fossil Reptilia of South Africa, London.
- (1881). Ichthyopterygia, in: Monogr. fossil Reptilia Liassic Formations, Part 3, p. 83—130; Monogr. Palaeont. Soc. for the year 1881.
- PARKER, W. K. (1883). On the Structure and Development of the Skull in the Crocodilia, in: Trans. zool. Soc. London, Vol. 11, p. 263—310.
- PETER, K. (1898). Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis glutinosus*, in: Morph. Jahrb., Vol. 25, p. 555—628.
- PETERS, W. (1882). Ueber eine neue Art und Gattung der Amphibaenoiden, *Agamodon anguliceps*, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, p. 579 bis 584.

- RATHKE, H. (1866), Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile, Braunschweig.
- SCHAUNSLAND, H. (1898), Zur Biologie der Hatteria, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, p. 701—704.
- (1900), Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria. Skelettsystem, schalleitender Apparat, Hirnnerven etc., in: Arch. mikrosk. Anat. Entw., Vol. 57, p. 747—867.
- (1903), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere, 1. Teil, Sphenodon, Callorhynchus, Chamaeleo, in: Zoologica, Vol. 16, p. 1—96.
- SEELEY, H. G. (1888A), Researches on the Structure, Organisation and Classification of the fossil Reptilia, Part. 1; On *Protorosaurus speneri* (VON MEYER), in: Phil. Trans. Roy. Soc. London for 1887, Vol. 178B, p. 187—213.
- (1888B), *ibid.*, Part 2, On *Pareiasaurus bombidens* (OWEN), on the Significance of its Affinities to Amphibians, Reptiles and Mammals, *ibid.* for 1888, Vol. 179B, p. 59—139.
- (1890), *ibid.*, Part 4, On the Anomodont Reptilia and their Allies, *ibid.* for 1889, Vol. 180B, p. 215—296.
- (1893), *ibid.*, Part 7, Further Observations on *Pareiasaurus*, *ibid.* for 1892, Vol. 183B, p. 311—370.
- (1895), *ibid.*, Part 9, Section 5, On the Skeleton of new *Cynodontia* from the Karroo Rocks, *ibid.* for 1895, Vol. 186B, p. 59—148.
- (1905), On the primitive Reptile *Procolophon*, in: Proc. zool. Soc. London, 1905, Vol. 1, p. 218—230.
- SIEBENROCK, F. (1893), Das Skelet von *Brookesia superciliaris* KUHL, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., Vol. 102, Abt. 1, p. 71—118.
- SMALIAN, C. (1885), Beiträge zur Anatomie der *Amphisbaeniden*, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 42, p. 126—202.
- STANNIUS, H. (1856), Handbuch der Zootomie. Zootomie der Amphibien, 2. Aufl., Berlin.
- STAPPENBECK, R. (1905), *Stephanospondylus* und *Phanerosaurus*, in: Ztschr. Deutsch. geol. Ges., Vol. 57, p. 380—437.
- STÖHR, PH. (1880), Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 33, p. 477—526.
- (1881), Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels, *ibid.*, Vol. 36, p. 68—103.
- SUSCHKIN, P. P. (1899), Zur Morphologie des Vogelskelets, 1. Teil, Schädel von *Tinnunculus*, in: Nouv. Mém. Soc. Natural. Moscou, Vol. 16, No. 2, p. 1—163.
- THILO, OTTO (1899), Sperrvorrichtungen im Tierreiche: in: Biol. Ctrbl., Vol. 19, p. 504—517.
- (1900), Ergänzungen zu meiner Abhandlung „Sperrvorrichtungen im Tierreiche, *ibid.*, Vol. 20, p. 452—461.



- THYNG, F. W. (1906), The Squamosal Bone in Tetrapodous Vertebrata, in: Tufts Coll. Studies, Sc. Ser., Vol. 2, p. 35—73. Auch in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 32, p. 387—425.
- VEIT, OTTO (1907), Über einige Besonderheiten am Primordialcranium von *Lepidosteus osseus*, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 33, p. 155 bis 203.
- VERSLUYS, J. (1898), Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat., p. 161—406. Auch inaug. Dissert. Gießen.
- (1903A), Over de verbinding van Quadratum en Schedel bij de Lacertilia, in: Tdschr. Ned. Dierk. Ver. (2), Vol. 8, Verslagen wet. vergad., p. LI—LIII.
- (1903B), Entwicklung der Columella auris bei den Lacertiliern. in: Zool. Jahrb., Vol. 19, Anat., p. 107—188.
- (1904), Ueber Kaumuskeln bei Lacertilia, in: Anat. Anz., Vol. 24, p. 641—644.
- (1909), Ein großes Parasphenoid bei *Dermodochelys coriacea* Linn., in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat., p. 283—294.
- (1910A), Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., p. 175—260.
- (1910B), Waren die Sauropoden Dinosaurier Pflanzenfresser?, in: Zool. Jahrb., Vol. 29, Syst., p. 425—450.
- (1911), Berichtigung zu FUCHS' Aufsatz: „Bemerkungen über Monimostylie und Streptostylie“, in: Anat. Anz., Vol. 38, p. 137—144.
- (1912), Über Streptostylie und ähnliche Zustände bei Sauropsiden, in Zusammenhang mit Bewegungen im Schädel, in: Verhandl. 8. intern. Zool. Kongr. Graz, Jena.
- WEBER, MAX (1877), Ueber die Nebenorgane des Auges der Reptilien, in: Arch. Naturgesch., Jg. 43, Vol. 1, p. 261—342.
- WIEDERSHEIM, R. (1877), Das Kopfskelet der Urodelen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 3, p. 352—448, 459—548.
- WILLISTON, S. W. (1898), Mosasaurs, in: Univers. geol. Survey Kansas, Vol. 4, Palaeont., p. 83—221.
- (1902), On the skull of *Nyctodactylus*, an upper Cretaceous Pterodactyl, in: Journ. Geol., Chicago, Vol. 10, p. 520—531.
- (1903), North American Plesiosaurs, Part 1, in: Field Columbian Mus. Publication 73, geolog. Ser., Vol. 2, p. 1—77.
- (1907), The Skull of *Brachauchenius*, with observations on the Relationships of the Plesiosaurs, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 32, p. 477—490.
- (1908A), The Cotylosauria, in: Journ. Geol., Chicago, Vol. 16, p. 139 bis 148.
- (1908B), North American Plesiosaurs, *ibid.*, Vol. 16, p. 715—736.

- WILLISTON, S. W., (1910), The Skull of *Labidosaurus*, in: *Amer. Journ. Anat.*, Vol. 10, p. 69—84.
- (1911A), Permian Reptiles, in: *Science (new Ser)*, Vol. 33, p. 631 bis 632.
- (1911B), Restoration of *Seymouria Baylorensis* BROILL, an American Cotylosaur, in: *Journ. Geol.*, Chicago, Vol. 19, p. 232—237.
- (1911C), A new Family of Reptiles from the Permian of New Mexico, in: *Amer. Journ. Sc.*, Vol. 31, p. 378—398.
- WINSLOW, G. M. (1898), The Chondrocranium in the Ichthyopsida, in: *Tufts College Stud.*, Vol. 1, p. 147—201. Auch in: *Proc. Essex Inst.*, Vol. 27, p. 87—141.
- WOODWARD, A. SMITH (1886), Note on the Presence of a Columella (Epipterygoid) in the Skull of *Ichthyosaurus*, in: *Proc. Zool. Soc. London*, 1886, p. 405—408.
- (1898), *Outlines of Vertebrate Palaeontology*, Cambridge.
- (1902), On two Skulls of the Ornithosaurian *Rhamphorhynchus*, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (7), Vol. 9, p. 1—5.
- (1904), On two new Labyrinthodont Skulls of the Genera *Capitosaurus* and *Aphaneramma*, in: *Proc. zool. Soc. London*, 1904, Vol. 2, p. 170—176.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel 31.

Fig. 1. Querschnitt durch die Verbindung von Quadratbein und Squamosum bei einem *Sphenodon*-Embryo (nach HOWES and SWINNERTON, 1901, tab. 5 fig. 13, etwas vereinfacht). 20 : 1.

*C* Columella auris. *Qua* Quadratbein (noch größtenteils knorplig). *Sq* Squamosum.

Fig. 2. Querschnitt durch das Basipterygoidgelenk bei einem *Sphenodon*-Embryo (nach HOWES and SWINNERTON, 1901, tab. 4 fig 3). 18 : 1.

*B. Gel* Basipterygoidgelenk. *Bsph* Basisphenoid. *Ept* Epipterygoid. *Kn* Knorpelscheibe. *Pc* Wand des Primordialcraniums. *Pr. bpt* Basipterygoidfortsatz. *Pt* Pterygoid.

Fig. 3. Basipterygoidgelenk von *Hemidactylus*; Querschnitt durch den Kopf eines jungen Tieres. Vergrößert.

*Ept* Epipterygoid. *Kn* Knorpelstück, welches die Gelenkfläche auf dem Pterygoide bildet; auf Schnitten weiter vorn ist es noch größer. *M* Muskel (Schädelpterygoidmuskeln). *Pr. bpt'* Basipterygoidfortsatz. *Pr. bpt''* knorpliger Endabschnitt desselben, welcher die Gelenkfläche bildet. *Pt* Pterygoid. \* Gelenkspalt des Basipterygoidgelenkes. † Gelenkspalt des Gelenkes zwischen Pterygoid und Epipterygoid.

Fig. 4. Innenansicht der rechten Hälfte eines durch einen Medianchnitt halbierten Hinterhauptes von *Sphenodon* (erwachsen), Spirituspräparat des Skelets. 8 : 3.

*Bi* Bindegewebe zwischen Supraoccipitale und Parietale. *Bo* Basisoccipitale. *Bsp* Basisphenoid. *Co* Hinterhauptcondylus. *Ep* Epipterygoid (oberes Ende). *Fm* Foramen magnum. *Kn* Knorpel zwischen Parietale und Supraoccipitale. *Pa* Parietale. *Pr. bpt* Basipterygoidfortsatz. *Psp*

Präsphenoid (knorplig). *Pt* Pterygoid. *So* Supraoccipitale. *Tub* Tuberculum sphenooccipitale. *W* knorplige Wand des Primordialcraniums. *Z* knorpliges Dach der Hirnkapsel (Processus ascendens tecti synotici), Schnittfläche. *III* Loch für den Nervus oculomotorius im bindegewebig-knorpligen Septum interorbitale. *V* Antrittsstelle des Nervus trigeminus. *VI* Loch für den Nervus abducens. \* verkümmertes Basipterygoidgelenk.

---



*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Some Points on the General Anatomy of *Gyrocotyle*.

By

**Henry B. Ward.**

Contributions from the Zoological Laboratory, University of Illinois,  
No. 12.

With plate 32.

During a scientific trip to southeastern Alaska, in 1906, I examined designedly some specimens of a local Chimaeroid fish, *Hydrolagus collei*, the rat fish common in those waters at moderate depths. In them I had the good fortune to find a number of specimens of an interesting parasite flatworm, *Gyrocotyle*, which I was anxious to study because of its peculiar morphological and systematic relationships to both Trematoda and Cestoda. The amount of material of this species which I secured at that time was not large and I endeavored to supplement it on the occasion of a second visit to the same region in 1909 with but indifferent results owing to various circumstances.<sup>1)</sup> A study of the material secured in these trips formed the basis of a paper read at the meeting of the

---

1) The primary object of my trips was the study of the Alaska salmon for the U. S. Bureau of Fisheries, and other items could receive only incidental attention. I am indebted to Hon. GEORGE M. BOWERS, U. S. Commissioner of Fish and Fisheries, for permission to use these results.

American Society of Zoologists at Minneapolis in 1910 and reported in preliminary fashion in the proceedings of that meeting. After the paper had been presented I learned that my friend and colleague Professor KOFOID of California had reported some work on the same form in a paper the appearance of which in printed form had been greatly delayed (KOFOID and WATSON, 1910) and that one of these authors had completed a study of the same worm. This has since appeared in print (WATSON, 1911) and forms an important contribution to our knowledge of these species and to the interpretation of the structure and relationship of the parasitic Plathelminthes.

Comparison of my own results with these shows, however, that on some points I am able to furnish further data and to correct what I believe to be errors in observation or interpretation.

### Historical.

WAGENER (1852) was the first to study and describe this species from its proper host. He named it *Amphiptyches urna* and described the anatomy in a manner substantially correct. Since writing my own paper and reviewing the work of intermediate authors I have had opportunity to study the original paper of WAGENER and his work will receive especial mention in the appropriate place. Many of his "errors" which have been "corrected" in later papers are in fact more careful and more precise observations than were made by his followers. DIESING had established somewhat earlier (1850) the genus *Gyrocotyle* for two parasites supposably from an antelope and a mollusk. Later WAGENER recognized the identity of the two genera and discarded the name he had proposed in favor of the earlier designation.

MONTICELLI (1888) was the first to recognize the true relationship of this form, allying it to *Amphilina* and including both in the Cestoda whereas previous authors had generally assigned it to the Trematoda. Somewhat later (1892) he established the group of monozoic cestodes, the Cestodaria, to include among others the species of *Gyrocotyle*.

SPENCER (1889) made the first extended study of the anatomy of this form. He described specimens taken from *Callorhynchus antarcticus*, a Chimaeroid from the seas of the southern hemisphere. LÖNNBERG'S paper (1891) included a more extensive study of this form than has even yet been made by any one else and is especi-

ally valuable for its description of the living animal. I shall have occasion to refer to his work under the various special sections of this paper.

BRAUN (1894) in his discussion of the Cestodaria summarized the facts already determined regarding the structure of *Gyrocotyle* and emphasized the trivial and uncertain character of the features used in distinguishing the two species previously reported.

HASWELL (1902) published a brief tho accurate study of a second species from southern seas. He endeavored to establish the specific character of various forms on the basis of the relative positions of the sexual pores, the spines, the eggs and embryos, and also on certain finer details in the structure of the reproductive system which will be discussed in a later section of this paper.

KOFOID & WATSON (1910) from studies on the living worm found that *Gyrocotyle* lies with its ventral face against the mucosa, attached by the rosette, or as they term it the scolex, which they regard as posterior while the mobile anterior end is free and bears the acetabulum. The face defined as ventral is normally always turned to the substratum, possesses heavier musculature and more abundant nerve supply. It bears the vaginal pore but not the uterine pore which is dorsal. The ventral surface as here defined has heretofore been regarded as dorsal. Observations on the living worm showed them that the acetabular end conducts itself as the functional anterior end. The rosette end is passive. This orientation is supported by the morphology of the nervous system which further shows evident similarity to that of planarians and of some heterocotylean trematodes.

WATSON (1911) elaborates the views already noted as advanced in the joint paper and discusses in detail the structure of the species found in the California Chimaeroid.<sup>1)</sup> She distinguishes four species including one new form, the type most frequently found in California. The most important part of the paper is undoubtedly the extended study of the hitherto relatively unknown nervous system in *Gyrocotyle*. On the basis of her findings she regards the cestode scolex as "a posteriorly situated organ of attachment".

---

1) I am informed by Doctor B. W. EVERMANN that this is the same species which I examined in Alaska, and that it should be designated not *Chumaera collei* but *Hydrolagus collei*.

Detailed reference to her work will be made under the special headings of this paper.

### Material.

The fish were taken in salmon traps incidentally and was brought to me at the cannery wharf. All of the rat-fish examined were infected with this parasite and each of them contained two parasites. The parasite was found in the spiral valve, save in one case: a fish that had been left without examination for more than a day owing to pressure of other duties; here one of the parasites had already migrated as far as the stomach. Such migrations of parasites after the death of the host are well known and have been reported even for this form by SPENCER, WATSON, and others. Conditions precluded making any extended observations on the living animal. Those which were made confirm on the whole the records of LÖNNBERG and WATSON which are both extensive and complete. Other investigators have made only casual observations on these activities.

The material obtained was preserved in corrosive sublimate with a trace of acetic acid, and in part was subjected to the method of shaking devised by Looss (1901) and utilized with such success by him and others. In this case the only result was to destroy the external layers of cuticula and subcuticula and also the finer folds of the rosette and lateral ruffles without bringing about the complete relaxation of the powerful musculature so that the method can not be regarded as valuable in dealing with these forms.

Complete series of sections in various planes have been made both in paraffin and in celloidin. Some portions have also been reconstructed in the effort to secure positive evidence on obscure points in the anatomy.

Some of the apparent discoveries in regard to structural details were so striking that I desired to compare my material first with the long known European form and later with material that had been studied by WATSON. Through the kindness of Professor W. N. PARKER, of University College, Cardiff, I received a dozen specimens of *Gyrocotyle* taken from *Chimaera monstrosa*. In a collection sent me for study by the U. S. Bureau of Fisheries is a single specimen also. At my request Professor KOFOID kindly sent me last September specimens from the same locality as those on which Doctor



WATSON worked. Unfortunately these went astray in the mail and it has been impossible up to the present time to make good the loss.

Some points can not be adequately discussed in advance of a comparison of this material with my own specimens. Meantime it has seemed wise to utilize part of the work in the present paper which deals chiefly with the general anatomy.

### General Anatomy.

In life the body of *Gyrocotyle* when moderately contracted is of a nearly opaque creamy white appearance that is but little altered by proper preservation. I did not have an opportunity to study specimens in extension; they are said to be more transparent. In alcoholic specimens the worm appears chalky white on the one hand or somewhat yellowish on the other according to the preservative employed and the length of stay in alcohol. My own specimens were very uniform in size, the worms in alcohol measuring 20 to 23 mm in length by 8 to 15 mm in breadth. The specimens from PARKER varied a little more widely but were about the same size and stage of sexual development. Apparently WATSON does not indicate the size or range in size of the specimens she studied. WAGENER had specimens which measured when extended 50 mm in length and 15 mm in width while the smallest he found was only 8 mm long and 1.5 mm broad in extension. The latter was so young that the sexual organs were only at the start of their development. LÖNNBERG also has recorded the discovery of young forms but the developmental stages are as yet entirely unknown.

In life the worm is flattened, leaf-like or linguiform when extended; preserved specimens, unless confined between glass plates when killed, are more or less contracted (Figs. 1 and 3). The body is thick, compressed, and conspicuously wrinkled. The folds or rolls of skin are irregular, variable in number, size, precise location, and in extent, yet in a superficial way they distinctly suggest metameric segmentation. They are as in many other cases only surface wrinkles and I have been able to trace no relation between them and internal organization. The general appearance of such a preserved specimen recalls strikingly the surface structure of the cestode proglottid under similar conditions of marked contraction. The transverse folds or wrinkles, which are only the expression of the action of the body musculature, are more prominent and the reduction in length of the worm greater than ordinarily is found, in the flukes, even

among such as are thick bodied and possessed of a richly developed musculature. While the resemblance in one sense is certainly superficial, yet it is the result of similar arrangement of the body muscles which resemble closely the corresponding structures in cestodes.

One recognizes at first glance the one pointed end, the other terminated by the rosette, and the lateral ruffles along practically the entire length of the thick, undivided mass of the body. The bluntly pointed end possesses a small pore, leading into a blind sucker, which however is not visible in entire specimens; because of this sucker the extremity which bears it may be designated as the acetabular end. The opposite end is abundantly characterized by the rosette or funnel. When, however, one seeks to determine the morphological value of these extremities, one is greeted by a conflict of opinions.

WAGENER regarded the acetabular end as anterior. MONTICELLI (1889) adopted this view on the basis of his own studies while various intermediate writers accepted the same interpretation without further investigation. The first to dissent was SPENCER (1889) who regarded the crenated extremity as anterior and the acetabulum as posterior. The same position was taken independently by LÖNNBERG (1891) who based his interpretation on the most extensive study of the species made up to that time and brought forward evidence on this point from 1) the movements of the living animal, 2) the structure of the nervous system, and 3) the slant of the spines. HASWELL (1902) discussed and rejected the view of SPENCER and LÖNNBERG. Finally KOFOID and WATSON (1910) in a way combined and reconciled these diverse views by indicating on the basis of their studies, especially of the nervous system, that the acetabular end was homologous with the anterior extremity of Trematoda while the rosette was equivalent to the scolex of Cestoda which tho often regarded as anterior must be construed in consequence of this and other morphological evidence as posterior. This also agrees with the observations of LÖNNBERG since the movements of the living worm and the direction of the spines only indicate the rosette as the physiological anterior extremity of *Gyrocotyle*. WATSON later follows this terminology, speaking of the acetabular end as anterior and the rosette as posterior.

In all of my specimens it was easy to distinguish two surfaces. One of these is strongly curved, the other is nearly plane (Figs. 11, 12, 13), and this condition is maintained thruout the length of the

animal, even tho this surface is more strongly convex in the thicker central part of the body. In preserved specimens the ruffled edges of the body are bent over the plane surface and cover nearly or fully the fourth of its area next to each margin. The convex surface is relatively uncovered, except on its lateral slope when the ruffles appear in profile as is apparent from a glance at the corresponding surfaces of the worms figured in the plate. The development of the musculature is associated distinctly with this difference in form. One notes a heavy layer of transverse muscles parallel to the plane surface whereas the corresponding layer is not nearly as well developed on the other side of the body.

WAGENER designated the surface which carries the canal pore as dorsal and noted the fact that the arched dorsum shows little of the lateral folds while the flat ventral surface, the side with the female pore, is considerably covered by these ruffles in all preserved and somewhat contracted specimens. LÖNNBERG says also that the ventral surface in much contracted specimens is very flat and even, whereas the dorsal surface is strongly convex. He notes also that the lateral folds turn under and cover in large part the ventral surface, leaving the dorsum bare. Both authors made observations in the living worm and neither intimates any departure from the normal in the orientation of the worm as regards the substratum. It is accordingly a matter of surprise to read in KOFOID & WATSON (1910, p. 1): "Its orientation in attachment thus corresponds to that of the heterocotylean trematode. The face here defined as ventral is the one which the animal always turns to the substratum when it is normally active. It possesses the heavier musculature, and more abundant nerve supply, and does not bear the uterine pore, which is dorsal, but does bear the vaginal pore. The ventral surface as here defined has hitherto been regarded as dorsal."

WATSON (1911) is more difficult to interpret as she writes (p. 366) "in the median dorsal line lies the opening of the uterus . . . The vaginal opening [is] on the ventral surface and the penis opening on the dorsal surface." This agrees precisely with the previous paper in reversing the ordinary terminology. But later on she writes (p. 367): "In contracted specimens the folds of the two sides are invariably drawn toward each other on the ventral (canal opening) surface." Now the canal pore does lie on the surface she previously called ventral but never so far as my experience goes on the surface partly covered by the folds. My observations are

shown by the figures which indicate the canal pore always on the bare surface and this is in precise agreement with the extended observations of LÖNNBERG. This may be passed by with other smaller items as a lapsus calami, and a few words devoted to a critical examination of the general position taken by KOFOID and WATSON since it is all important to determine whether they are justified in reversing the hitherto accepted orientation. Their argument is evidently three fold being based on, 1) homology with the Heterocotylea, 2) activities of the living worm, and 3) structure of muscle and nervous systems. The first point, being only an interpretation can not be given great weight of itself, and furthermore might be conceded without justifying any change in the accepted terminology. On the second item I can offer no personal evidence but must call attention prominently to the observations of LÖNNBERG which are extended and apparently not in accord with this view. On the last point what has already been said regarding the muscles indicates a possible confusion in the paper under consideration. All of the figures given in my plate (Figs. 11, 12, 13) are similarly oriented. In all sections the muscle layer near the plane surface is so prominently developed as to suggest a creeping organ analogous to the Gastropod foot. Finally the canal pore lies on the convex surface near which the canal is seen in section (Fig. 13) and opposite to the well-developed muscular mass. Perhaps it is wise to call attention to a certain unnaturalness in orienting this form with the convex surface as ventral. While WATSON is not specific on this point, and does not figure any sections, yet I can hardly doubt that the specimens she handled showed the same form that characterizes every one of mine from the same host. But leaving this entirely aside, I am unable to find any support in the structure of the worm for the view advanced by KOFOID & WATSON and do not feel that they have given due consideration to the evidence adduced by LÖNNBERG. My demonstration that the major development of the musculature lies near the surface heretofore regarded as ventral and not on that which they designate by this term, coupled with the fact that WATSON places the canal pore on the surface "invariably" covered by the lateral folds, impel me to reject their interpretation and to adhere to the views of WAGENER, LÖNNBERG and other previous investigators.

One may readily recognize four regions of the body as follows:



1. The acetabular or cephalic cone (Kopfzapfen).
2. The main visceral mass.
3. The lateral frills or ruffles.
4. The terminal rosette.

The cephalic cone is the only region which is not equally distinct in all specimens. Under conditions of extreme contraction (Fig. 7) it all but disappears in the general mass of the body altho under other conditions it is easily distinguished or even conspicuously marked off from the rest. In general this cephalic cone may be described as the acetabular tip of the body, the proximal boundary of which is indicated by the furrow which has been called the genital notch (Fig. 8). This furrow lies at the point where the lateral folds begin. It is not always distinct and yet is not merely an asymmetrical indentation of one margin as indicated by WATSON. The cephalic cone (Fig. 5) when fully extended measures 5 mm in length or more. It is mobile, like the corresponding region in flukes, and may be reflexed so far as to stand nearly parallel to the main mass of the body. On either side it tapers to a sharp ridge which appears in lateral aspect like a line (Fig. 6). This region is entirely devoid of the lateral ruffles which characterize the main body mass and have their anterior termination at the genital furrow. Along the sides of the anterior cone are seen sparsely scattered spines. They are located usually near the ridge and are wanting over the general dorsal and ventral surface of the cone. By reason of this limited distribution they appear in highly contracted specimens as "cheek patches" (Fig. 8), right and left of the acetabulum, in which the spines owing to the contraction are so closely set that they constitute gray dotted areas of a conspicuous type. This feature so characteristic in the anterior aspect of the animal appears to have passed unnoticed at the hands of some investigators altho noted and figured by WAGENER.

The genital notch, so-called, or better the furrow which separates the anterior cone from the general body mass is fairly distinct in specimens representing all degrees of contraction. It appears not merely on one margin but on both and varies only in the depth and distinctness it possesses in different individuals. Two of the external orifices of the body are not in the notch but at least close to it altho by no means always so distinct as to make their determination an easy matter.

Extending along either side from the genital furrow to the

posterior rosette is a conspicuous, highly developed compound fold or ruffle. This is borne on the angle of transition between the distinctly flattened ventral surface and the arched dorsum. From the dorsal aspect the ruffles are seen in profile only. As they are reflexed over the ventral surface and cover its lateral portion, one sees almost the entire frill in a purely ventral view of the worm (Fig. 2). The lateral frills or ruffles are thick, heavy, dark, with edges rounded, often slightly thickened, and smooth (Fig. 9). At the same time the margin is notched, crenated, and subdivided into rounded lobes at different points and in different specimens. The color as well as the mass is due to the crowded vitelline follicles which are visible even in alcohol material as dark dots, thickly distributed thru the folds, reaching almost to their margins where the arrangement is open enough to permit them to appear as discrete structures. In the deeper portions of the folds they lie so close together as to impart a uniform dark gray tone to the entire area. WAGENER (1852) says of the ruffles: "Je grösser das Thier, um so mehr sind diese Krausen entwickelt, die Breite dieses Falten-Randes mochten an dem grössten gesehenen Exemplare in der Mittellinie des Thieres ungefähr 4 mm betragen." He pictures the worm in natural size and in relaxed or extended condition, with the folds of the ruffles partly (in his Fig. 2) or almost entirely (Fig. 1) flattened out, and then also the animal in greatly contracted condition (Fig. 3). In the latter figure the folds appear closer, more numerous, more highly convoluted by far and more pronounced as a distinct part of the body than in the other figures. This figure resembles those of later observers more than his illustrations representing the worm in an extended condition. As a matter of fact these latter illustrations are just those which have been copied widely while the contracted figure which is closely identical with those of later investigators has remained relatively unknown or at least unnoted. Of the corresponding condition of the worm WAGENER says (p. 544) "das zusammengezogene oder auch todtte Thier ist voller Querrunzeln, die Seitenkrause stark gefaltet, die Schwanzkrause an den Körper herangezogen, so dass die beiden Oeffnungen des Trichters kaum zu finden sind. In diesem Zustande liegt der grösste Theil der Seitenkrausen auf der fast platten Bauchseite, während an den Rändern der gewölbten Rückenseite nur wenig von den Falten zu sehen ist." Now this description corresponds exactly to that given by other investigators so that one is forced to conclude that the elongated,

flattened form almost without lateral ruffles represents an unduly extended individual perhaps under narcotization, or else that the specimens obtained and studied by others have been in reality badly contracted and hence distorted in the other direction.

It is, however, easily possible that both of these conditions are normal under different circumstances and that in consequence the reports of different observers do not clash with each other. The oft quoted observations of LÖNNBERG on living worms support this view and several items in my own studies on alcoholic specimens confirm his position. In fact I would go further and say that the lateral ruffles are not such distinct and separate regions of the body as they seem to be in much contracted specimens. They represent marginal extensions which are crowded with gland follicles and without highly developed muscle layers such as are found in the body generally. Consequently when the main visceral region is reduced to a compact mass by contraction of the powerful longitudinal muscles, this thinner edge is thrown mechanically into folds or ruffles which vary in complexity with the degree of contraction of the animal and with the stage of development of the glands. Facts supporting this view are readily obtained by careful examination of any series of specimens.

Among the specimens at my disposal it was evident that the most highly contracted individuals had the most complicated ruffles (Figs. 1, 2), and that in the more extended specimens the ruffles were flatter, less convoluted and in shorter folds (Figs. 3, 4). Thus in one specimen the lateral ruffle measured 2 mm from the dorsal to the ventral limit of the folds; the latter were few, simple, i. e., not complicated by secondary convolutions, and sufficiently separated from one another that it was possible to see thru between the folds, the average distance between adjacent folds being nearly 1 mm. In the second specimen from the identical host the dorsoventral extent of the folds was between 4 and 5 mm. They projected further dorsad and extended much further over the ventral surface of the worm than in the first specimen. Moreover here the folds were not simple but were thrown into numerous secondary folds and the layers were so closely crowded together that in dorsal aspect they appeared to be in immediate contact. To this may be added the observation that in specimens placed under pressure the ruffles flatten out more or less and when the worm extends its body they disappear largely or entirely, as LÖNNBERG has shown. Evidently

then the extent and complexity of the lateral ruffles depend on the state of contraction. They also depend on the age of the worm as they are simpler in smaller specimens and more complicated in larger ones if both specimens are equally contracted. The depth of the ruffle is affected similarly by age altho not in such a striking fashion. As will appear later the lateral ruffles are filled by the follicles of the vitellaria and undoubtedly develop in connection with the growth of those glands. I do not doubt that a careful microscopical study of such small specimens as Lönnberg mentions would show that the folds and the vitellaria which they contain were relatively less developed and that a great part if not all of the differences in the folds as described by various authors may be attributed to the age and stage of contraction of the animals observed.

A most conspicuous structure at the posterior end in both living and preserved specimens is the terminal rosette. Its appearance and movements during life are described at length by WATSON; but some further features have been disclosed by a careful examination of my specimens that are important for the understanding of this organ and of the animal itself.

Viewed from the plane surface the rosette, to employ this most appropriate term suggested by SPENCER, appears as a tuft of folds circular in outline, turned a little towards this surface, but directed on the whole posteriad. Its relation is distinctly analogous to that of the terminal sucker of leeches. The folds of which it is composed are so closely crowded together and so complicated in their convolutions that one can not distinguish any pattern or arrangement (Fig. 10). As folds they stand in striking contrast with the lateral folds of the main body already described. The rosette folds are thin, delicate, semitransparent, sharp edged, not lobed or incised, and all nearly equal in length so as to give a uniform level to the general surface of the organ they form. The surface margins of the folds weave in and out in a labyrinthine pattern which resembles in striking fashion the rosettes of paper or cloth used for ornamental purposes. It is impossible to distinguish on external view any structures within the substance of these folds while their thinness and translucency appear to preclude the presence of much tissue of any sort. A study of sections demonstrates that the circular muscles are less conspicuously developed than in the body generally. The ultimate folds have no fibres or only very few and the subcuticula is clear and often displays a vacuolated character. Possibly this



indicates that it may function in absorption for which it is also adapted by its considerable area and thin cuticula. In any event the muscular mass is not developed to the excessive degree which one meets in the ordinary sucker of cestode or trematode. The longitudinal muscles are highly developed and in the alcoholic specimens much contracted so as to be strikingly conspicuous in cross sections.

The rosette folds do not contain follicles of the vitellaria. The latter stop with the lateral ruffles between which and the rosette folds there is always a distinct break, even tho in some cases the contraction of the body brings the two structures in actual contact so that they seem in consequence to be parts of one system. There is actually no connection and the intermediate region, so marked in *G. urna* as illustrated by various authors, can be demonstrated in sections here also even tho the stem of the funnel is short and thick. When one views the rosette from the convex surface of the body, it appears in profile, separated from the pore of the rosette canal by a distance less than half as great as the thickness of the rosette itself. In some contracted specimens one can often see in the median line, opposite the canal pore, a broad, wedge-shaped notch in the rosette. On examining specimens in which the body is more extended this notch is continued as a distinct median line traversing the organ to its center and separating the folds distinctly into right and left series so that the entire structure may be said to have the form of a broken circle and might be correctly designated as hippocrepian rather than circular. In expanded specimens of which the outer portions of the rosette folds have sluffed off as described by WATSON, the bilateral character of the rosette is very clearly shown. The folds stand here as two distinct series right and left of a median furrow and the posterior view shows that the right series swings around the posterior end of this groove and joins with the left series in a continuous line of similar folds. The posterior termination of the canal lies at the end of the groove and is hidden deep at the base of the folds so that its exact location can be determined only in sections.

The anterior orifice of the rosette canal is found in the mid dorsal line a short distance in front of the rosette. In specimens moderately relaxed it appears as a small pore, often difficult to locate precisely, and unaccompanied by any visible external structures or markings. In contracted specimens one notes projecting folds on

the margin of the pore of somewhat regular form which are pictured and are designated as a proboscis, both by SPENCER and by WATSON. In truth however this is in no sense a definite morphological feature. There are no special muscles nor even any increase in the thickness of the ordinary muscle layers at this point. In highly contracted specimens the muscles appear heavy and prominent because of the contraction but in cases where the muscles are relaxed one finds in a study of serial sections a perfectly uniform transition from the body wall to that of the canal. The different layers do not vary perceptibly in thickness at the mouth of the canal. The so-called proboscis is merely a hemorrhoidal puckering or evagination of the canal wall under the pressure of powerful muscular contraction; even tho somewhat regular in form it has no independent structure and no right to a specific designation. In the interest of morphological accuracy the term proboscis should be dropped. The inner muscle layer of circular fibres dips down at the canal pore and forms the coat which later is cut off as the circular layer of the canal. This is a prominent feature thru the entire length of the canal; it is located at about 60 to 80  $\mu$  from the lumen and forms a loose band of 30  $\mu$  or more in width in which the fibres are distinct, in general parallel, and extend in uninterrupted series around the circle (Fig. 13). Towards the central part of the canal this band becomes twice or three times as broad, it is also looser and not quite so sharply limited. Where cut tangentially it appears very broad and open, and here one can also detect a very delicate layer of fibres at right angles to these circular fibres. The longitudinal layer lies outside, i. e., further from the lumen of the canal and is evidently of very minor functional importance. The highly developed circular layer is a powerful sphincter muscle and its functional value in closing the canal when the rosette is acting as a sucker is too evident to need extended explanation. The special outlet must make the action of the sucker more immediate than is that of the ordinary imperforate cup-shaped acetabulum of trematodes and cestodes. The canal enters from the convex side as a narrow slit at right angles to the surface of the body. The vertical stretch is only 0.4 mm long as it turns almost immediately and proceeds posteriad and ventrad to the center of the rosette. Its total length is about 1.5 to 2 mm.

Near the extreme anterior end of the canal the lumen displays a stellate form due to the folds in the wall. These folds are so

pronounced that the passage way is almost closed, but they flatten out gradually and the lumen acquires a nearly circular outline which continues unchanged until it passes suddenly but without any break or structural change into the folds of the rosette. The maximum diameter of the canal in the contracted stellate region is 160 to 240  $\mu$ ; where the folds of the wall are flattened out this reaches 560 to 640  $\mu$  and gradually increases to about 1.1 to 1.4 mm just before the termination in the rosette. The lining of the canal is a cuticular layer similar to, and directly continuous with, that over the general surface of the body but thinner and without spines. Within it lies the same series of layers as formed in the body wall: the layer of nuclei noted by WATSON is especially distinct here. The oblique dorso-ventral muscles radiate from the wall of the canal to the body wall. They occur as elsewhere in the form of separate fibres and not in special bundles. At the posterior end the wall of the canal merges insensibly into the walls of the rosette folds. Here as at the anterior end one finds no special muscles or other peculiar structures to mark the limits of the organ. Between the canal and the outer surface of the body the space is filled by the characteristic parenchymatous tissue, the various muscle layers and oblique fibres, together with some few vitelline follicles, ducts and the nerve trunks. At the level where the canal originates the follicles are occasionally found near the median line but are mostly crowded together within the circular muscles at the edge of the body and in the lateral ruffles. They disappear entirely when the latter terminate. At the beginning of the canal there are two heavy centrolateral nerve trunks; these connect with the posterior complex near the posterior end of the canal. In brief then the wall of the canal is merely a continuation of the body wall, and the canal itself simply a passage way from the apex of the posterior sucker to the exterior. A slightly accentuated development of the circular muscles near the middle of its course serves as a sphincter to close the canal. The origin of the canal is possibly related to the formation of the posterior rosette from a right and left fold of the posterior body wall which fusing into a funnel left an open communication corresponding to the stem of the funnel. An indication of this bilateral origin is still to be seen in the groove which bisects the posterior and ventral portions of the rosette. The funnel margin is highly convoluted to form the rosette itself. The latter organ is clearly

a terminal sucker of a compound laminated type, analagous in structure to the folded suckers on the scolex of certain cestodes.

This organ has been described by some authors as a funnel with more or less folded walls and by others as a crowded series of fine folds in the form of a rosette. Some have sought to make this a distinction between different species. This certainly is not true in an absolute sense and even in the relative fashion in which this feature is employed by WATSON I am skeptical as to its validity. In the Alaska material I obtained myself and preserved by the same methods under approximately uniform conditions there is considerable variation in the number, fineness, and complexity of the rosette folds (cf. Figs. 1 to 4 and 10). In the specimens received from Professor PARKER the differences are even greater. Some of the specimens show the highly complicated folds said by WATSON to be characteristic of *G. fimbriata* and others show the simpler form illustrated by WAGENER, LÖNNBERG, and others. Indeed one of these specimens has a longer, very simple and truly funnel-like organ in the place of the usual rosette. One is forced to believe that two closely related species occur in the same host at the same place and time, or to say that the organ is in itself variable with the contraction or extension of the worm. WATSON has adopted the first alternative; all the facts which I have observed favor the latter. The early disintegration of the tissue in the rosette folds, and also in the lateral ruffles, as noted by WATSON, certainly does modify greatly the appearance and general form of the organ and thus contributes to the confusion. In one of my specimens the funnel form was very pronounced but the folds were evidently macerated and I could find no other reason than the form of this posterior organ for regarding this individual as a different species from the others I had in the same lot of specimens. The matter needs further evidence from observations made on living material under favorable circumstances. In this connection reference should be made to the observations of LÖNNBERG on the living worm (1891, p 17). He writes: "Wenn der *Amphityches* sich lebhafter bewegen will, verlängert er seinen Körper; die Querrunzeln an der Mitte des Körpers glätten sich aus, die dichten seitlichen Krausen wandeln sich dann zuerst in weniger zahlreiche Falten um und diese gehen darauf in einige wenige grosse Wellen über, die bald auch verschwinden und die Seitenränder glatt erscheinen lassen. Der Körper ist nun im Ligulastadium also platt und lanzettenförmig. Aber gleichzeitig hiermit



vollziehen sich am Trichter und dem Halsteil grosse Veränderungen. Dieser verliert seine seitlichen Falten, wird länger und schmaler und erhält eine cylindrische Form. Jener verlängert sich unverhältnissmässig mehr und zwar in der Weise, daß er von hinten und vorwärts sich in ein cylindrisches Rohr umwandelt, der krause Kopf wird immer kleiner und gleichwie vorwärts geschoben; dies geht natürlicher Weise so zu, dass nach und nach mehr von dem proximalen Theilen des Trichters zur Bildung des cylindrischen Rohres angewandt werden; bald sind nur die äussersten Lippen ein wenig kraus und schliesslich werden auch diese glatt und man hat eine solche eigentümliche Form, wie Fig. 36 zeigt, vor sich. Wenn der Trichter in einen solchen hohlen Cylinder umgewandelt wird, ähnelt er einem Proboscis recht sehr und scheint auch bei der Bewegung des Tieres als Tastorgan benutzt zu werden, indem er beim Hervorkriechen hin und her bewegt wird und sich bald kontrahirt, bald wieder ausdehnt. Bei höchster Ausdehnung hat dieser Cylinder, wie oben beschrieben ist, beinahe dieselbe Länge wie der ganze übrige Körper, in welchen er allmählig ohne Absatz übergeht. Es ist mir mit schnell tötenden Reagentien gelungen, einige Tiere in diesem Stadium zu fixiren, und wenn ich sie mit den gewöhnlichen, krausen Formen vergleiche, muss ich gestehen: hätte ich nicht selbst mit eigenen Augen die Umwandlung gesehen und die Zwischenstadien studieren können, so würde es mir kaum klar werden können nur zwei verschiedene Kontraktionszustände vor mir zu haben."

In view of the exactness of this record one is not warranted in explaining it as the result of confusing two different forms. One must hold it represents a normal condition of the worm and then seek for an explanation in the structure or in other conditions. So far as the study of preserved material extends one point with some bearing on this matter is seen in the highly contracted condition of the longitudinal muscles in the ordinary rosette. In connection with this it should be noted that the individuals which LÖNNBERG watched in this stage with a long cylindrical funnel in place of the ordinary rosette were all slender and evidently in maximum extension. Furthermore judged from the measurements he gives they were small and very young. It is not difficult to see that the form of extreme relaxation in the young worm may not be shown by the species when older and when the body is distended by the development of the several organs and the accumulation of large numbers of eggs in the coils of the uterus. And on the other hand the form manifested

by the rosette is just that which would be produced by the excessive contraction of a long thin-walled tube under the influence of a set of longitudinal muscle fibres inserted at various points along its course while the funnel form represents a stage of contraction intermediate between the long tube and the convoluted rosette. Finally LÖNNBERG evidently had more favorable conditions for observing the living animal than did WATSON as is clearly shown in the records of the activities observed by these two investigators. No doubt this was in part due to temperature which WATSON says is the most important factor in keeping the worms in good condition for study since "in warm weather they remain active for only a very short time".

The discussion of the reproduction system and of the differentiation of species in the genus *Gyrocotyle* is reserved for a later paper.

### Literature.

- BRAUN, M., 1889, Gyrocotyle, Amphiptyches und Verwandte. Zusammenfassender Bericht, in: Ctrbl. Bakt., Vol. 6, p. 436—441.
- , 1894—1900, Cestodes, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich, Vol. 4, Ib, p. 927—1731, pl. 35—59.
- DIESING, C. M., 1850, Systema Helminthum, Vol. 1, 679 pp., Vindobonae.
- , 1855, Sechzehn Gattungen von Binnenwürmern und ihre Arten, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Vol. 9, p. 171—185, pl. 1—6.
- HASWELL, W. A., 1902, On a Gyrocotyle from Chimaera ogilbyi, and on Gyrocotyle in general, in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 1902, Vol. 1, p. 48—54, pl. 7.
- KOFOID, C. A. and WATSON, EDNA E., 1910, On the Orientation of Gyrocotyle and of the cestode strobila, in: Proc. Seventh. intern. zool. Congr., 1907, Advance print, 5 pp., 3 fig.
- LÖNNBERG, E., 1890, Ueber Amphiptyches WAG. oder Gyrocotyle urna (GRUBE et WAGENER) DIESING, in: Verh. biol. Ver. Stockholm, Vol. 3, p. 55—61.
- , 1891, Anatomische Studien über Skandinavische Cestoden, in: Svenska Ak. Handl., N. F. Vol. 24, p. 1—109, pl. 1—3, 47 fig.
- LOOSS, A., 1901, Zur Sammel- und Conservierungstechnik von Helminthen. in: Zool. Anz., Vol. 24, p. 302—318.
- MONTICELLI, F. S., 1888, Saggio di una morfologia dei trematodi. Tese per ottonere la privata docenza in Zoologia nella R. Università di Napoli, 130 pp., ind. 1 p.
- , 1889, Gyrocotyle DIESING, Amphiptyches GRUBE et WAGENER, in: Atti Acc. Lincei Rendic. cl. sci. fis. mat. e nat. (4), Vol. 5, p. 228—230.
- , 1889a, Notes on some entozoa in the collection of the British Museum, in: Proc. Zool. Soc. London, 1889, p. 321—325, pl. 33.

- MONTICELLI, F. S., 1890, Alcuni considerazioni biologiche sul genere *Gyrocotyle*, in: Atti Soc. Ital. di Sci. Nat., Vol. 32, p. 327—329.
- , 1892, Appunti sui Cestodaria, in: Atti R. Accad. Sci. fis. mat. Napoli (2), Vol. 5, p. 67—78, 4 fig.
- OLSSON, P., 1896, Sur *Chimaera monstrosa* et ses parasites, in: Mém. Soc. zool. France, Vol. 9, p. 499—512, fig. 1—9.
- SPENCER, W. B., 1889, Anatomy of *Amphiptyches urna* GRUBE et WAGENER, in: Trans. Roy. Soc. Victoria, Vol. 1, p. 138—151, pl. 11—13.
- VAN BENEDEN, P. J. et HESSE, C. E., 1864, Recherches sur les bdelloides ou hirudinées et les trématodes marins, in: Mem. Ac. Belgique, Vol. 38, p. 1—142, pl. 1—13.
- WAGENER, G., 1852, Ueber einen neuen in der *Chimaera monstrosa* gefundenen Eingeweidewurm, in: Arch. Anat. Physiol., 1852, p. 543—554, pl. 14—15.
- , 1858, Enhelminthica No. V. Ueber *Amphilina foliacea* (*Monostomum foliaceum* RUD.), *Gyrocotyle* DIESING und *Amphiptyches* GR. W., in: Arch. Naturg., Vol. 24, p. 244—249, 1 pl.
- WATSON, EDNA E., 1911, The Genus *Gyrocotyle*, and its Significance for Problems of Cestode Structure and Phylogeny, in: Univ. Calif. Publ. in Zool., Vol. 6, p. 353—468, pl. 33—48.
-



### Explanation of the Plate.

#### Plate 32.

Fig. 1. Gyrocotyle from Alaskan host (*Hydrolagus collei*). Entire specimen viewed from dorsal surface. Much contracted individual. Magnified 2 diameters.

Fig. 2. Same specimen in ventral aspect.

Fig. 3 and 4. Extended specimen from Alaskan host, in dorsal and ventral aspects.

Fig. 5. Acetabular end of body in maximum extension, viewed from dorsum showing spines near margins. The cephalic lobe is flexed ventrad almost at right angles to the chief axis of the body. Specimen from *Chimaera monstrosa*. Magnified 4,5 diameters.

Fig. 6. Same specimen in lateral aspect.

Fig. 7. Acetabular end of body in maximum contraction. Viewed from dorsal surface and showing groups of spines, genital furrow and beginnings of lateral ruffles. Specimen from Alaska. Magnified 8 diameters.

Fig. 8. Same as last, viewed en face. The acetabulum, contracted cephalic cone, "cheek patches" of spines, and lateral ruffles are all projected on the rounding visceral mass of the body. Magnified 8 diameters.

Fig. 9. Portion of lateral ruffle viewed from the side. From Alaska specimen. Magnified 6 diameters.

Fig. 10. Terminal rosette in specimen from Alaska, viewed en face. Magnified 6 diameters.

Fig. 11. Trans-section of body near acetabular end in much contracted Alaskan specimen showing *a*, acetabulum; *n*, nerve cord; *t*, testicular follicles; *u*, uterus; *v*, vitelline follicles. The subcuticula is wanting over the most of surface.

Fig. 12. Trans-section of body is same specimen relatively far back just in front of rosette. Letters as before; *o*, ovarian follicles. Magnified 14 diameters.

Fig. 13. Trans-section of body in same series just behind the opening of the rosette canal. *c*, canal with sphincter muscle. Magnified 14 diameters.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Frühe Entwicklungsstadien des Igels und ihre Bedeutung für die Vorgeschichte (Phylognese) des Amnions.

Von

A. A. W. Hubrecht in Utrecht.

Mit Tafel 33 - 36 und 35 Abbildungen im Text.

Bereits vor 23 Jahren wagte ich meine ersten Schritte auf dem Gebiete der Igelontogenese (1889). In der Zwischenzeit wurde noch öfters von mir Material gesammelt, welches zum Teil den Arbeiten meiner Schüler RESINK (1902), VAN HERWERDEN (1906), F. MULLER (1905) und Anderen gedient hat, zum Teil von mir selbst für Vergleichen mit den seitdem von mir studierten Tieren (*Tarsius*, *Tupaja*, *Sorex*, *Galeopithecus*, *Manis*) benützt wurde. Es hat sich dabei die Zahl der mir zur Verfügung stehenden allerjüngsten Stadien selbstverständlich bedeutend vermehrt und parallel damit dehnte sich die Zahl der Schnittserien, sowie der angefertigten Zeichnungen aus. Ich möchte bei dieser Gelegenheit einige dabei an den Tag getretenen Tatsachen — auch bildlich — zur Darstellung bringen und zu gleicher Zeit auf deren Bedeutung für die ebenfalls seit 1889 von mir vertretene Auffassung von der Genese des Amnions Licht zu werfen versuchen. Daß 1908 im Laboratorium zu Münster eine Arbeit von JACOBFEUERBORN über „Die intra-uterine Ausbildung der äußeren Körperform des Igels“ (1908) angefertigt wurde, hält mich nicht davon zurück, dennoch auf die Veröffentlichung von neuen

Abbildungen Gewicht zu legen, weil eben die JACOBFEUERBORN'schen Zeichnungen hauptsächlich Ventralansichten sind. Für das Ausarbeiten einer Normentafel der Igelentwicklung in der KEIBEL'schen Serie fehlen mir Mut und Zeit: derjenige, welcher sie zu unternehmen wünscht, kann dabei die hier in Utrecht vorhandenen über 400 Igelserien gerne benutzen und außerdem noch reichliches ungeschnittenes Material bekommen.

Die früheren Furchungsstadien des Igels werden im Oviduct angetroffen; die meisten sich bereits furchenden Eier sind noch von einem Mantel von Follikelzellen umgeben, wie sie von mir früher (1895) auch bei *Tupaja*-Eiern angegeben worden sind. Die Figg. 31—33 bestätigen dies für den Igel. Sobald die Zahl der Furchungskugeln über 8 gestiegen ist, treffen wir die Embryonen gewöhnlich nicht mehr im Oviduct, sondern sie sind dann bereits in das Uteruslumen gelangt. Es sind da die bestimmten Gewebsveränderungen der subepithelialen Schleimhaut bereits eingetreten, welche ich in einer früheren Publikation (1889) ausführlicher beschrieben habe und welche darauf ausgehen, bestimmte Abschnitte der Mucosa (welche als „Anheftungs-crypten“ näher zu bezeichnen wären) zur Aufnahme und zur baldigen Abkapselung der jungen Keimblase vorzubereiten. Diese Abkapselung, die uns nicht nur aus jener früheren Arbeit, sondern auch aus der Dissertation meines Schülers RESINK (1902) bekannt ist, findet natürlich nur dann statt, wenn eine Keimblase zur richtigen Zeit in der Nähe ist. Ich will damit nicht gesagt haben, daß die Vorbereitungsprozesse, welche behufs des Einnistungsprozesses innerhalb der mütterlichen Uterusschleimhaut vor sich gehen, öfters erfolglos bleiben; ich nehme im Gegenteil an, daß die Loslösung und Wanderung des befruchteten Eies durch die Tube in irgendeiner scharf regulierten, uns jedoch noch unbekanntem Weise die Schleimhautwucherung veranlaßt. In Ausnahmefällen enthalten solche gewucherte Mucosastellen keine Keimblase.

Hat die ganz junge Keimblase einmal den Boden der Anheftungs-crypte angefressen und sich in das sie dort umgebende subepitheliale, gefäßreiche und gewucherte Bindegewebe der Schleimhaut eingestekt, so besteht sie zunächst nur noch aus 1. der Trophoblasthülle, welche mehrere Zellschichten dick ist, 2. der mehr oder weniger eingebogenen (entypischen) Ectodermscheibe, 3. der Entodermbhase, wie es die Figg. 41—45 angeben. Die Höhle, welche sich zwischen der ectodermalen Keimscheibe und dem Trophoblast durch Dehiscenz bereits früh gebildet hat, ist bereits in diesem



Stadium die potenzielle Amnionhöhle (jetzt noch Uramnionhöhle), obgleich an der Bildung ihrer Decke weder embryonales Ectoderm noch auch Mesoblast teilnehmen. Selbstverständlich ist also gleich bei der ebenerwähnten Dehiscenz eine entypische Gestaltung (Fig. 40, 42) des Ectodermsschildes als natürliche Folge dieses Bildungsvorganges zu betrachten und wird beim Weiterwachsen diese Entypie bald durch eine flach ausgedehnte Lagerung des Ectodermsschildes ersetzt (Fig. 43, 45), wobei wohl ungefähr dieselben Bildungsgesetze vorherrschen, welche bei *Tupaja* den entypisch gebogenen Ectodermsschild sich in eine flach ausgebreitete Scheibe umbilden lassen (Textfig. A—C).

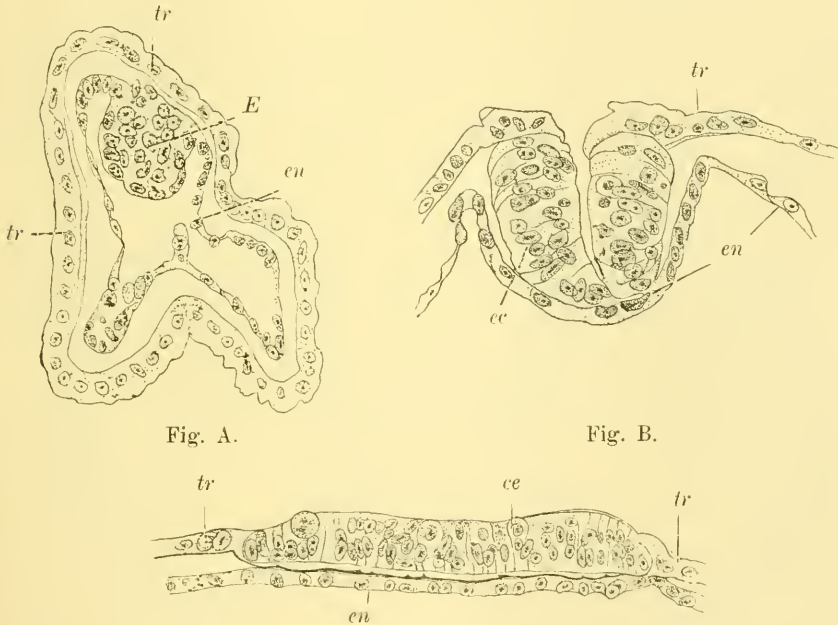


Fig. A.

Fig. B.

Fig. C.

Fig. A—C. Drei aufeinanderfolgende Phasen in der frühen Entwicklung von *Tupaja javanica*. In Fig. A bildet der Trophoblast einen geschlossenen Sack um Entoderm und Embryonalknoten herum. Das Entoderm des Keimschildes ist eben im Abspalten begriffen. In Fig. B fängt das zusammengebogene Embryonalschild *cc* an, sich aus der Trophoblastdeckung frei zu machen. In Fig. C ist es ganz abgeflacht und bildet das ectodermale Embryonalschild auf die obere Fläche der sphärischen Keimblase.

Nur muß hervorgehoben werden, daß, während bei *Tupaja* dieser Vorgang von einem Zerspringen der Trophoblastplatte begleitet wird,

bei *Erinaceus* dagegen wegen des eingekapselten Zustandes der Keimblase davon keine Rede sein kann, und es dadurch auch recht begreiflich wird, daß an unserem konservierten Material in diesem und dem nachfolgenden Stadium die Ectodermscheibe das eine Mal in Gestalt einer die Keimblase nach oben konvex abschließenden Decke, ein anderes Mal als eine entypisch nach innen gestülpte Platte auftritt. Wir treffen diese wechselnden Verhältnisse — sowie Mischzustände (Fig. 44) — während der ganzen Periode der ersten Ausbildung des Mesoblasts und haben, glaube ich, Recht, die erst erwähnte, flach ausgebreitete Lagerung des Ectodermschildes (Fig. 45) als die mehr normale, beim lebenden Tier wohl immer geltende Lagerung zu betrachten.

Somit wäre auch die bereits früher von mir veröffentlichten Abbildung (1902, fig. 8, tab. XII; 1909, fig. 48) des nur sehr kurz bestehenden Igelblastoporus<sup>1)</sup> in seinem normalen Verhältnis dahin zu ändern, daß die Keimscheibe wohl nicht konkav, sondern schwach konvex zu denken ist. Eine stärkere Vergrößerung dieses nämlichen Blastoporus kommt hier in Fig. 46a, b zur Abbildung.

Es liegen uns nun zunächst die Fragen vor: 1. wie ist die Anheftung des embryonalen Ectoderms innerhalb der Trophoblastschale? und 2. wie kommt die Uramnionhöhle, welche wir zu Anfang vom Trophoblast überdacht finden, zu ihrer ectodermalen Dachbekleidung; wie löst sich das Amnion von dem Trophoblast los und wie wird sodann noch die Amnionmembran zweischichtig?

Sind einmal diese Fragen durch genaue Beobachtung für den Igel beantwortet, so wird Vergleichung mit anderen Säugetieren vielleicht Licht auf die Frage werfen, ob die bekannte Amnionbildung durch Schließung einer Doppelfalte — wie wir sie bei Reptilien und Vögeln so unverkennlich vor uns haben — die phylogenetisch ältere ist oder umgekehrt.

Gleich zu Anfang treffen wir beim Wachstum der jungen Keimblase vom Igel Probleme, die an jene erinnern, welche sich beim Studium der allerjüngsten Fledermäuse aufdrängen. Wie bekannt hat DUVAL (1899) die Fledermausentwicklung ausführlich erörtert und ist dabei zu der Auffassung gekommen, daß ED. VAN BENEDEN

1) Diese bereits zehn Jahre alte Abbildung sowie deren Reproduktion in HERTWIG's Entwicklungsgeschichte (Bd. I, p. 945) und in meine Säugetier ontogenese (1909) war in jener ersten Gestaltung störend entstellt, weshalb ich mir erlaube sie hier noch einmal und zwar bei etwas stärkerer Vergrößerung darzustellen (Fig. 46 a, b).

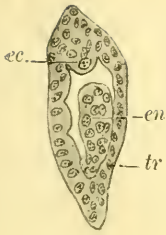


Fig. D.

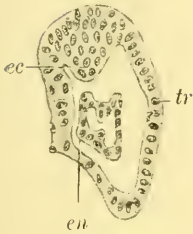


Fig. E.

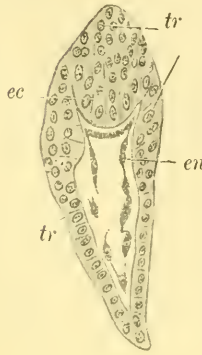


Fig. F.

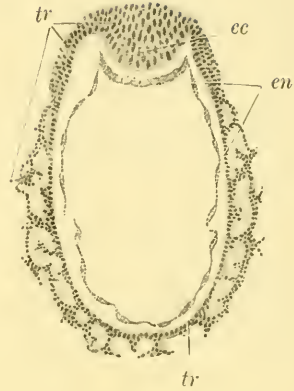


Fig. G.

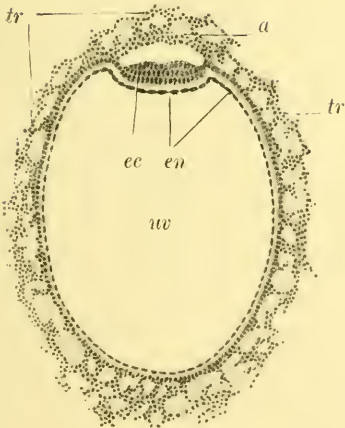


Fig. H.

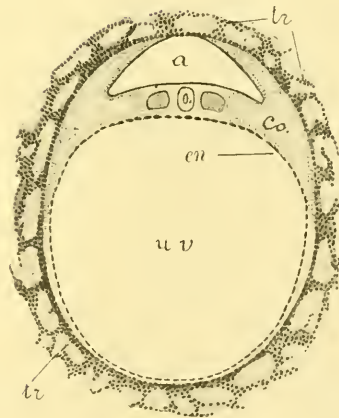


Fig. I.

Fig. D—F. Durchschnitte dreier sehr früher Stadien der Igelkeimblase. *tr* Trophoblast, *en* Entoderm, *ec* Ectoderm noch fest mit dem Trophoblast zusammenhängend. Fig. G. Ein etwas späteres Stadium, wobei schon bedeutende Lacunen, in welchen mütterliches Blut durchdringt in das wuchernde Trophoblast entstanden sind. Fig. H. Schnitt durch ein noch späteres Stadium, in welchem die Lacunen um die Keimblase rings herum entwickelt sind und wo das Urannion (*a*) als eine Spalte zwischen Trophoblast und embryonalem Ectoderm (*ec*) entstanden ist. Fig. I. Noch späteres Stadium der Igelkeimblase, in welchem die Entwicklung des Embryos weiter vorgeschritten ist und das Amniondach sich ausgebildet hat und äußerlich von Mesoblast bedeckt wird. *uv* Nabelblase, *co* Coelom.

mit seiner *Metagastrula* der Säugetiere Recht hatte; eine Auffassung, die nichtsdestoweniger von VAN BENEDEN selber (1899) nicht mehr geteilt wurde. Bei DUVAL basiert diese Auffassung z. T. auch darauf, daß er in den Embryonalknoten, der sich in der frühen Säugetierkeimblase gegen den Trophoblast abhebt, nicht die Mutterzellen von embryonalem Ectoderm und Entoderm erblickt, sondern daß er nur das Entoderm davon ableitet und das embryonale Ectoderm als eine spätere Wucherung des äußeren Ectoderms (resp. Trophoblastes) betrachtet.

Ich selbst habe die DUVAL'sche Auffassung bereits bei einer früheren Gelegenheit bestritten und muß jetzt mit Bezug auf den Igel hervorheben, daß die genaue Feststellung des allerfrühesten Auftretens des Entoderms sowie des embryonalen Ectoderms, auch hier noch kaum endgültig und mit genügendem Detail gelöst ist.

Aus früheren Publikationen (1889, 1909) geht hervor, daß während der Einbettung der Igelkeimblase in der mütterlichen Mucosa die obenerwähnte Dreiteilung in Trophoblast, Ectodermalknoten und Entodermalblase, wie sie uns in Stadien wie jene der Figg. 40 und 42 so äußerst deutlich vor die Augen tritt, noch nicht sichtbar ist: wir unterscheiden zunächst nur eine deutliche Trophoblasthülle, meistens — wenigstens an einer Seite — als eine mehrere Zellen dicke Schicht. Innerhalb dieser Trophoblastwand liegen Zellen, verschiedenartig zusammengedrückt (s. 1889 fig. 22—24 und hier Fig. 37). Dieser Zellenhaufen ist gelegentlich noch mit den Trophoblastzellen in Berührung. Stellt nun dieser Zellenhaufen, wie es bei *Tarsius Sorex*, *Galeopithecus*, viele Nagetiere usw. der Fall ist, die vereinigten Mutterzellen von embryonalem Ectoderm und Entoderm dar? Um dieses festzustellen fehlt uns noch ein deutliches Stadium, in welchem wir die direkte Abspaltung eines Entoderms aus diesen Zellhaufen wahrnehmen können, wie uns das bei *Tarsius* (02) und *Tupaja* (95) so überzeugend gelungen ist. Vielmehr tritt das Entoderm beim Igel so ungemein viel früher als geschlossene Blase auf (89 fig. 25, 26; hier Figg. 34—36, 38, 39), daß der Hypothese Raum gelassen wird: es sondern sich die Anlagen des Entoderms und des embryonalen Ectoderms an einem noch früheren Momente voneinander und zwar so früh, daß der Entoderm bereits in toto von den Urzellen des Embryonalknotens losgelassen hat, ehe dieser letztere noch als vorspringende Verdickung sich gegen die Trophoblasthülle abhebt. Zu dieser Vorstellung scheint uns ein Schnitt wie die der Fig. 37, Recht zu geben. In wieder



anderen Fällen (Fig. 34, 35) steht auch der Ectodermknoten wohl ausnahmsweise (oder vielmehr infolge Kontraktionserscheinungen während der Konservierung) — nicht mehr in Zusammenhang mit der Trophoblastschale.

Wie dem auch sein mag, es fehlen uns noch Stadien, welche uns den definitiven Scheidungsmoment des Ento- und des Ectoderms beim Igel vorführen. Daß die DUVAL'sche Auffassung der Verhältnisse bei den Fledermäusen, durch die beim Igel vorhandenen keine Unterstützung findet, brauche ich nicht weiter hervorzuheben; es deuten die Präparate der Fig. 40—42 zu sehr auf genaue Übereinstimmung mit Tarsius und Tupaja, wo die Verhältnisse so recht klar liegen. Daß kein Grund vorliegt, meinen früheren Standpunkt in dieser Angelegenheit, der auch von VAN BENEDEN geteilt wird, aufzugeben.

Unsere Besprechungen über den Werdegang des Amnions können somit ihren Anfang da nehmen, wo der Ectodermknoten scharf gegen den Trophoblast vorspringt und wo die Entodermblase bereits geschlossen ist. Ob die Entodermblase von vornherein die Trophoblastblase prall ausfüllt, läßt sich vorderhand noch nicht mit Sicherheit sagen. Es bestehen Keimblasendurchschnitte (1889 fig. 7 und 25; hier Fig. 35, 38; Textfig. E), welche dafür sprechen würden, daß bei *Erinaceus* vorübergehend, wie bei Tarsius, Affe und Mensch dauernd, die Entodermblase die Trophoblastblase nicht ausfüllt. Es bleibt natürlich die Möglichkeit offen, daß es sich bei *Erinaceus* um Kontraktionserscheinungen handelt. Erweist es sich später, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß wirklich beim Igel eine geschlossene Entodermblase, welche die Keimblasenwand noch nicht erreicht, regelmäßig demjenigen Stadium vorangeht, in welchem das Entoderm dem Trophoblast eng anschließt, so wäre die Frage der Überlegung wert, ob wir es hier mit einem phylogenetisch wichtigen Stadium zu tun haben, welches darauf deuten könnte, daß die Ursäuger eine die ganze Keimblase nicht ausfüllende Nabelblase besessen haben. Es ließe sich dies wieder verwenden bei der Beurteilung der Phylogenese des Primatenhaftstieles, bzw. der Allantois. Anderweitig (1907, 1909) habe ich darauf hingewiesen, daß die Möglichkeit: es sei der Haftstiel eine primitivere Einrichtung als die freie Allantois, nicht von der Hand zu weisen ist.

Fassen wir jetzt den Durchschnitt der Igelkeimblase ins Auge, der in Fig. 40 zur Abbildung kommt. Wir sehen da eine mit großen Lakunen versehene Trophoblastwand, eine geschlossene Entoderm-



blase, sowie einen Ectodermalknoten; zwischen diesem und den Trophoblast breitet sich die allererste Andeutung eines Dehiscenzzustandes vor, wie in Fig. 41 u. 42 weiter fortgeschritten dargestellt wird. Noch weitere Größenzunahmen der primitiven Uramnionhöhlung liegen uns vor in Fig. 44 und 45; erstgenannte Figur mit dem Ectodermalschilde so gebogen, daß man nicht bestimmt sagen kann, ob im lebenden Zustand hier ein konvexer oder ein entypischer Embryonalschild vorgelegen hat.

In allen den hier zitierten und abgebildeten Keimschildern ist die Anheftung noch die nämliche und zwar die direkt aus dem frühesten Zustand der Fig. 38 ableitbare, nämlich eine direkt gegen den Trophoblast anstoßende. Es fällt nicht schwer in allen diesen Fällen, sowie auch in vielen Dutzend anderen, die hier nicht zur Abbildung kommen, die Abgrenzung zwischen embryonalen Ectoderm und Trophoblast zu bestimmen. Dadurch gewinnt die Annahme an Bedeutung, daß embryonales Ectoderm und Trophoblast nicht ohne weiteres genetisch zusammengehören, jedenfalls das embryonale Ectoderm nicht — wie es DUVAL für die Fledermäuse will — als ein aus dem Trophoblast heraus differenzierter Abschnitt desselben zu betrachten ist. Ich brauche nur an *Tupaja* zu erinnern, um ein Beispiel heranziehen zu können, wo der Übergang zwischen embryonales Ektoderm und Trophoblast in späteren Stadien (Textfig. A—C) viel weniger scharf zu sein scheint, als wie er es im Anfang war (s. Textfig. A und B). Und darf daraus den Schluß ziehen, daß die Zustände, wie wir sie bei *Didelphia* antreffen (Textfig. J, K, L) und wie sie bei Sauropsiden in noch viel aus-

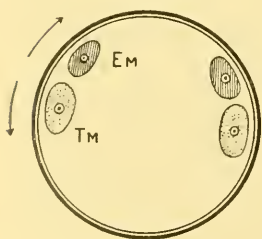


Fig. J.

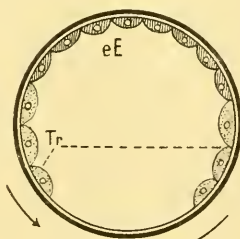


Fig. K.

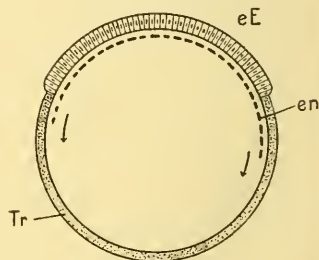


Fig. L.

Fig. J, K, L. Drei Schemata der Keimblasenbildung bei *Dasyurus* (nach HILL). *EM*, *TM* Ectoderm- und Trophoblastmutterzellen in frühesten Furchungsstadien. *e. E* embryonales Ectoderm. *Tr* Trophoblast. *en* Entoderm.

gesprochener Weise vorliegen, ganz zwanglos als sekundäre Ableitungen betrachtet werden können, anstatt als ursprüngliche, primitive, wie es bis jetzt immer getan wird.

Es erheischt diese Behauptung eine nähere Auseinandersetzung, weil eben dieser Punkt so leicht zu Mißverständnis Veranlassung gibt. Meine Auffassung, daß der Trophoblast der Säugetiere bei den Vorfahren der Ornithodelphia und Sauropsiden in irgend einer deutlichen Gestaltung vorhanden gewesen sein muß, erleichtert auch unsere phylogenetische Ableitung der Allantois in so bedeutender Weise, daß es gewiß der Mühe wert ist, sich die hier in Frage kommende Reihenfolge der Entwicklungsphasen des Trophoblastes noch einmal ins Gedächtnis zu rufen. Es soll also der Trophoblast bei den wirbellosen Vorfahren der Protetrapoden eine Larvenhülle gewesen sein — selbstverständlich von ectodermaler Herkunft —, welchem eventuell eine Rolle als Schutz- und Bewegungsapparat zukam. Durch Funktionswechsel hat diese Trophoblastschicht bei den ersten luftatmenden Vierfüßlern (die ihre Eier nicht mehr im Wasser deponierten), eine rasch zunehmende Bedeutung als Haft- und Ernährungsapparat gewonnen und hat bereits im paläozoischen Zeitalter die ausgedehntesten Variationsmöglichkeiten tatsächlich darbieten müssen. Darunter muß es welche gegeben haben, die zu den Stammformen der *Amniota-Allantoidea* hinübergeführt haben. Welches von jenen beiden so wichtigen Embryonalorganen: das Amnion oder die Allantois ist es nun gewesen, welches dabei am ersten erschienen ist? Und welche Vorgänge haben mitgewirkt, um allmählich die höheren Wirbeltiere mit ihrem so vergänglichen aber dennoch so komplizierten Embryonalhüllen aus jenen Protetrapoden hervorgehen zu lassen? Meiner Ansicht nach ist es die Selektion derjenigen Formen gewesen, welche am schnellsten die Trophoblastschicht zu vascularisieren wußten und darin ein vollwertiges Organ zum osmotischen Austausch mit dem Mutterblute gewannen, wodurch Placentation und Allantoisbildung eingeleitet wurden. Eine von vornherein reich vascularisierter Trophoblast, wie wir ihn noch bei den Primaten antreffen, ist dabei unzweifelhaft denjenigen Einrichtungen vorangegangen, wobei jene Vascularisation durch eine blasenförmige, freie Allantois veranlaßt wurde. Denn sobald Mesoblast sich über die innere Trophoblastwand ausdehnt, als erste Folge der Cöloentwicklung und damit der sog. Diplotrophoblast aus Leben tritt, ist Vascularisation dieses Diplotrophoblasts auf dem natürlichen Verbindungsweg eines nicht unterbrochenen Haftstiels gleich von Anfang

da. Und ist somit die Allantoisbildung und -Funktionierung beim Hühnchen anstatt ein primitiver, ein vollständig sekundär modifizierter und spezialisierter Zustand.

Zweitens ist die Amnionbildung, welche wohl ursprünglich als direkter Schutz des Keimschildes, durch unmittelbares Auftreten eines geschlossenen Wasserkissens oberhalb des embryonalen Ectoderms ins Leben trat, nicht notwendig mit dem Erscheinen der Allantois verknüpft. Sie hat aber dennoch eben die Möglichkeit eröffnet, daß die blasig gewordene Allantois eine freie Anheftungsstelle fand, wo sie ihrer Funktion gerecht werden konnte. Dies hat wohl BALFOUR dazu geführt (1881) die Hypothese aufzustellen, daß die Allantois zum Entstehen des Amnions beigetragen hat (l. c. p. 257). Die hier vertretene Anschauung weicht von der BALFOUR'schen bedeutend ab; wir werden aber unten Gelegenheit finden, darauf hinzuweisen, wie sich die BALFOUR'sche Hypothese ganz gut einreihen läßt in der Vorstellung, welche uns durch *Erinaceus* und andere Säugetiere als die wahre aufgedrängt wird (cf. S. 29).

Wenn es also die jetzigen höheren placentalen Säugetiere sind, die uns über Amniogenese und Allantoisphylogenese die einzig brauchbaren Daten verschaffen, so ist es selbstverständlich, daß es möglich sein muß, die Verhältnisse bei *Marsupialia*, *Ornithodelphia* und *Sauropsida* daraus in verständlicher Weise ableiten zu können. Nun läßt sich aus den Untersuchungen von HILL über *Perameles*, sowie von CALDWELL über *Phascolarctos* nichts anderes folgern, als daß wir in den *Marsupialia* nicht, wie es bis jetzt allgemein angenommen wurde, Zwischenstadia zwischen *Ornithodelphia* und *Monodelphia* zu erblicken haben, sondern daß in den *Marsupialia* Formen vor uns liegen, die von primitiven placentalen Säugetieren abstammen, bei welchen Amnion und Allantois bereits zur Ausbildung gekommen waren und bei welchen, nach dem Ausfallen einer richtigen und sogar verhältnismäßig intensiven Placentabildung, die Allantois sozusagen auf den Aussterbeetat gesetzt worden ist und eine ganz eigene, weit spezialisierte Ernährung des jungen, nur noch halb geborenen Tieres an der Stelle einer zurückgebildeten Placentation getreten ist.

Spätere Untersuchungen von HILL über einen anderen Marsupialier, den *Dasyurus*, haben uns daneben noch des weiteren unterrichtet, daß Trophoblast und embryonales Ectoderm sehr früh in einer gegenseitigen Lage angetroffen werden (Textfig. M), die sich am besten mit einer sphärischen Schachtel vergleichen lassen, wobei  $\frac{2}{3}$  die

Schachtel selbst (Trophoblast),  $\frac{1}{3}$  den Deckel (embryonales Ectoderm) vorstellen. Auf die Keimblasenwand läßt sich in einem bestimmten Stadium (HILL, 1910, Taf. 4, Fig. 40, 42—50) eine ganz unverkennbare Trennungslinie erkennen (Fig. Q, R), welche auf dieser Oberfläche Trophoblast und embryonales Ectoderm voneinander unterscheidbar macht, während die Zurückverfolgung jener beiden bis in die Furchungsstadien (Fig. J) keine Schwierigkeiten darbietet.

Um *Ornithodelphia* und *Sauropsida* ihren richtigen Platz in dieser regressiven Reihe anweisen zu können, haben wir nur die naheliegende Annahme zu machen, daß sich bei diesen, zusammen mit der Aufspeicherung eines Eidotters, bei der Furchung die Trennung der Furchungszellen in solche, welche den Trophoblast, und solche, welche den Embryonalknoten liefern werden, vollzieht, ohne daß diese Zellen entweder durch Lagerung oder durch sonstige Kennzeichen voneinander zu unterscheiden sind.<sup>1)</sup> Von einem Vorspringen eines Embryonalknotens innerhalb des sich zu einer Blase ausdehnenden Trophoblasts, wie es für alle Säugetiere (Eutheria) so charakteristisch ist, kann also bei Sauropsiden keine Rede sein. Nur mag davon bei *Ornithodelphia* noch eine Spur übrig sein (Textfig. N—P), wie ich das bei diesen Tieren an der Hand der spärlichen Abbildungen der erst noch vereinzelt vorhandenen Schnittserien SEMONS, WILSON und HILL'S wahrscheinlich zu machen suchte (1909, p. 28).

Bei Reptilien und Vögeln wäre die Sache dann so gelegen, daß die Trophoblastzellen nie die zur Bildung des Embryos mitwirkenden Mutterzellen sackartig umschließen, wie dies bei den frühesten Säugetierstadien (und auch wohl bei *Echidna* und *Ornithorhynchus*) der Fall ist. Bei den Sauropsiden sind also diejenigen vom Keimfleck zentrifugal um den Dotter herum sich ausbreitenden sogenannten Ectodermzellen, welche die äußere Hülle des Dottersacks bilden, als Trophoblastzellen zu deuten.

Am embryonalen Pol des Dottersackes wären jene Furchungszellen, welche die Bildungszellen des Keimschildes zu werden bestimmt sind und welche zu Anfang mit den Trophoblastmutterzellen zusammen in dem Keimfleck vereinigt lagen, als potentieller Embryonalknoten aufzufassen. Gleich von Anfang an tritt letzterer also am oberen Pol aus der Trophoblasthülle hervor an die Oberfläche.

---

1) Daß dennoch bei *Echidna* und *Ornithorhynchus* Übergangsmerkmale vorhanden sind, beweisen die Textfigg. N—P.



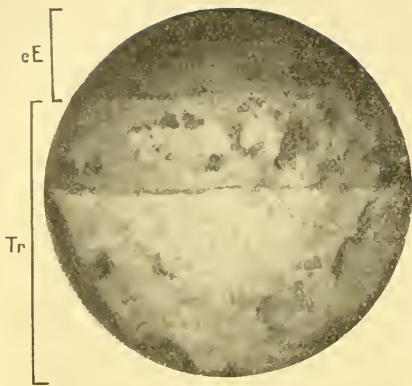


Fig. M.

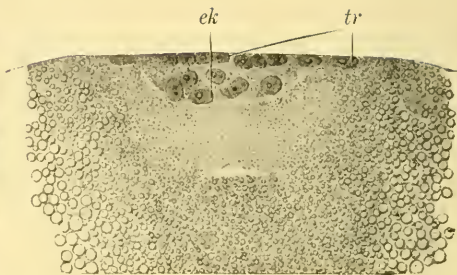


Fig. N.

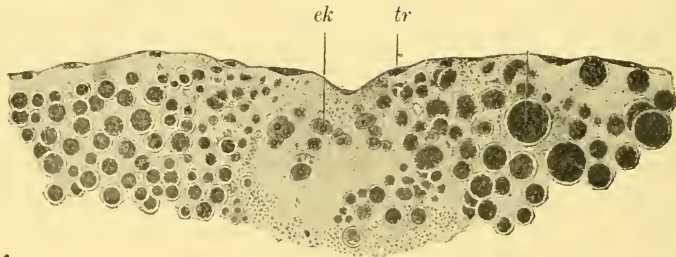


Fig. O.

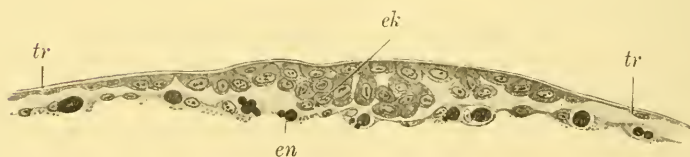


Fig. P.

Fig. M. Oberflächenansicht einer *Dasyurus*-Keimblase (nach HILL). *eE* Ectodermale Ectodermkappe. *Tr* Trophoblastwand der unteren Hälfte der Keimblase.

Fig. N. Querschnitt eines Furchungsstadiums von *Ornithorhynchus*. Der Unterschied zwischen Trophoblastzellen (*tr*) und Mutterzellen des Embryonal-knotens (*ek*) fängt an hervorzutreten (nach SEMON 1894).

Fig. O. Ein ähnliches noch etwas weiter vorgeschrittenes Stadium von *Echidna* (nach SEMON 1894).

Fig. P. Ein noch weiteres Stadium von *Ornithorhynchus*, worin Ecto- und Entoderm (*ek* und *en*) durch Delamination voneinander differenziert sind und wobei der Ectoderm an die Oberfläche gekommen ist. *tr* Trophoblast (nach WILSON und HILL 1907).



Ähnliches finden wir bei HILL (Textfig. J, K, L) für *Dasyurus* angegeben, nur daß hier die Differenzierung in embryonales Ectoderm und Trophoblast bereits in den Furchungsstadien nicht nachgespürt zu werden braucht, sondern tatsächlich sichtbar ist.

Bei *Tarsius*, *Tupaja*, *Sus*, *Cervus*, *Nycticebus* usw. ist jedoch die flache Ausbreitung des embryonalen Ectoderms auf einer Trophoblastkugel erst die letzte Phase (Textfig. C) eines anfänglich entypischen Zustandes, wo der Embryonalknoten noch völlig vom Trophoblast umschlossen ist, um erst allmählich in den Trophoblast interpoliert zu werden. In dieser Weise — und sie kann weder künstlich, noch forciert, noch unwahrscheinlich genannt werden — wäre die Brücke zu schlagen, worüber wir von den von uns als primitiver betrachteten Säugetierverhältnissen zu denjenigen der *Sauropsida* gelangen. Nun ist auch die Frage nach der Genese des Amnions und der Allantois verlegt und können wir für die Anfangsstadien dieser Bildungen keine Klärung mehr erwarten beim Huhn, welches begreiflicherweise immer als Ausgangspunkt dabei gedient hat, aber für die Phylogenese kein brauchbares Material liefern konnte. Wir sind somit in diesem Punkt auf die uns nur durch die verhältnismäßig so spärlichen rezenten Formen bekannte Säugetierklasse angewiesen, die fossil unbedingt viel reicher entfaltet war. Nun liegt bei der ausgestorbenen Säugetierreihe nicht die geringste Möglichkeit vor, jemals irgendwelchen sie betreffende embryologische Details nachzuspüren und müssen wir uns also selbstverständlich auf die noch lebenden Gattungen beschränken und diesen eine approximative Antwort auf die Frage nach dem weit hinter uns liegenden phylogenetischen Ursprung der Fruchthüllen abzuzwingen suchen.

Es sei dabei noch bemerkt, daß die oben entwickelten Ansichten, sowohl bei *Dasyurus* wie bei *Ornithodelphia* und *Sauropsida*, das Bestehen eines tief eingreifenden Unterschiedes zwischen der inneren ectodermalen Auskleidung des Amniondaches und der äußeren Bekleidung des sogenannten „falschen“ Amnions voraussetzen. Betrachten wir die Vorgänge der Amnionbildung beim Huhn oder bei sonstigen *Sauropsiden*, wo die Amnionfalte mit einem homogenen äußeren Ectodermbelag versehen zu sein scheint, so sind wir geneigt, nach Verschuß des Amnions die innere Auskleidung der Amnionmembran sowie die äußere der Membrana serosa (= subzonale Membran) einfach als ein nämliches peripheres Ectoderm aufzufassen. Dem ist aber nicht so; und sobald wir uns zu der Ansicht be-

kennen, daß infolge einer Erscheinung, welche von den Engländern als „precocious segregation“ angedeutet wird (und welche mit der Dotteranhäufung Hand in Hand gegangen ist), bei den *Sauropsida* die zur Trophoblastbildung bestimmten Furchungszellen mit denjenigen, welche die Embryonalbildung besorgen, ununterscheidbar in dem Keimfleck zusammenliegen, so wird es begreiflich, daß bis jetzt, wo immer die Entwicklung des Hühnereies der vergleichenden Embryologie als Ausgangspunkt gedient hat, diese Sachlage übersehen oder falsch gedeutet wurde.

Bereits vor drei Jahren habe ich die hier entwickelte Ansicht (1909. p. 36, Zeile 4 u. ff.) öffentlich ausgesprochen; dann ist ein Jahr darauf in der Entwicklung des Beutelmarders, *Dasypus*, ein Fall bei Säugetieren bekannt geworden (HILL, 1910), der, meiner Ansicht nach, der Hypothese dermaßen Unterstützung bringt, daß wir ihr den Wert einer tatsächlichen Aufklärung dieser schwierigen Vorgänge beilegen müssen.

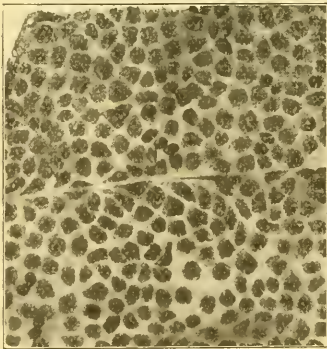


Fig. Q.

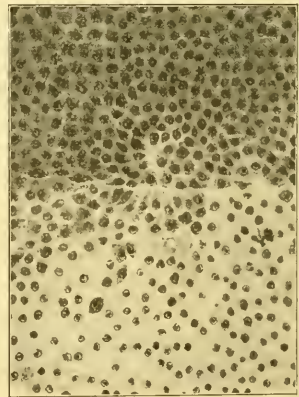


Fig. R.

Fig. Q und R<sup>1)</sup>. Oberflächenansichten der Keimblase von *Dasypus* (nach HILL) mit scharfer Trennungslinie zwischen embryonaler Ectoderm (oben) und Trophoblast (unten). Vgl. auch Textfig. M.

Es wird damit der Gebrauch des von mir vorgeschlagenen Namens „Diplo-trophoblast“, der sich zunächst nur auf Säugetiere be-

1) Die Fig. R habe ich im Vergleich mit HILL's Original um 90° drehen lassen. Ausgehend von seiner Fig. 39 scheint es mir, daß in der HILL'schen Figur eine Verwechslung von *tr. ect* mit *f. a* vorgelegen hat. Diese kleine Veränderung ist keineswegs von prinzipieller Bedeutung.

zog, auch für *Sauropsida* möglich: ein Diplotrophoblast ist auch hier als bestimmte Embryonalhülle vorhanden, sobald sich das Amnion geschlossen hat; dieser Sauropsiden-Diplotrophoblast wird aber weder direkt (wie bei Primaten), noch auch von der Area vasculosa aus (wie bei omphaloider Placentation) vascularisiert: dies geschieht ausschließlich von seiten der Allantois, welche in der Weise die Respiration des bebrüteten Eies möglich macht.

Der hier näher eruierte Unterschied, welcher zwischen dem Ectoderm des Amniondaches und der äußeren zelligen Hülle des Diplotrophoblastes besteht, wird nun von uns näher ans Licht gezogen werden müssen. Theoretisch liegt die Folgerung vor der Hand, daß sowohl bei Säugern, wie bei *Sauropsida*, die Trennungslinie (welche nur bei *Dasyurus* auf der Oberfläche der Keimblase

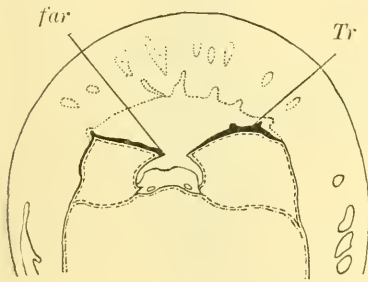


Fig. S.

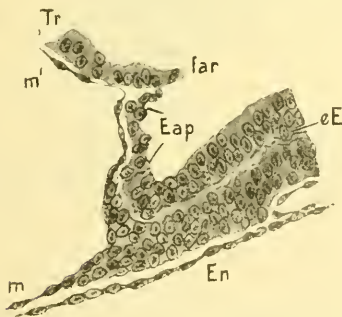


Fig. T.

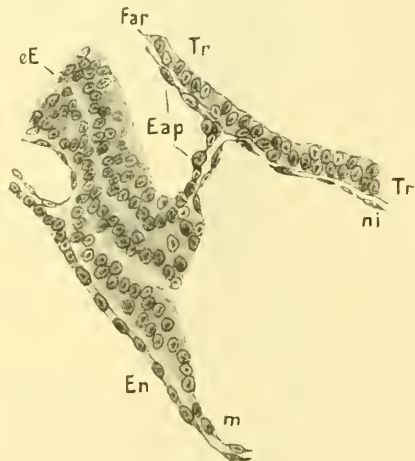


Fig. U

Fig. S. Schema der Schließung des Amnions bei der Spitzmaus (nach HUBRECHT 1894): scharfer Gegensatz der äußeren (trophoblastischen) und inneren (ectodermalen) Austapezierung der Amnionfalte.

Fig. T und U. Dieselben Übergangsstellen bei noch weniger vorgeschrittener Amnionschließung der Spitzmaus wie es die Fig. S angab. Stärker vergrößert. T links, U rechts. *Tr* Trophoblast, *E. ap* ectodermale Amnionplatte, *far* freier Faltenrand, *e. E* embryonales Ectoderm, *En* Entoderm, *m* und *m'* Mesoderm.

sichtbar wird, welche aber auch bei Sauropsiden — wenn auch nicht nachspürbar oder sichtbar — vorhanden sein muß) zugleich dem Rand der Amnionfalte entspricht. Nur dann würde der erwähnte Unterschied auch nach der Amnionbildung immer gültig sein. Es ist wünschenswert, daß in dieser Richtung neue Untersuchungen zur Prüfung angestellt werden. Bei jenen Säugetieren, von denen mir ausgedehnte Serien zur Verfügung stehen

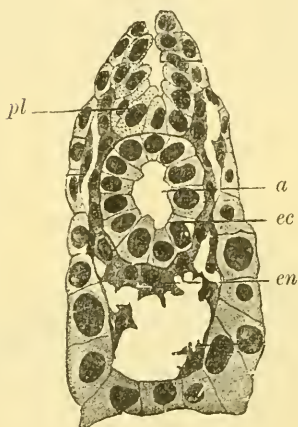


Fig. V.

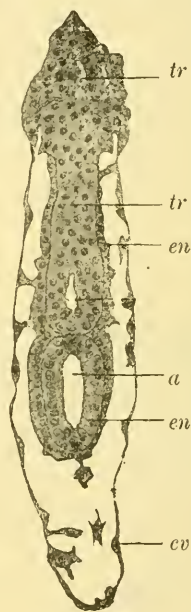


Fig. W.

Fig. V und W. Schnitte durch zwei frühe Stadien der Mäusekeimblase (nach SELENKA 1883). Der Trophoblast (*cv* und *tr*) ist in letzterer Figur zum Teil viel mehr reduziert wie in ersterer, während derjenige Teil (*pl*), welcher die Placenta bilden wird, viel ausgiebiger gewuchert hat. *a* Amnionhöhle.

(*Tarsius*, *Tupaja*, *Sorex*, *Talpa*) finde ich keinen Grund um daran zu zweifeln, kann aber auch nicht behaupten, daß ein zwingender Beweis (vielleicht mit Ausnahme von *Sorex* [Textfig. S, T, U]) schon jetzt vorliegt. Bei Nagetieren, wie Mäusen usw., wo die Amnionhöhle von Anfang an geschlossen ist, aber während der Entwicklung noch beschränkt wird, verdient es näher verfolgt zu werden (cf. Textfigg. V, W dieses Aufsatzes); bei jenen Formen, wie *Cavia*, *Pteropus*, *Galeopithecus*, Affen und Mensch, ist selbstverständlich die



äußere Bekleidung des Diplotrophoblasts oder des Chorion von trophoblastischer Natur und die innere Bekleidung der Amnionhöhle von einer nämlichen Herkunft wie das embryonale Ectoderm. (Textfig. DD—JJ.)

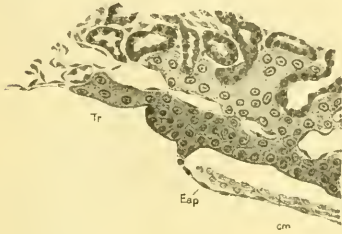


Fig. X.

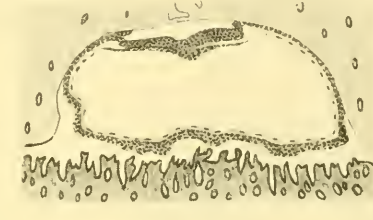


Fig. AA.

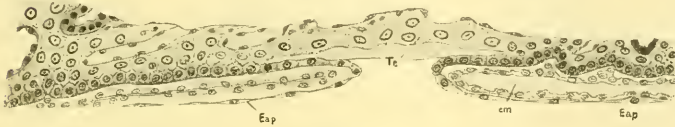


Fig. Y.

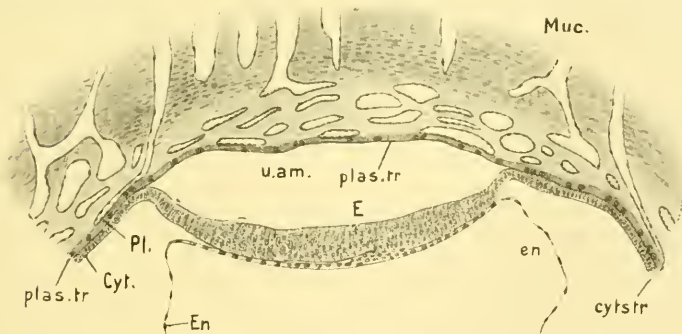


Fig. Z.

Fig. X und Y. Zwei Stadien der Amnionschließung bei der Fledermaus (nach DUVAL). *Tr* Trophoblast. *E.ap* ectodermale Amnionplatte. *cm* extraembryonaler Cöloium von einer Mesoblastfalte eingeschlossen.

Fig. Z. Uramnionhöhle von der Fledermaus (nach NOLF, l. c.). *U.am* Uramnionhöhle. *plas.tr* Plasmoditrophoblast. *cyt.tr* Cytotrophoblast. *E* embryonales Ectoderm. *en* Entoderm. *Muc* mütterliche Mucose.

Fig. AA. Querschnitt Fledermanskeimblase (nach DUVAL). In dieser angeblich nicht naturgetreuen Darstellung fehlt oberhalb der Uramnionhöhle die Trophoblastschicht, welche NOLF (Textfig. Z, *plas.tr*) wiedergibt. Fraglich bleibt also, ob an die Textfig. X (nach DUVAL) dasselbe *vitium originis* klebt, welches in Fig. Z vermieden zu sein scheint.



Es nimmt nun in dieser Hinsicht *Erinaceus* eben eine Mittelstellung ein. Beim Igel und bei *Gymnura*, sowie auch wahrscheinlich bei Fledermäusen werden wir Tatsachen vorfinden, welche uns zu einem noch bestimmteren Ausspruch das Recht verleihen werden; eben deswegen hatte ich es mir bei dieser Arbeit zum Ziel gesetzt, auf die beim Igel vorhandenen Verhältnisse näher einzugehen.

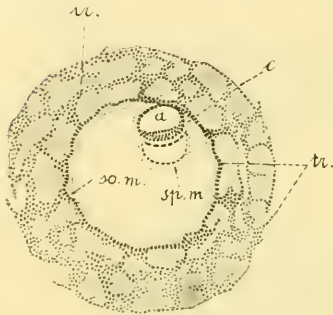


Fig. DD.

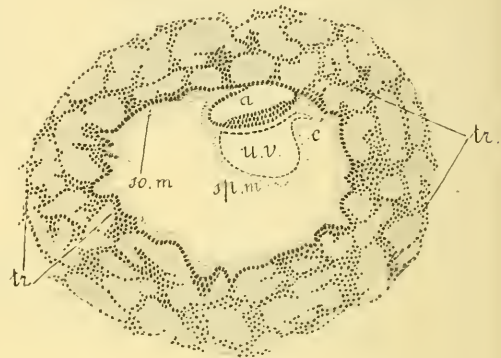


Fig. EE.

Fig. DD u. EE. Schematische Längsschnitte durch zwei Stadien der frühen Keimblase von Mensch und anthropoiden Affen, kombiniert aus SELENKA'S und PETERS' (1899b) Abbildungen. *c* Haftstiel, *so.m.*, *sp.m.* somatisches und splanchnisches Mesoblast, *a* Amnion und *tr.* Trophoblast.

Für die Fledermäuse hat DUVAL uns eine ausführliche Auseinandersetzung (99) hinterlassen. Darauf habe ich mich oben (S. 4) bereits bezogen und mußte gegen die dort besprochenen Ansichten Widerspruch erheben: in Bezug auf die Amnionschließung habe ich dazu keine Veranlassung und verweise in vollem Vertrauen auf seine Abbildungen der Figg. 96, 100—103, 117, 122, 123, 132.

Wir sehen daraus, daß das Amniondach zunächst als ein vom Ectodermschild emporwachsender Rand gebildet wird (Fig. 96): daß der hinter diesem zentripetal vorwachsende Ectodermmembran eine Mesodermfalte nachfolgt (Fig. 102), und infolgedessen, wenn diese Wachstumsprozesse bis oben vorgeschritten sind (Fig. 122), und die Faltenränder zusammenfließen (Fig. 128, 132), eine Amnionmembran gebildet vor uns liegt, welche (Textfig. X, Y) aus Ectoderm + somatischem Mesoblast besteht, sowie ein dies außen wieder umschließendes Diplotrophoblast, welches aus Trophoblast und ebenfalls somatischem Mesoblast aufgebaut wird.

Es werden die letzt zitierten Figuren DUVAL'S vielleicht nicht

ganz mit den meinigen, vom Igel zu gebenden, sich zu decken scheinen. Es kommt dies daher, weil DUVAL sich nicht ganz klar geworden ist über den Unterschied, der bei der Fledermaus besteht zwischen Cytotrophoblast und Plasmoditrophoblast. In dieser Hinsicht genauere Abbildungen sind diejenigen von NOLF (96; Fig. 2 Taf. 27), die ich direkt vergleichen möchte mit DUVAL's Fig. 96, dazu aber gleich bemerken muß, daß wenn DUVAL den Unterschied zwischen Cyto- und Plasmoditrophoblast übersehen hat, NOLF hingegen sich nicht bewußt geworden zu sein scheint, daß das aufsteigende Blatt des embryonalen Ectoderms eine Bildung *sui generis* vorstellt, wie es eine Vergleichung seiner Fig. 2 Taf. 27 mit DUVAL's Fig. 96 deutlich macht. Völlige Klarheit über die Fledermaus kann also nur durch eine Kombination der Resultate beider Forscher erlangt werden.<sup>1)</sup>

Es soll an dieser Stelle, wo von den Fledermäusen die Rede ist, auch noch des fliegenden Hundes (*Pteropus*) sowie der fliegenden Maki (*Galeopithecus*) Erwähnung geschehen. Wie uns LECHE mit seiner schönen Arbeit über vergleichende Anatomie des *Galeopithecus* belehrt hat, ist diese Form gewiß der ursprünglichen Fledermausstammform noch nahe verwandt. Bei ihm sowie bei *Pteropus* (Textfigg. FF—HH) entwickelt sich nach SELENKA (1892) das definitive Amnion nicht aus einem Uramnion wie beim Igel, sondern ist als vollendete Ectodermblase von vornherein ausgebildet, wie bei *Cavia*, Affe und Mensch (Textfigg. DD, EE). Hier soll also in noch weiter zurückliegenden Stammformen ein igelartiges Stadium vorangegangen sein und daraus soll durch „precocious segregation“ die geschlossene Blase allmählich entstanden sein. Somit halte ich die Fledermausverhältnisse doch nur für indirekt vergleichbar mit jenen beim Igel, weil bei ersteren ein *Pteropus*-Stadium in der Phylogenese angenommen werden muß.

---

1) Eine weitere ausführliche Bearbeitung der Fledermausembryologie steht baldigst zu erwarten von der Hand des Herrn Dr. J. H. F. KOHLBRÜGGE, der ein sehr ausgedehntes, von ihm selbst sorgfältigst zusammengebrachtes Material einer indischen Fledermausart bereits vor Jahren in meinem Laboratorium zu bearbeiten angefangen hat, danach aber durch andere Arbeiten von der Weiterbearbeitung abgehalten wurde. Vor kurzem wurde sein Material durch weitere Sendungen aus Java wieder vergrößert. Ich kann nur wünschen, daß unsere gegenseitigen Resultate sich in der wichtigen Frage der Amnionbildung, speziell mit Bezug auf die DUVAL-NOLF'schen Differenzpunkte, vervollständigen mögen.

Was sich da bei den Fledermäusen abspielt in den jungen Keimblasenstadien, wie sie DUVAL in seinen Fig. 45—58 und 60—77, 79—82, 84—87 darstellt, scheint mir deutliche Spuren eines früheren, an *Pteropus* erinnernden Entwicklungsstadiums des Amnions zutage zu tragen. Ein primärer Vergleich mit dem Igel wäre sodann ausgeschlossen.



Fig. FF.

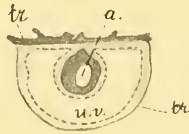


Fig. GG.



Fig. HH.

Fig. FF—HH. Drei halbschematische Abbildungen von Schnitten durch die Keimblase von *Pteropus* (nach SELENKA und GÖHRE 1892). In Fig. AA ist das embryonale Ectoderm noch eine solide Zellmasse; in Fig. BB ist eine Amnionhöhle *a* darin aufgetreten, in Fig. CC ist das definitive Verhalten zwischen Trophoblast (*tr*), Amnion (*a*), Embryo und Nabelblase (*uv*) zustande gekommen.

Die Frage, ob das Verhalten beim Igel oder dasjenige beim fliegenden Hunde, beim Meerschweinchen, Mensch und Affe als primitiver und archaischer zu betrachten ist, wäre also in dem Sinne zu beantworten, daß der Igel (und wahrscheinlich auch *Gymnura*) von den jetzt daraufhin bekannten Säugetiergattungen wohl dem allerersten Ausgangspunkt der Amnionbildung noch am nächsten steht.

Wir gehen also beim Igel von jenem Zustande aus (Fig. 45 u. 47), wo das Ectoderm schroff anstößt gegen den Trophoblast. Sobald die Mesoblastbildung im Gange ist — über das Detail dieses Bildungsvorganges werde ich an anderer Stelle und bei anderer Gelegenheit näheres zu berichten haben — sehen wir im Mesoderm eine periphere Spaltung auftreten (Fig. 48—54 co), welche selbstverständlich das Auftreten eines Cöloms, und zwar zunächst eines extraembryonalen Cöloms, zur Folge hat. Dieser Cölomraum, den wir früher bei *Tarsius* als einen hinter dem Keimschilde auftretenden Raum im ventralen Mesoblast beschrieben haben und der sich bei anderen Säugetieren als ein anfänglich flach crescentischer (*Sorex*, HUBRECHT, 94, Taf. 41, Fig. 79 u. 80), ebenfalls von hinten nach vorn sich ausdehnender Raum erkennen ließ, finden wir in ähnlicher Lage beim Igel (Fig 52). Der Pericardialraum entsteht ungefähr gleichzeitig in der Nähe des vorderen Randes der Keim-

scheibe, und bald nachher sind alle Cölomräume zu einem die Keimscheibe umkreisenden Raum geworden. Dieser zunächst hohlringförmige Raum wird also in seiner weiteren Ausdehnung behindert; nach außen vom massiven Trophoblast, nach innen von der prall aufgeblasenen Nabelblase, nach unten von der omphaloiden Placentation, nach oben vom primitiven Uramnionraum, wie es das hier gegebene Schema andeutet (Fig. 48—53).

Solange das Gefäßnetz auf der Nabelblase dem anwachsenden Embryo Nahrung und Sauerstoff zuführt, ist es begreiflich, daß die weitere Ausdehnung des Cöloms sich zunächst in entgegengesetzter Richtung entwickelt hat und daß Kräfte wirksam waren, um die Ectodermplatte, welche sich vom Trophoblast abgehoben und somit ein beschützendes Wasserkissen zwischen Ectoderm und Trophoblast geschaffen hatte, zur selbständigen Amnionvervollkommnung zu veranlassen. Das sich ausdehnende Cölom übte auf den ringförmigen Anheftungsrand des Ectoderms einen Reiz aus, welcher zunächst die Ectodermzellen, welche die Anheftung des Ectoderm schildes am Trophoblast zustande brachten, zur Vermehrung veranlaßte und zu gleicher Zeit eine centripetale Verschiebung des Anheftungsrandes bewirkte. Hiermit war mehr Raum geschaffen und das Cölom mit dem ihn umhüllenden Mesoblastsack vermochte in diesen Extraraum durchzudringen. Seinerseits bildete dieser Cölomsack während dieses Vorganges, einerseits die mesoblastische Bekleidung (*m'*) des Trophoblast und vereinigte sich mit diesem zu einem Diplotrophoblast; andererseits legte sich die gegenüberliegende Wand (*m*) des somatischen Mesoblastsackes gegen das hinaufwuchernde Ectodermblatt, welches in seinem centripetalen Wachstum schließlich als immer kleiner werdender Ring mit seinen Rändern zusammenstieß und nun einen noch immer geschlossenen, sekundären Amnionraum zustande brachte, dessen Dach aus 1) dem hinaufgerückten Ectodermblatt und 2) dem diesen von außen tapezierenden Mesoblast bestand. Es wurde während dieses Prozesses somit der ursprüngliche Uramnionraum zu einem sekundären Amnion eingeschränkt, aber zugleich war dem Cölom eine Gelegenheit zum unbeschränkten Weiterwachstum geboten und dem Embryo eine neue Schutzhülle, der Diplotrophoblast verschafft.

Wenn wir uns den zeitlichen Gang dieser Entwicklungsprozesse in der Phylogenese vorzustellen versuchen, so läßt sich denken, daß zunächst Eier, welche früher ins Wasser abgelegt wurden und weder Amnion noch Allantois besaßen, bei der Entfaltung des Landlebens



und der Entwicklung der Viviparität bedeutende Veränderungen durchmachten. Es verklebten jetzt diese Eier mit der mütterlichen Mucosa und es entwickelte sich ein beschützender Raum als Stoßkissen oberhalb des Ectoderms. Dieser Raum ist als Uramnion zu bezeichnen: er entstand ganz einfach, indem die tatsächliche Embryonalanlage und die Larvenhülle etwas auseinander wichen, sei es durch Spaltung, sei es durch Dehiscenz, sowie wir das noch jetzt beim Igel wahrnehmen. Es kann sodann eine zeitweilige Ernährungsweise stattgefunden haben, welche eine omphaloide Placentation darstellte, indem die erblich entstandene Area vasculosa, wie wir sie unter den Amphibia bei Gymnophionen kennen, sich gegen die gefäßführende Mucosa anlegte. Ob auf dieser Weise die Entwicklung bis zur reifen Geburt fortschreiten konnte, läßt sich nicht sicher entscheiden, ist aber kaum wahrscheinlich, da die sich schließende Körperwand des Embryos notwendig die omphaloide, ernärende Nabelblasenoberfläche einschränken und loslösen mußte. Es mußte eben noch die Entwicklung einer Decidua reflexa hinzukommen, wodurch der sich entwickelnde Embryo völlig abgekapselt wurde und der Loslösung der omphaloiden Placentation kein Hindernis im Wege stand. Diese Reflexabildung wird bei der allerersten Amnionbildung wohl sicher eine Rolle mitgespielt haben müssen.<sup>1)</sup>

Wie dem auch sein mag, wir können annehmen, daß diese Ernährungsbedürfnisse in tausenderlei Modifikationen bei den ausgestorbenen Säugetieren in Erfüllung gegangen sind, und daß direkte Vaskularisation des Diplotrophoblastes, wie sie bei den Primaten zur Entwicklung kommt, der eben skizzierten vorangegangen ist, aber daß auch diese wiederum in bezug auf die Amnionbildung vorher ein Stadium durchlaufen haben muß, wo die Amnionbildung sich noch in dem Igelstadium befand, d. h. wo das Auftreten eines Stoßkissens zwischen embryonales Ectoderm einerseits und Trophoblast andererseits die erste Veranlassung zur Amniogenese geliefert hat. Da diese Einrichtung bei Affe und Mensch auch tatsächlich fortbesteht und beim Menschen mit der Bildung einer Decidua

---

1) In einer früheren Publikation (1895) habe ich diese Punkte in Cap. 3: „Die Vorstufen von Amnion und Trophoblast“ bereits besprochen und besonders das Wechselverhältnis zwischen Amnionausdehnung und omphaloide Placentation hervorgehoben (l. c. S. 43). Vieles was ich da vor 17 Jahren niederschrieb, gilt auch jetzt: abweichender Ansicht bin ich nur geworden in Sache der Abspaltung des Amniondaches vom Trophoblast (s. S. 34).



reflexa — wie beim Igel — Hand in Hand geht, ohne daß beim Menschen eine omphaloide Placentation eine Rolle spielt, so muß für die sukzessive und doch mehr oder weniger gleichzeitige Entstehung von Amnion und Allantois am meisten Gewicht gelegt werden

1. auf die Verklebung von der Keimblase mittels ihres Trophoblastes an der Mucosa mit oder ohne Mithilfe einer Decidua capsularis;
2. auf das Maß der Entwicklung einer omphaloiden Placentation;
3. auf die Entwicklung und auf das Verhalten einer vorangeeilten direkten Vascularisation der trophoblastischen, bei der Geburt hin-fälligen Keimblasenwand.

Zurückkehrend zu unseren Schnittserien durch Igelkeimscheiben, die dem circularen Rand entlang gegen den Trophoblast angeheftet sind, so sind Beispiele solcher Stadien im Querdurchschnitt dargestellt in unseren Fig. 43—45 sowie in Fig. 47. In letztgenannter ist auch schon Mesoblast vorhanden; in Fig. 48, 49, 50 u. 52 dehnt sich der Mesoblast bereits jenseits der Verklebungsstelle zwischen Ectoderm und Trophoblast aus. In diesen Schittreihen sind die allerersten Andeutungen derjenigen Vorgänge sichtbar, wodurch die Uramnionhöhle von dem definitiven Amnionraum ersetzt wird. Wenn wir diese Stadien anstatt in Durchschnitt in Totalansicht kennen lernen wollen, so finden wir eine Dorsalansicht von Fig. 48 u. 52, in Fig. 13a und Fig. 12a, und aus diesen beiden letzteren wird es klar, daß ein ganz dünner Rand um das Ectodermschild ringsherum die durchgerissene Anheftungsstelle des Ectodermschildes an den Trophoblast wiedergibt und zu gleicher Zeit — wie es die Durchschnittserie wieder außer Zweifel stellt — die erste Erhebung des Ectodermrandes zu einer sich nach oben wendenden Ectodermplatte vor Augen führt. Es sei dazu noch bemerkt, daß aus den Fig. 48a u. b hervorgeht, wie die Erhebung des Ectodermblattes nicht ringsum gleich rasch zustande kommt, da sie hier auf der rechten Seite desselben Durchschnittes nur noch unbedeutend ist und auch der Cöломraum erst im allerersten Anfang steht, während links hingegen bereits eine fünf Zellen hohe vertikal gerichtete Wucherung den Ectodermwall repräsentiert und dahinten Mesoblast anwesend ist, welches deutliches Cöлом umschließt. Zu beiden Seiten ist also die Cölobildung hier in ihren frühesten Phasen und es läßt sich konstatieren (dies im Gegensatz zu DUVAL's Fig. 92—96, sowie 100 u. 101 rechts), daß die extra-embryonale Leibeshöhle als eine früh sich anlegende Spalte auftritt, nicht allerwegen gleichmäßig ent-

wickelt ist und als Blase sich gestaltet, da ein gegen den Trophoblast sich anlegendes Blatt nie fehlt.

Die nicht ganz symmetrische Entwicklung, welche wir eben an diesem Durchschnitt demonstrierten, läßt sich sogar auch auf der bei geringer Vergrößerung dargestellten Dorsalansicht ablesen. Es ist nämlich auch in Fig. 13 ersichtlich, daß der aufsteigende Rand der aufsteigenden Amnionplatte rechts dünner und schwächer ist als links.

Ein mit dem vorigen gleichalteriger Querschnitt, der aber die eben besprochenen Verhältnisse nicht weniger deutlich zutage treten läßt, ist in der Fig. 49 dargestellt.

Das hier an Querschnitten wiedergegebene wird in den Figg. 52 und 53 an Längsschnitten vorgeführt, jedoch beide Male am hinteren Ende. Auch hier treffen wir eben angefangenes, aufwärts gerichtetes Wachstum einer Ectodermplatte (bei 52 zwar nur vier Zellen hoch), welche bei dem älteren Stadium der beiden (Fig. 53) sogar bereits als eine mehr als zwei Dutzend Zellen hoher Kragen sich emporhebt und als eine viel dünnere Membran sich kennzeichnet, als es die dahinten empordringende Mesoblastplatte tut. In diesen beiden Schichten haben wir also den hinteren Abschnitt des definitiven Amniondaches zu sehen. Letzterer Mesoblastplatte (*m*) gegenüber liegt diejenige, welche gegen den Trophoblast sich anschmiegend (*m'*) mit diesem den Diplotrophoblast bildet. Es soll in dieser Figur noch darauf geachtet werden, daß die Mesoblasttasche, welche das Cölom umschließt, auch noch weiter unten bei *co* wieder sichtbar wird und somit streckenweise das Cölom durch Zusammenkleben der Wände verschwunden erscheint. Links vom potentiellen Cölom bemerken wir in dieser Figur mesoblastisches Zellgewebe, welches durch direkte Wucherung des unten liegenden Entoderms als Mesenchym in der Gegend des vasculären Ringes um den Keimschild herum zu deuten ist.

In einem fast fertigen Stadium finden wir den sekundären Amnionraum angedeutet in der Fig. 54, wo sowohl die oberen Ränder der hinaufwachsenden Ectodermmembran, als auch des mesoblastischen Cölomsacks allseits dem Zusammenwachsen nahe gerückt sind. Es läßt sich in dieser Schnittserie mit ganz exquisiter Deutlichkeit demonstrieren, daß die hier in ihren Wachstumsvorgängen verfolgten Membranen bei wechselnder Mächtigkeit doch immer deutlich aufzuspüren sind, und daß diese Vorgänge — ich möchte sagen prophetisch — diejenigen vorzeichnen, welche sich

vortun werden bei jenen Säugetieren und Sauropsiden, wo die Amnionbildung durch freie Falten eingetreten ist. Die von einem Kreis umrahmten Stellen dieser an sich zu kleinen Darstellung werden in den Figg. 54<sup>1</sup>, 54<sup>2</sup> u. 54<sup>3</sup> vergrößert vorgeführt. Es ist hier eine unverkennbare Übereinstimmung zwischen dem, was wir beim Igel konstatieren und was auch DUVAL für die Fledermaus abgebildet hat. Nur müssen wir mit größter Vorsicht die vergleichende Beurteilung der Figuren vornehmen, da DUVAL gewisse Verhältnisse falsch gedeutet hat, schon wegen seines bereits oben erwähnten Irrtums (S. 17), der von NOLF richtig dargestellt worden ist, und wodurch in die DUVAL'sche Vorstellung das Uramniondach zeitweilig von mütterlichem Mucosagewebe nach oben abgeschlossen wird.

Aus DUVAL's Fig. 122 u. 132, welche ich hier als X, Y reproduziere, ersehen wir, wie die definitive Schließung des sekundären Amnions zustande kommt, indem unterhalb des anfänglich trophoblastischen Daches des Uramnions die aufwärts wachsende Ectodermplatte mit der hinter ihr liegenden Mesoderm Doppelplatte rasch zur circulären Verwachsung in einen Amnionnabel vorschreiten. Vergleichen wir unsere Textfiguren von der Fledermaus mit den Figg. 48—53 des Igels, so sehen wir, daß die hinaufwachsende Ectodermplatte nicht mehr wie früher scharf absteht (anfänglich in Figg. 42—45 u. 47 sogar senkrecht) gegen den Trophoblast, sondern daß sie während ihres Weiterwachstums sich dem Trophoblast angeschmiegt hat. Es ist in beiden Textfiguren X, Y deutlich, daß bei der Fledermaus (nach DUVAL) kurz vor der Amnionschließung ein Bild auftritt, welches als eine Faltenbildung aufgefaßt werden muß, und wobei das untere Blatt der Falte ectodermaler, das obere trophoblastischer Natur ist.

Es soll an dieser Stelle nicht vergessen werden, daß bei *Sorex* eine Amnionbildung bekannt ist (Textfig. S, T, U), welche mit unlängbarer Faltenbildung einherschreitet, und wo die Abgrenzung von Trophoblast und embryonalem Ectoderm gerade mit dem freien Rand der Amnionfalte zusammenfällt. Beim Igel kommen nun abwechselnd beide Prozesse vor. Einmal schieben sich die Ectodermränder bei der Schließung des Amnionloches glatt gegeneinander und verwachsen, wie Textfig. BB zeigt; ein anderes Mal verhält sich die Sache dermaßen, daß dieser Lochrand aussieht, wie in Textfig. CC angegeben ist. Es liegt also in letztem Falle eine Faltung vor, die bei der Fledermaus und der Spitzmaus vielleicht immer auftritt, beim Igel nur dann und wann.

Dennoch halte ich diese Erscheinung für theoretisch wichtig, weil 1) hier von einer Faltenbildung die Rede ist, welche mit der Lösung des definitiven Amnions aus dem Uramnion zusammenfällt und diese Faltenbildung ganz zwanglos mit dem primitiveren Prozeß sich verbinden läßt, 2) diese Falte noch einen unansehnlichen, von DUVAL „cavité ectoplacentaire“ genannten Raum entstehen läßt, der beim Igel nicht immer, sondern gelegentlich, wahrgenommen wurde (Fig. 57a u. b), 3) daß dieser Raum auch wieder in der Mausentwicklung gefunden wurde. Es sind somit gewisse, bis jetzt als cenogenetisch aufgefaßte Änderungen bei der Amnionentwicklung niederer Säugetiere wahrnehmbar, welche als primitive Kennzeichen aufgefaßt werden sollen. Schwierig zu erklären bleibt es vorderhand, warum beim Igel die Amnionschließung das eine Mal (Fig. 56) ohne, das andere Mal (Fig. 57) mit dieser Faltenbildung einherstreitet.



Fig. BB.



Fig. CC.

Fig. BB, CC. Zwei Schemata der verschiedenen Methoden der Amnionschließung beim Igel.

Ist einmal die Schließung des definitiven Amnions zustande gekommen, und sind damit Ectoderm des Amniondaches und Trophoblast der Diplotrophoblasthülle jetzt definitiv getrennt, so haben wir in den Beispielen dieser drei Säugetiergattungen ein Vorstadium kennen gelernt, welches es uns besser verstehen läßt, wie es bei jenen Tetrapoden, welche zur Amnionbildung durch freie Falten hinüberleiten, vor sich gegangen sein kann. Der definitive Übergang eines Wasserkissens oder Uramnions als Stoßhöhle zwischen Trophoblast und embryonales Ectoderm zu einem definitiven Amnion mit innerer Ectodermbekleidung, sehen wir also beim Igel noch in



einer Form bewahrt, welche tatsächlich die durch das Cölovordringen mit veranlaßte Faltenbildung bereits vorzeichnet.

Fälle wie sie *Galeopithecus*, *Pteropus*, *Cavia*, *Mus*, Mensch und Affen bieten sind analog und hochwichtig für die physiologische Folgerung daß die Amnionhöhle ab origine als geschlossene Höhle entstanden sein muß; sie sind aber dennoch secundär und müssen von einer noch primitiveren Uramnionhöhle wie jener des Igels abgeleitet werden.

Wir müssen jetzt die theoretische Auffassung, welche ich vor mehr als 17 Jahren von der Amnionbildung gegeben habe, mit meiner jetzigen Darstellung vergleichen. Es stellt sich dabei heraus, daß ich in jener früheren Arbeit (95) dazu neigte, den oben beschriebenen Prozeß des Er-

setzens der primitiven Uramnionhöhle durch das definitive Amnion als eine Abspaltung zu betrachten. Es wurde da angenommen, daß vom zirkulären Anheftungsrande des Ectodermschildes aus eine bereits vorhandene, zum Trophoblast gehörige Zellschicht sozusagen abgeschält wurde durch die nach oben vordringenden Mesoblastfalten, welche (aus Gründen, die oben angedeutet wurden) zum Erweitern des Cölooms bestimmt waren. Gewisse Präparate (wie z. B. l. c. Fig. 72, 73 zur Abbildung kamen) dienten dieser Anschauung als Stützung, wobei jedoch bemerkt werden soll, daß die jetzt hier vorgetragene Ansicht von dem Emporwachsen einer embryonalen Ectodermplatte sich auch sogar aus dem Verhalten der ebenerwähnten Fig. 73 ablesen läßt.

Die seitdem von mir studierten viel zahlreicheren Schnittserien, sowie das recentere Resultat DUVAL'S bei Fledermäusen haben mich überzeugt, daß die Verhältnisse nur in der jetzt hier vorgetragenen Weise richtig interpretiert werden und daß also eine Auffassung der Amniogenese möglich ist, wobei der Trophoblast (allerdings durch seine Anwesenheit und in seinem Charakter als primitive Larven-

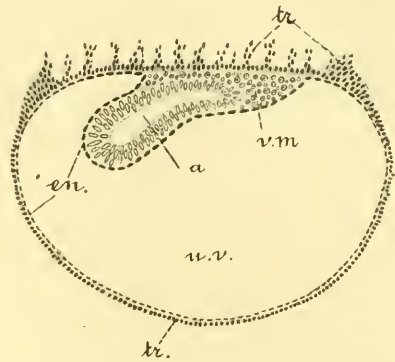


Fig. 72.

Ein Längsdurchschnitt eines frühen Entwicklungsstadiums von *Galeopithecus colans*. In dieser Figur fängt die Placenta sich an die obere Fläche der Keimblase zu bilden an. Auch hier ist die Amnionhöhle *a* durch Dehiscenz innerhalb des Embryonalknotens entstanden. *v.m.* ventraler Mesoblast, welcher den Embryo an den Trophoblast heftet.

hülle) die physiologisch notwendige Vorstufe des Uramnions als Stoßkissen verschafft hat. Kein Trophoblastgewebe ist aber bei der inneren Auskleidung des definitiven Amniondaches beteiligt. Es stellt sich dadurch heraus, daß das Amnion eine mehr einheitliche Bildung ist. Es wurde oben versucht, dies auch durch die Tatsachen, welche die Schnittreihen uns verschaffen, zu beweisen.

Ich will nicht verschweigen, daß die jetzt zur Lösung kommende Frage mir Jahre hindurch immer wieder Schwierigkeiten bereitet hat und daß sogar DUVAL in 1892 Textfiguren „nach HUBRECHT“ konstruierte und publizierte (1892, p. 275 u. 276), welche er selbst in seiner späteren Abhandlung (99) durch andere von mir selbst gelieferte ersetzte. Letztere versuchten die Abspaltung darzustellen. Meine jetzige Ansicht neigt wieder zu der ersten Auffassung, die in DUVAL'S Textfiguren vorherrscht. Bereits oben habe ich auf diese Zurückkehr zu einer früheren Auffassung hingedeutet. Dabei muß ich aber nebenbei betonen, daß verschiedene der DUVAL'schen Figuren notwendig der Verbesserung bedürfen. So möchte man aus seinen Figg. 81 (hier als Textfigur AA angeführt) u. 87 ableiten, daß in jenem Uramnionstadium (Embr. des Cheiroptères 99) das Dach der Uramnionhöhle vom mütterlichen Gewebe geliefert wird, während doch die NOLF'sche Abbildung (Textfigur Z) keinen Zweifel darüber bestehen läßt, daß jenes Dach rein trophoblastischer Natur ist, und somit die Vergleichbarkeit zwischen Fledermaus und Igel eine größere ist als wie es die DUVAL'schen Abbildungen ohne weiteres erlauben würden. Vergleicht man DUVAL'S Fig. 87 mit der NOLF'schen, so läßt sich der Grund des Mißverständnisses darauf beziehen, daß DUVAL den Unterschied zwischen Cyto- und Plasmoditrophoblast nicht genügend gewürdigt hat und dadurch zu der Ansicht hinzuneigen schien, daß reines mütterliches Gewebe oberhalb der Uramnionhöhle vorhanden sei. Andererseits mag er in weiteren Figuren, wie l. c. Fig. 96, dem Fehler anheim gefallen sein, daß er Mesoblast- mit Trophoblastgewebe verwechselt hat. Gerade die Mesoblastspaltung in allerfrühesten Stadien, die ich in diesem Aufsatz absolut naturgetreu wiederzugeben mich bestrebt habe, scheint ihm entgangen zu sein, wie ich das aus seiner Fig. 105A u. B in Vergleich mit 105C zu schließen geneigt bin. Beim Igel sehen wir in unserer hier gegebenen Figur, daß die Mesoblastspaltung der hinaufwachsenden Mesoblastfalte ganz zu Anfang auftritt und eben diese Falte gleich von einer doppelten Membran gebildet wird, was wegen der Verklebung der beiden Membranen nicht immer gleich

deutlich sichtbar ist. Nun sehen wir in DUVAL's Fig. 105C die Cölobhöhle zwischen beiden Faltenblättern entwickelt; ich möchte aber glauben, daß sie auch bereits (wie beim Igel) in der zum selben Stadium gehörigen Mesoblastplatte anwesend ist, was fast mit Sicherheit aus der DUVAL'schen Fig. 96 gefolgert werden kann, wo eine Spaltung des Mesoblastes dargestellt ist, ohne die daraus erfolgenden Cölobhöhlen, während die Wahrscheinlichkeit doch in der Richtung liegt, daß sich Fledermaus und Igel in dieser Hinsicht ähnlich verhalten werden. Solches wird fast zur Gewißheit durch DUVAL's Figg. 100—102, von denen letztere die Vergleichbarkeit mit dem Igel unverkennbar zur Schau trägt, während von Fig. 100 u. 101 die rechte Hälfte in das Schema gar nicht einpaßt. Es befindet sich eben die dünne somatische Mesoblastmembran zu oft und zu leicht in Verklebung mit dem Trophoblast.

Es bleibt uns jetzt noch übrig das äußere Aussehen der Amnionbildung, worüber wir für die frühesten Anfangsstadien oben einiges zu bemerken Gelegenheit fanden, auch in den späteren Stadien zu verfolgen. Es sind dazu die Figuren auf Taf. I u. II nützlich. Während das Anfangsstadium des Ectodermwalles in Fig. 13 geschildert wurde und ein ähnliches Bild bei Fig. 9, 11 u. 12 vorliegt, sehen wir, daß — obgleich von einer Ectodermfalte nicht die Rede sein kann — doch aus den Figg. 5, 6, 7, 10, 14 und 15 folgt, daß zunächst über dem Hinterende der Keimscheibe der erwähnte Wall sich vorschiebt. In Fig. 2 richtet sich der Wall noch weiter nach vorn, in den Figg. 3—4, 16—18 ist dieser Schwanzamnion immer weiter ausgebildet und das Auftreten eines Proamnions eingeleitet, welches letzteres in Fig. 24, 26—28 recht deutlich hervortritt und in Fig. 29 von innen und oben betrachtet werden kann. In Fig. 24 ist auch an der Rückseite ein Anfang gemacht mit dem Kopfteil des Rumpfamnions und Fig. 28 sieht genau aus, als wenn es sich um ein Sauropsidenei handelte, wo die Amnionfalten bald zur Rückenschließung kommen werden. Dennoch zeigen uns die Durchschnitte der Figg. 54, 55, daß es sich beim Igel nicht um eine wirkliche Doppelfalte des Ectoderms handelt, sondern daß wir in der kleinen Ellipse der Fig. 28a den Reißrand vor uns haben, wo die aufsteigende Ectodermplatte an den Trophoblast sich anheftete.

Nach Eröffnung der Decidua capsularis vermittels eines Rasiermessers wurde der Embryo in ventraler Ansicht bloßgelegt, wie es in Fig. 27c von der Seite gesehen klar wird, und nun der im Grunde

festgeheftete Embryo vermittelt einer Spritze, welche unter dem Alkoholniveau ganz vorsichtig auf ihn gerichtet war, von ihrer dorsalen Anheftung losgelöst. Die Figuren auf den Tafeln I und II wurden alle nach Totalpräparaten angefertigt, welche in der nämlichen Weise aus dem Uterus entfernt wurden. Von Fig. 29 sei noch zu bemerken, daß in diesem Präparate die Coelomhöhle offen vor uns liegt, die Rumpfamniendecke nach rechts und oben umgeschlagen ist und also eng um den Embryo herum ihre natürliche Lage wieder einnehmen kann mit Freilassen der Allantoisblase, welche rechts unten vom Schwanzende umwickelt aus dem Embryo hervortritt und daß wir also links auf die Area vasculosa, unten (in der durch horizontale Linien schattierten Partie) auf den Diplotrophoblast blicken.

In mehreren Figuren der Taf. 34, wo außerhalb der Embryonalanlage selbst auch noch ein Teil der Membranen mit abgebildet ist, ist ein größerer oder geringerer Teil der Area vasculosa schwach mit angedeutet.

Am Schluß dieser Abhandlung möchte ich einige Punkte resumieren, welche z. T. hier, z. T. bereits anderswo hervorgehoben wurden und welche für die Auffassung von der Phylogenese von Trophoblast, Amnion und Allantois maßgebend sind.

a) Der Trophoblast ist eine bereits bei wirbellosen Stammformen vorhanden gewesene äußere Larvenhülle, welche bei Amphioxus und Elasmobranchier (auch Cyclostomata?) fehlt.

b) Der Trophoblast ist bei Dipnoi, Ganoiden, Teleostei, Amphibia in verschiedenen Stadien der Rückbildung erhalten.

c) Der Trophoblast erreicht bei viviparen Säugetieren seine mächtigste Ausbildung: er entwickelt hier phagocytische, adhäsive, osmotische, hämatopoietische Tätigkeit und bildet oft zahlreiche Lacunen verschiedener Dimension, zwischen welchen embryonale Villi sich vorfinden und innerhalb welcher mütterliches Blut circulierte.

d) Die allerfrüheste Amnionanlage ist wahrscheinlich ein einfaches, mit Flüssigkeit erfülltes Stoßkissen gewesen, dadurch entstanden, daß der sich entwickelnde embryonale Ectodermschild und die Larvenhülle (Trophoblast) sich voneinander abhoben.

e) Es kann solche Uramnionhöhle dadurch in ein definitives Amnion umgestaltet werden, daß die frühe, extra-embryonale Cölohmöhle in ihrem Weiterwachstum den kreisförmigen Aufhängerand des Ectodermschildes an den Trophoblast zu einer aufwärts ge-



richteten Proliferation veranlaßt, wodurch, wenn eine Mesoblastfalte dieser nach oben gerichteten Proliferation folgt, ein separates ecto- und mesodermales Amniondach an Stelle der Trophoblastdecke des Uramnions tritt, während andererseits durch die Verklebung der äußeren Mesoblastmembran mit jener Trophoblastdecke ein Diphlo-trophoblast gebildet wird.

f) Es kann auch, den Gesetzen der abgekürzten Entwicklung zufolge, eine ganz mit Ectoderm bekleidete Amnionhöhle bereits von Anfang an als ein geschlossenes Säckchen auftreten, welches dadurch von der Uramnionhöhle des Igels sich unterscheidet, daß zu seiner oberen Begrenzung nie der Trophoblast mitwirkt. Es entsteht sodann die sekundäre Amnionhöhle gleich als geschlossene Blase. Ein solcher Fall begegnet uns bei *Cavia*, *Pteropus*, *Galeopithecus*, *Tatusia*, Affe und Mensch.

g) An dem sub e erwähnten Ausgangspunkt kann in größerem oder geringerem Maße der Trophoblast sich beteiligen, indem an die Anheftungsstelle der Ectodermscheibe an den Trophoblast nicht nur eine Ectoderm-, sondern diese samt einer Trophoblastplatte emporwächst, welche beide die Mesoblastfalte mit dem ihn ausfüllenden Cölom umschließen. Übergangsstadien wurden von uns beim Igel abgebildet (Fig. 54<sup>1</sup> und 54<sup>2</sup>) und beschrieben und sind bei *Sorex* augenfällig vorhanden (l. c. 94 Fig. 8—10, 76—78).

h) Letztere Fälle machen eine Amnionbildung durch das Sich-erheben einer Ringfalte recht begreiflich. Der Apex einer solchen Falte soll also mit der Grenze zwischen embryonalem Ectoderm und Trophoblast, welche auf der Oberfläche des Keimschildes kaum mehr wahrnehmbar ist, zusammenfallen. *Dasyurus*, wo jene Grenze so deutlich vorliegt (HILL, 1900; hier Textfig. Q u. R), soll hier Klarheit verschaffen. Die Säugetiere mit Amnionbildung durch Falten, sowie die Ornithodelphia und Sauropsida haben auf diesem Wege jenen Anfang noch weiter fortgebaut.

i) Die allererste Veranlassung, welche somit aus einem Uramnion ein definitives Amnion hervorrief, liegt also in Wachstumsverhältnissen des Cöloms. BALFOUR'S Annahme (1880/81), daß der Allantois eine kausale Rolle in der Phylogenese des Amnions zukommt, war ein Schritt in der guten Richtung. Tatsächlich ist es aber nicht die Allantois, sondern das Cölom, welches diese Rolle gespielt hat.

### Literaturverzeichnis.

1881. BALFOUR, F. M., Comparative Embryology.
1888. DUVAL, M., Le Placenta des Rongeurs, Paris.
1889. HUBRECHT, A. A. W., The placentation of *Erinaceus europaeus* with remarks on the Phylogeny of the placenta, in: *Quart. Journ. micr. Sc.*, Vol. 30, 1889.
1892. SELENKA, E., Affen Ost-Indiens. Keimbildung des Kalong-Dottersack und Placenta des Kalongs.
1894. HUBRECHT, A. A. W., The placentation of the Shrew, in: *Quart. Journ. micr. Sc.*, Vol. 35
1895. —, Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes, in: *Verh. k. Akad. Wetensch. Amsterdam*, Vol. 4.
1896. —, Die Keimblase von *Tarsius*, in: *Festschr. GEGENBAUR*, Leipzig.
1896. NOLF, Etude des modifications de la muqueuse utérine pendant la gestation chez *Vespertilio-murinus*, in: *Arch. Biol.*, Vol. 14.
1899. DUVAL, M., Le Placenta des Chéiroptères, Paris.
1899. VAN BENEDEN, ED., Recherches sur les premiers stades du développement du murin (*Vespertilio murinus*), in: *Anat. Anz.*, Vol. 16.
1899. PETERS H., Die Einbettung des menschlichen Eies. Leipzig u. Wien.
1900. HILL, J. P., On the Foetal Membranes, Placentation and Parturition of the Native Cat (*Dasyurus viverrinus*), in: *Anat. Anz.*, Vol. 18.
1902. RESINK, A. J., Bydrage tot de kennis der placentatie van *Erinaceus europaeus*, in: *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereeniging* (2), Vol. 7.
1902. HUBRECHT, A. A. W., Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*, in: *Ver. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam*, Vol. 8.
1905. MULLER, F., De wederzydsche verhouding tusschen ei en uterus by de knaagdieren, meer in het byzonder by *Sciurus vulgaris*, in: *Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen.* (2), Vol. 9.

1905. VAN HERWERDEN, M., Bijdrage tot de Kennis van menstrueelen Cyclus en Puerperium, Leiden.
1907. HUBRECHT u. KEIBEL, Normentafel von *Tarsius spectrum* und *Nycticebus tardigradus*.
1908. JACOBFEUERBORN, Die intra-uterine Ausbildung der äußeren Körperform des Igels, in: Z. wiss. Zool., Vol. 91.
1909. HUBRECHT, A. A. W., Die Säugetierontogenese in ihrer Bedeutung für die Phylogenese der Wirbeltiere, Jena.
1910. HILL, J. P., The early development of the Marsupialier with special reference to the native cat (*Dasyurus viverrinus*), in: Quart. Journ. Mic. Sc., Vol. 56.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Tafel 33 und 34.

Igelkeimscheiben von oben (links) und unten (rechts) gesehen, größtentheils nach Entfernung aus der Höhle der *Decidua capularis*; z. T. noch mit Fragmenten der anhaftenden Membranen.

Vergrößerung aller Figuren 10 : 1.

Fig. 1—4. Die 4 hier dargestellten Embryonen *Erinaceus* No. 384 (gesammelt Juli 1895) zeigen eine verhältnismäßig bedeutende Größendifferenz, wie sie bei den von mir untersuchten Igeln selten zu finden ist. Tab. I Fig. 2 stellt die 3. Zeichnung eine Ansicht bei durchfallendem Lichte dar. In 2—4 ist an der Dorsalseite das Vorschreiten des sekundären Amniondaches in verschiedenen Stadien der Entwicklung sichtbar.

Fig. 5—7. 3 Keimscheiben aus *Erinaceus* No. 408 (Juli 1895). Deutliche Quergruben im Gebiete der Kephalogenesis. Somiten und sekundäres Amnion in erster Anlage.

Fig. 8. *Erinaceus* No. 302 (Sommer 1890). Ringsum des Ectodermschildes ist die Erhebung der Ectodermplatte zur Bildung des sekundären Amniondaches im Gange.

Fig. 9 u. 10. 2 Keimscheiben aus dem Uterus von *Erinaceus* 409 (Juli 1895); die zweite, weiter vorgeschrittene, ist größer und massiver als die sonst in diesem Grad der Entwicklung stehenden Keimscheiben.

Fig. 11. Keimscheibe von *Erinaceus* No. 322 (Sommer 1890). Anlage des Primitivstreifens noch etwas jünger als in Fig. 9.

Fig. 12—15. 4 Keimscheiben aus dem Uterus von *Erinaceus* Nr. 299 (Sommer 1890). Im Gegensatz zu den in Fig. 1—4 abgebildeten sind diese Embryonen, obschon auch verschiedenen Entwicklungsgrades, nicht Repräsentanten von 4 verschiedenen Altersstadien, sondern je zu 2 verschiedenem Alter zuzurechnen. Wie in Fig. 11 sind Reste der Area vasculosa mit bewahrt.

Fig. 16—19. 4 Keimscheiben von *Erinaceus* No. 312 (Sommer 1890). Die beiden Figuren rechts unten bei durchfallendem Lichte gezeichnet. Die vordere Darmbucht ist hier bereits angelegt. Die Gehirnplatte erhebt sich ringförmig.

Fig. 20. Keimscheibe von *Erinaceus* No. 321c.

Fig. 21—23. Keimscheiben mit noch anhängenden Fragmenten von Dottersack und Area vasculosa respect. der *Erinaceus* No. 401b, 406a, 406c, die alle ungefähr gleichen Alters sind und wo die Proamnionbildung noch nicht eingesetzt hat.

Fig. 24—28. Embryonalanlage von *Erinaceus* No. 314a u. b, 403c, 406b und 399a, bei welchen Proamnionbildung eingesetzt hat und der sekundäre Rumpfamnion sich der vollständigen Schließung bedeutend genähert hat. Fig. 25 ist bei durchfallendem Lichte gezeichnet. In Fig. 27c, welche einer Profilzeichnung entspricht, ist noch ein Fragment der Uteruswand mit gezeichnet.

Fig. 29. Dorsalansicht eines noch weiter vorgeschrittenen Igelembryo, wo ein sehr bedeutender Abschnitt des Vorderkörpers in den Proamnion *po. a* eingehüllt ist. Das Schwanzende ist eingerollt: man sieht die Allantois (*all*) zwischen der Schwanzkrümmung hervortreten. Das zurückgeschlagene Rumpfamnion muß wieder an seine Stelle gebracht werden und läßt dabei die Allantois austreten, während Area vasculosa *av* und Diphrotrophoblast *Dtr* auch wieder sich bedeutend nähern müssen, um das Präparat in seine natürliche Lage zu bringen. Die untiefe Grube im Diphrotrophoblast ist durch den Druck des embryonalen Hinterkörpers während der Konservierung hervorgerufen.

#### Tafel 35 und 36.

Schnitte durch diverse junge Igelkeimblasen.

Vergrößerung von allen Figuren 225 : 1.

*Ua* Uramnion, *eE* embryonaler Ectoderm, *E* Ectodermalschild, *En* Ectoderm, *Tr* Trophoplast, *m* Mesoblast (*m* innere, *m*<sup>1</sup> äußere Schicht, nach dem Erscheinen des Cöloms *co*). *E.ap* aufwärts wucherndes Blatt des embryonalen Ectoderms, welches das sekundäre Amnion von innen austapezieren wird, *c.ex* (Fig. 57) DUVAL's cavité extraplacentaire, *p.ca* pericard. In Fig. 48—53 und 55 wird der Trophoplast durch einen flachen Ton gegeben.

Fig. 30—33. Igeleier in sukzessiven Furchungsstadien, z. T. noch von Follikelzellen umhüllt, resp. die Catalog-No. *Erinaceus* 534b, 570b<sub>3</sub>, 547a<sub>10</sub> und 622b<sub>2</sub>.



Fig. 34a—c. 3 aufeinanderfolgende Durchschnitte durch eine junge Igelkeimblase (No. 616), worin Trophoblast, embryonaler Ectoderm und Entoderm bereits erkennbar sind.

Fig. 35. 2 Schnitte wie oben (*Erinaceus* No. 539). Die Entodermblase ist fast geschlossen. Die Schnittrichtung erlaubt keine Übersicht über die Anheftung des embryonalen Ectoderms am Trophoblast.

Fig. 36. Junge Igelkeimblase (*Erinaceus* No. 137a<sub>3</sub>), bei welcher das embryonale Ectoderm noch fest im Trophoblast eingeschaltet erscheint.

Fig. 37. Ähnliche Keimblase (*Erinaceus* 48a), bei welcher es entweder noch nicht zu einer Sonderung zwischen embryonalem Ecto- und Entoderm gekommen ist, oder wo die embryonale Ectodermplatte noch ganz in dem Trophoblast verhüllt liegt.

Fig. 38—41. 4 Igelkeimblasenlängsschnitte (No. 438d, 438e, 146a<sub>2</sub>, 642b), bei welchem Trophoblast, Ectodermknoten und Entoderm scharf gegeneinander differenziert sind. In Fig. 38 ist die Entodermblase geschlossen und füllt die Trophoblastblase — auch wohl im Leben — nicht aus. In Fig. 40, 41 steht der Uramnion eben im Begriff durch Dehiscenz zutage zu treten.

Fig. 42. Dasselbe bei *Erinaceus* No. 442b. Die Uramnionhöhle ist eben zustande gekommen. Bedeutende Lakunen im Trophoblast bereits von mütterlichem Blute gefüllt.

Fig. 43. Ähnliches bei *Erinaceus* No. 422a. Entypie bereits abgeflacht.

Fig. 44. *Erinaceus* No. 95g. Ähnliches. Entypie verschwindend. Doppelfaltung des Ectodermschildes.

Fig. 45. *Erinaceus* No. 647a. Ectodermschild bedeutend abgeflacht. Einfachste Anheftung zwischen Ectodermschild *eE* und Trophoblast *tr*.

Fig. 46. 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch den Blastoporus vom *Erinaceus* No. 386a.

Fig. 47. *Erinaceus* No. 330c. Ein Stadium des Ectodermschildes, welches gerade jenem vorangeht, wo die Uramnionhöhle ersetzt werden wird von einer Höhle die embryonales Ectoderm als Dachbedeckung führen wird.

Fig. 48a u. b. Rechte und linke Ecke eines etwas älteren Keimschildes (299a), wo die Cölobildung eben eingetreten ist. In 48a ist im soliden Mesoblast, welches sich zwischen den primären Keimblättern ausdehnt, peripherisch eine Cölomspalte sichtbar, welche sich nach aufwärts wendet und eine Wucherung embryonalen Ectoderms (*Eap*) sozusagen plattenartig vor sich hinschiebt. In Fig. 48b ist die Cölomspalte eben kaum noch angedeutet (*co*) und auch die Aufwärtswucherung (*Eap*) des embryonalen Ectoderms noch nicht angefangen. Trophoblast in diesen beiden Figuren nur in flachem Ton gehalten.

Fig. 49a u. b. Ein ähnliches Stadium (*Erin.* No. 321c<sub>1</sub>) wo das Cölom auf der rechten Hälfte bereits viel bedeutender entwickelt ist.

Fig. 50. Ein drittes (*Erin.* No. 299d), wo das Umgekehrte der Fall ist.

Fig. 51. Teil eines Durchschnittes der nämlichen Partien in der Gegend des Pericardiums (cf. Fig. 20) bei demselben Stadium der Fig. 49

Das extraembryonale Cöloin ist hier bis auf eine fast verschwindende Spalte zurückgedrängt, die ectodermale Amnionplatte erhebt sich bereits bedeutend höher gegen den Trophoblast.

Fig. 52. Dieselbe Insertionsstelle des Ectodermschildes gegen den Trophoblast in einen fast medianen Längsschnitt bei *Erin.* No. 299f (cf. Fig. 12).

Fig. 53. Dieselbe Gegend bei einem viel weiter entwickelten Stadium (*Erin.* No. 303b) wo das spätere Amniondach bereits ein bedeutendes Stück dem Trophoblast entlang nach oben gewandert ist.

Fig. 54. Umriß eines Längsschnittes von einem Stadium, in welchem das sekundäre Amniondach, fast fertig, nur noch ein rundes Loch besitzt (wie es in Fig. 28 für ein anderes Stadium von oben gesehen wird), zugleich Situationszeichnung für die 3 folgenden Figuren.

Fig. 54, <sup>1</sup>, <sup>2</sup>, <sup>3</sup>. Die drei in Fig. 54 umzirkelten Stellen bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 55. Die vordere Amnionplatte der *Erin.* No. 384g welche die hintere (die in Fig. 3 von oben sichtbar ist) noch nicht erreicht hat im Längsschnitt.

Fig. 56a—c. Drei Längsschnitte eines Stadiums (*Erin.* No. 301a<sub>2</sub>), wo die normale Schließung des sekundären Amnions zustande gekommen ist (cf. Textfig. B<sup>1</sup>).

Fig. 57a u. b. Zwei Querschnitte eines ebensolchen (*Erin.* No. 301b<sub>4</sub>) wo die Amnionschließung noch auf etwas anderem Wege (cf. Textfig. CC) stattfindet (wie es auch die Figg. 54<sup>1</sup> und 54<sup>2</sup> in wieder anderen Verhältnissen darstellen).

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Recherches sur le développement embryonnaire de *Pyrosoma giganteum* Les.

I. **Aperçu général de l'embryogenèse. — Les cellules du testa  
et le développement des organes lumineux.**

Par

**Charles Julin,**

Professeur à l'Université de Liège.

Avec pl. 37—41.

Le présent travail n'est que le 1<sup>er</sup> chapitre d'une étude, que je publierai aussi complète que possible, du développement embryonnaire de *Pyrosoma giganteum* LES. Toute cette étude est achevée mais, mes loisirs étant restreints, je ne puis la publier que chapitre par chapitre, au fur et à mesure que je dispose du temps nécessaire pour exécuter les nombreuses figures et le travail de rédaction qu'elle nécessite.

## **Introduction.**

L'histoire du développement de l'embryon de *Pyrosoma* comprend l'histoire de la formation du cyathozoïde et des 4 ascidiozoïdes primaires. Ces derniers naissent par subdivision de ce que j'appellerai le stolon primaire. Cette blastogenèse précoce de l'embryon s'accomplit, comme on le sait, suivant un processus différent de celui qui donne lieu, dans la suite, à la formation des ascidiozoïdes secondaires, et que j'appellerai la blastogenèse

secondaire. C'est ainsi notamment que toute l'organogenèse des ascidiozoïdes primaires se réalise en conformité stricte avec la théorie des feuillettes, tandis qu'il n'en est pas de même pour l'organogenèse des ascidiozoïdes secondaires.

C'est un fait qu'il ne faut jamais perdre de vue quand on compare l'histoire du développement de tel ou tel organe, d'une part dans les ascidiozoïdes primaires et, d'autre part, dans les ascidiozoïdes secondaires.

Le développement de l'embryon de *Pyrosoma* a surtout été étudié par HUXLEY (1860), PAVESI (1872), PANCERI (1873), KOWALEVSKY (1875), JOLIET (1888), SALENSKY (1891—1892), SEELIGER (1892) et KOROTNEFF (1905).

Je n'indiquerai ici que très succinctement la part qu'a prise chacun de ces savants à l'histoire de nos connaissances relatives à l'embryogenèse et ne ferai naturellement pas l'historique de la blastogenèse secondaire, qui ne nous intéresse pas spécialement.

HUXLEY (1860) a le mérite d'avoir établi que l'embryon de *Pyrosoma*, issu du développement de l'œuf, contient en réalité deux générations: l'une, asexuée, qu'il appelle le cyathozoïde, représente une sorte de nourrice provenant de l'œuf fécondé; l'autre, sexuée, est constituée par une chaîne de 4 ascidiozoïdes produite par un bourgeonnement du cyathozoïde.

PAVESI (1872) ne s'est occupé que très brièvement du seul appareil circulatoire de l'embryon.

PANCERI (1873) a, d'une façon générale, confirmé les données fournies par HUXLEY. Ses observations remarquables sont du ressort de l'anatomie et de la physiologie plutôt que de l'embryogénie de *Pyrosoma*. C'est à lui que revient le grand mérite d'avoir établi expérimentalement quels sont les organes lumineux des ascidiozoïdes tant primaires que secondaires. C'est à lui que nous devons les données les plus complètes concernant la structure des organes lumineux. Il a aussi cherché à établir que la propagation de la luminescence dans le cormus se fait par l'entremise de ce qu'il appelle le système musculaire social, dont il a, le premier, fait l'étude.

Il est regrettable que cette belle étude de PANCERI, qui date de 1873, ait été méconnue de KOWALEVSKY (1875), de SEELIGER (1889) et de SALENSKY (1891—1892).



Quoi qu'il en soit, il est incontestable que c'est à KOWALEVSKY que revient le mérite d'avoir fourni, en 1868 d'abord mais surtout en 1875, les premiers documents circonstanciés sur l'embryogenèse de *Pyrosoma*. Il établit, pour la première fois, que l'œuf est méroblastique et fit connaître de nombreux faits relatifs à la segmentation, à la formation des feuilletts germinatifs et à l'organogenèse, tant du cyathozoïde que des ascidiozoïdes primaires.

Les études fragmentaires de JOLIET (1888), publiées après sa mort par son ami Y. DELAGE, ont porté plutôt sur l'anatomie de *P. giganteum*: elles contiennent pourtant quelques documents relatifs au développement des organes sexuels.

C'est SALENSKY (1891—1892) qui a publié les observations les plus étendues que nous possédions actuellement concernant l'embryogenèse de *Pyrosoma*. Il a complété, sous de nombreux rapports, les documents fournis par KOWALEVSKY et j'aurai souvent l'occasion de comparer ses résultats avec ceux que m'ont fournis mes études. Toutefois il convient de dire que le savant professeur de Pétersbourg s'est surtout et trop attaché à chercher à établir que, conformément aux idées qu'il avait développées à l'occasion de ses recherches sur le développement des Salpes, les cellules du testa, qu'il appelle kalymmocytes, jouent un rôle prépondérant non seulement dans la formation des feuilletts germinatifs, mais encore dans l'organogenèse du cyathozoïde et des ascidiozoïdes primaires de *Pyrosoma*.

Les observations de SEELIGER (1892) relatives à l'embryogenèse de *Pyrosoma* n'ont trait qu'à une question: le développement de l'ébauche sexuelle dans les ascidiozoïdes primaires.

KOROTNEFF (1905) enfin s'est surtout occupé de la segmentation de l'œuf et de la formation des feuilletts germinatifs. Dans cet intéressant travail, sur lequel j'aurai aussi l'occasion de revenir, le savant professeur de Kiew a eu surtout le mérite d'établir, pour la première fois, que les mérocytes procèdent du disque blastodermique et non pas des kalymmocytes, comme l'avait prétendu SALENSKY.

Dans le présent chapitre je m'attacherai surtout à faire l'histoire, aussi complète que possible, des cellules du testa (cellules folliculeuses internes de KOWALEVSKY, kalymmocytes de SALENSKY).

Mes recherches m'ont conduit aux conclusions suivantes:

1°. Les cellules du testa, d'origine folliculeuse, présentent des caractères de structure tout spécifiques, qu'elles partagent avec les

cellules des organes lumineux des Ascidiozoïdes tant primaires que secondaires. Ces caractères spécifiques ont été méconnus jusqu'ici.

2<sup>o</sup>. Les cellules du testa persistent pendant toute la durée du développement et elles offrent, à chacune des grandes étapes de l'embryogenèse, une répartition topographique toute caractéristique dans l'œuf. Cette répartition, cette localisation différente, que n'ont pas signalée mes devanciers, dépend surtout de ce que, à chacune des étapes de l'embryogenèse, ces cellules se forment plus abondamment dans des régions distinctes de l'épithélium folliculeux de l'œuf.

3<sup>o</sup>. Les cellules du testa deviennent exclusivement et directement les cellules des organes lumineux, pairs, des 4 ascidiozoïdes primaires. Cette dernière et définitive localisation des cellules du testa s'effectue au cours de la dernière étape de l'embryogenèse. Elle a été signalée par SALENSKY (1891—1892); mais le savant auteur russe attribue, en outre, aux cellules du testa un rôle prépondérant dans la formation des blastomères, des éléments du syncytium vitellin (mérocytes de KOROTNEFF), du mésenchyme et des formations mésenchymatiques, tant du cyathozoïde que des ascidiozoïdes primaires, ce qui n'est nullement le cas d'après mes observations.<sup>1)</sup>

4<sup>o</sup>. Comme les cellules des organes lumineux des ascidiozoïdes primaires et secondaires, les cellules du testa sont luminescentes, et il est probable que cette propriété physiologique spécifique est en relation de causalité avec les caractères spécifiques que ces éléments cellulaires présentent en commun.

PANCERI (1873) avait déjà signalé que les ascidiozoïdes primaires sont luminescents au moment de l'éclosion de la jeune colonie tétra-zoïde et que la source de la lumière émise réside dans des organes spéciaux, qu'il a appelés les organes lumineux des ascidiozoïdes secondaires. Mes expériences ont établi ce fait nouveau, à savoir que cette propriété n'est pas l'apanage exclusif des ascidiozoïdes. En effet, à partir du moment où l'œuf possède ses premières cellules du testa, ce qui se produit vers la fin de la période d'accroissement de

---

1) C'est la connaissance de cet ensemble de faits d'ordre morphologique, énumérés sous les 1<sup>o</sup>, 2<sup>o</sup> et 3<sup>o</sup>, qui m'a amené à entreprendre les expériences, dont je relate la conclusion dans le 4<sup>o</sup>, en vue de rechercher si les œufs et embryons sont luminescents, hypothèse que j'avais faite *a priori*, et, dans l'affirmative, si la source de la lumière émise correspondait à la localisation, que j'avais constatée, des cellules du testa à chaque étape du développement. Mes présomptions se sont vérifiées et mes expériences sont aisées à répéter.

l'ooocyte I à l'ovaire, jusqu'à l'éclosion de la jeune colonie tétrazoïde, l'œuf peut être incité à devenir lumineux et la source de lumière émise correspond exactement, pour chaque étape de l'embryogenèse, au siège localisé des cellules du testa à chacune de ces étapes.

Nous pourrions donc donner aux cellules du testa le nom de „cellules lumineuses“, au même titre qu'aux cellules constitutives des organes lumineux des ascidiozoïdes.

5°. De l'ensemble de mes observations et expériences il résulte donc que le seul rôle des cellules du testa, chez *Pyrosoma* du moins, est de constituer les éléments luminescents de l'œuf et de l'embryon pendant tout le cours du développement. Elles ne prennent notamment aucune part à la formation des feuilletts germinatifs, contrairement à l'opinion défendue par SALENSKY (1891—1892). Elles persistent pendant toute la durée de l'embryogenèse et ne sont pas résorbées par les blastomères comme le prétendent HEIDER, pour les Salpes, KOROTNEFF pour les Salpes et les Pyrosomes.

Mais, pour caractériser la localisation spéciale des cellules du testa à chacune des grandes étapes du développement de l'embryon, il faut nécessairement que je caractérise aussi ces étapes, qui comprennent chacune un certain nombre de stades de l'embryogenèse. L'histoire des cellules du testa est, en effet, intimement liée à l'histoire générale de l'embryogénie de *Pyrosoma*. Aussi suis-je amené à exposer les résultats généraux de mes études sur: la segmentation de l'œuf; la formation des feuilletts germinatifs et la gastrulation; la formation des organes primordiaux du cyathozoïde; la formation du stolon primaire et même les traits essentiels de l'organogenèse des ascidiozoïdes primaires. J'ai obtenu sur ces diverses questions des résultats nouveaux et intéressants. Je me limiterai autant que possible, me réservant de les exposer complètement dans des publications ultérieures.

Toutefois, le présent travail étant, comme je l'ai dit, le 1<sup>er</sup> chapitre d'études poursuivies sur le développement embryonnaire de *Pyrosoma*, j'indiquerai au préalable quelles méthodes de recherches j'ai employées.

Je subdiviserai donc la présente publication de la manière suivante:

#### Méthodes de recherches.

- § 1. Origine et histogenèse des cellules du testa.
- § 2. Texture spécifique des cellules du testa et des cellules des organes lumineux.

- § 3. Répartition des cellules du testa aux diverses étapes de l'embryogenèse; origine et développement des organes lumineux des ascidiozoïdes primaires.
- § 4. Expériences établissant que les cellules du testa sont lumineuses tant dans l'œuf ovarien que pendant toute la durée de l'embryogenèse.

### Méthodes de recherches.

Lors des séjours que j'ai faits en 1902 et 1904 à la Station zoologique de Naples, j'avais commencé à recueillir des matériaux pour entreprendre des études sur le développement embryonnaire de *Pyrosoma giganteum* LES. Ils m'ont servi pour mes recherches sur la formation de l'appareil branchial de cet intéressant Tunicier (CH. JULIN 1904).

J'ai cherché à compléter ces matériaux en me rendant au Laboratoire russe de Zoologie de Villefranche (Alpes maritimes) pendant les mois de mars, avril et décembre 1908 et janvier 1909. J'en ai recueilli et préparé de nombreux et excellents, grâce au dévouement du personnel et je prie mes collègues et amis, MM. KOROTNEFF et VON DAVIDOFF de bien vouloir accepter mes meilleurs remerciements et l'expression de ma gratitude pour le concours qu'ils m'ont prêté et la large hospitalité qu'ils m'ont offerte à l'importante et intéressante station qu'ils dirigent. Je remercie aussi bien sincèrement le Dr. TH. SPITSCHAKOFF, Assistant de la station, qui a bien voulu préparer moi, en décembre 1909, de nouveaux spécimens fixés par le mélange chromo-osmo-acétique.

Si, à l'aide du rasoir, on débite en tranches minces (1 à 2 mm d'épaisseur) un cormus, bien intact et vivant, de *Pyrosoma* en reproduction sexuelle, et qu'on laisse tomber ces tranches dans un cristalliseur contenant de l'eau de mer, on voit se déposer, au fond du vase, des œufs vivants, qui sont sortis des cavités cloacales des ascidiozoïdes en reproduction. La plupart d'entre eux sont assez avancés dans leur développement: outre le cyathozoïde, ils montrent déjà la chaîne des 4 ascidiozoïdes primaires à des stades divers du développement. Les autres, beaucoup moins nombreux, généralement même assez rares, sont notablement moins développés: ce sont, d'une façon générale, les stades qui précèdent le moment où les ascidiozoïdes primaires, qui viennent de se former par subdivision du stolon primaire, montrent les ébauches des premiers stigmates branchiaux.



Si les œufs peu développés s'isolent si rarement, c'est parce que, pendant cette première période de l'embryogenèse, ils sont fixés à la paroi épithéliale de la cavité cloacale, ce qui n'est plus le cas pour les œufs de la seconde période de l'embryogenèse, lesquels sont libres dans le cloaque.

Je reviendrai sur cette question dans un travail ultérieur, en m'occupant du développement des membranes ovulaires: nous pouvons pour le moment ne pas la traiter.

S'il est donc aisé, par cette méthode, de se procurer, parfaitement isolés, des embryons de la seconde période de l'embryogenèse, par contre il n'en est pas de même pour les œufs de la première période, comprenant la segmentation, la gastrulation et la formation des feuilletts primordiaux, le développement des organes du cyathozoïde, du stolon primaire et des ébauches des quatre ascidiozoïdes primaires. Ces œufs, il est difficile de les isoler sans rompre la paroi folliculeuse, ce qui permet au vitellus, liquide, de s'écouler. Toutefois ce que je viens de dire n'est vrai que pour les stades préalables à la formation du stolon primaire, attendu qu'à partir de ce moment les œufs ne sont plus fixés au cloaque maternel que par un mince pédicule épithélial, qui se rompt aisément sans léser l'œuf.

Pour étudier les stades préalables à la formation du stolon primaire, stades qui ne se détachent que rarement du cloaque quand on sectionne le cormus, il faut se résigner à fixer par les réactifs de minces tranches de cormus, et, quand on y a constaté la présence de jeunes embryons, bien intacts et convenablement orientés, on sectionne ces tranches en morceaux, soit pour les monter *in toto*, après coloration, avec les embryons qu'ils contiennent, soit pour les débiter en coupes sériées. Il faut donc recueillir, sectionner et conserver de nombreux cormus si l'on désire réunir des matériaux suffisants pour une étude, aussi complète que possible, des premiers stades.

Dans son intéressante publication, KOROTNEFF (1905) indique pourtant une méthode qui lui a permis d'obtenir et de monter *in toto* des œufs segmentés et de jeunes embryons. Elle consiste dans le traitement par la formaline à 5 %, qui dissout complètement le vitellus. Je ne l'ai pas employée personnellement; mais, en 1908, KOROTNEFF, désireux de faciliter mes recherches, me remit des matériaux préparés de la sorte par lui deux ans auparavant. Ne les ayant utilisés qu'à mon retour à Liège, j'ai constaté que le séjour

prolongé dans le formol les avait sans doute macérés: ils ne m'ont fourni que des résultats très médiocres.

Par contre, en procédant comme je l'ai dit plus haut, je suis parvenu à préparer, à la Station zoologique de Villefranche, les nombreux et excellents matériaux, dont l'étude m'a fourni les résultats consignés dans la présente publication.

A. Modes de fixation. Les tranches de cormus et les œufs isolés bien intacts sont déposés dans les réactifs fixateurs. J'en ai essayé de nombreux. Ceux qui m'ont donné les meilleurs résultats sont le sublimé acétique et le mélange chromo-osmo-acétique (liquide de FLEMMING). L'un et l'autre offrent certains avantages et certains inconvénients.

1. Le mélange chromo-osmo-acétique dont je me suis servi est celui qu'a indiqué F. MEVES (1908). J'ai suivi à la lettre toute la méthode de fixation décrite par mon savant collègue de Kiel.

Les œufs et les tissus des ascidiozoïdes se conservent parfaitement par cette méthode; mais les coupes que l'on pratique, après enrobage dans la paraffine, sont assez difficiles à étaler: il semble que la cause de cette difficulté réside surtout dans le fait que le vitellus est durci. De plus, quand il s'agit de stades reculés du développement, les blastomères et les cellules des feuillettes germinatifs renfermant de nombreux éléments vitellins, il arrive souvent que les coupes se rompent. — Par contre, la méthode n'offre pas cet inconvénient quand il s'agit de stades avancés du développement.

2. Les solutions de sublimé acétique que j'ai employées varient beaucoup, tant en ce qui concerne le degré de concentration du sublimé qu'en ce qui regarde la teneur en acide acétique. Tantôt j'ai employé la solution saturée de sublimé dans l'eau douce et j'y ajoutais, au moment de m'en servir, 10, 15 ou 20 % d'acide acétique glacial: je laissais séjourner les objets pendant 1 heure dans ce mélange. Tantôt j'ai employé la solution demi-saturée de sublimé dans l'eau douce (solution saturée additionnée d'un égal volume d'eau douce) et j'y ajoutais 5, 7½ ou 10 % d'acide acétique glacial: la durée du séjour des objets dans ce mélange était de 2 à 3 heures.

Après un lavage d'une ou deux heures dans l'alcool à 35° iodé, je traite pendant quelques heures par l'alcool à 50° iodé; puis, je conserve les objets dans l'alcool à 70° ou à 75°.

Par ces diverses variantes de la méthode de fixation par le sublimé acétique les stades avancés du développement sont toujours

en parfait état. Pour ce qui concerne les stades reculés, les résultats sont variables. Certaines séries étaient en parfait état de conservation; d'autres, traitées par la solution de même concentration et en apparence du moins, avec les mêmes précautions, étaient moins bonnes: les feuillets germinatifs notamment étaient plus rétractés. — Je n'ai pu déterminer la cause de ces différences.

Je n'ai naturellement utilisé pour mes études que les œufs qui, examinés *in toto*, me paraissaient absolument intacts et aussi beaux que vivants.

Le sublimé acétique liquéfie le vitellus des œufs de *Pyrosoma*. C'est un avantage à certains points de vue et un inconvénient à d'autres points de vue. L'avantage consiste en ce que les objets se coupent avec la plus grande aisance et que les coupes s'étalent parfaitement sur le porte-objet. L'inconvénient consiste en ce que, quand on procède à l'enrobage des œufs, il arrive fréquemment qu'en dépit de toutes les précautions, lors du passage de l'alcool absolu dans le chloroforme, le xylol ou le toluol, les œufs se rétractent plus ou moins vivement dans l'étendue de l'aire extra-embryonnaire. J'indiquerai tantôt comment je suis parvenu à obvier à cet inconvénient.

## B. Procédés d'enrobage et de coloration.

1. Les œufs fixés par le mélange chromo-osmo-acétique de MEVES ont été enrobés, soit par les procédés habituels d'inclusion simple (chloroforme-paraffine, xylol-paraffine ou toluol-paraffine), soit par l'enrobage double collodion-paraffine, que je décrirai tantôt pour les objets fixés par le sublimé acétique.

Les coupes sont colorées sur porte-objet, soit par la méthode au sulfalizarinate de soude et krystalviolet, telle qu'elle a été décrite par F. MEVES et J. DUESBERG (1908), soit par la méthode à l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN, telle qu'elle a été décrite par MEVES (1907).

2. Les œufs fixés par le sublimé acétique, une fois amenés dans l'alcool à 70°, reçoivent une légère coloration préalable par le carmin boracique, afin de permettre l'examen du stade de l'ontogenèse auquel ils sont arrivés. Pour obtenir cette coloration sans être obligé de différencier par l'alcool acidulé, je passe les objets dans de l'alcool à 70° auquel j'ai ajouté une minime quantité de carmin boracique. Or, étant donné qu'il se produit un précipité floconneux quand on ajoute du carmin boracique à l'alcool à 70°, je me sers d'un alcool légèrement teinté de carmin boracique, mais préparé depuis long-

temps et décanté. J'évite de la sorte le précipité sus-dit et, par conséquent, l'emploi d'alcool acidulé.

Il est aisé de régler ainsi l'intensité de la coloration, telle qu'on la désire, et on obtient d'emblée une belle différenciation.

Cette coloration préalable suffit pour les œufs que l'on veut monter in toto, aussi bien que pour orienter convenablement ceux que l'on désire enrober, pour les débiter en coupes sériees.

J'ai dit plus haut que j'indiquerai comment je parviens à empêcher la rétraction que subissent, dans l'étendue de l'aire extra-embryonnaire, les œufs de *Pyrosoma* quand on veut les enrober. Voici comment je procède pour l'enrobage.

Les œufs, une fois amenés dans l'alcool absolu, passent dans des mélanges progressifs d'alcool absolu et d'essence de girofle; puis, après un court séjour dans cette essence pure, ils sont amenés dans des mélanges progressifs d'essence de girofle et de collodion. Ils sont laissés sous cloche dans la solution la plus concentrée de collodion-girofle, jusqu'à ce que cette solution prenne une consistance sirupeuse.

Si l'on veut procéder à l'enrobage d'un œuf, on le place, contenu dans une goutte de cette solution sirupeuse, sur un couvre-objet enduit d'une mince couche de paraffine et, quand il est bien orienté dans la position que l'on désire, on dépose le couvre-objet dans du chloroforme, qui dissout la mince couche de paraffine. La pellicule de collodion durci, avec l'œuf qu'elle contient, se détache spontanément. A ce moment, l'œuf devient toujours momentanément opaque et souvent même il se montre très légèrement rétracté. L'opacité et la légère rétraction disparaissent dans l'huile de cèdre après quelques heures. On enrobe ensuite dans la paraffine en passant successivement par des mélanges, de plus en plus concentrés, d'huile de cèdre et de paraffine. L'enrobage obtenu est donc double: collodion-paraffine.

Cette méthode, qui est depuis plusieurs années en usage à l'Institut de zoologie de Liège, donne d'excellents résultats.

Je l'ai aussi adaptée à la préparation des œufs in toto à tout état de développement.

Dans ce cas, l'œuf contenu dans une goutte du mélange sirupeux de collodion et d'essence de girofle, est déposé sur un porte-objet. Une fois orienté comme on le désire, ce qui se fait à l'aide d'un pinceau très fin, on l'asperge de quelques gouttes de chloroforme pour durcir le collodion: l'objet imprégné de collodion durci adhère



au porte-objet, que l'on dépose ensuite dans l'huile de cèdre pour l'éclaircir convenablement: on le monte ensuite au baume de Canada.

C'est par ce procédé qu'ont été préparés les nombreux œufs de tous stades qui m'ont servi pour l'étude des objets in toto et dont quelques uns sont représentés par mes Figs. 10 à 17, Pl. 40 et 41.

Les coupes d'objets fixés par le sublimé acétique ont été généralement colorés, sur porte-objet, par la double coloration hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN et éosine.

### § 1. Origine et histogénèse des cellules du testa.

HUXLEY (1860) est le premier auteur qui ait signalé l'existence d'un épithélium folliculeux à l'œuf ovarien de *Pyrosoma*; il le décrit et le figure sous la forme d'une assise de cellules cubiques.

KOWALEVSKY (1875), tout en confirmant l'existence de l'épithélium folliculeux, attribue à ses cellules une forme aplatie dès leur apparition: pour lui, l'épithélium folliculeux affecte donc, dès le début, l'aspect d'un épithélium pavimenteux simple et il conserve cette texture pendant toute la durée du développement ultérieur de l'œuf.

C'est KOWALEVSKY qui a découvert les cellules du testa chez *Pyrosoma*. Voici ce qu'il en dit. Elles apparaissent à une période assez avancée de l'ovogénèse, sous la forme de granulations, disséminées à la surface de l'œuf et se montrant surtout nettement sur les œufs légèrement colorés par les matières tinctoriales. Ces granulations sont des cellules interposées entre l'épithélium folliculeux et le vitellus. Au début, leur nombre est très minime; mais plus l'œuf croît, plus le nombre de ces cellules augmente, jusqu'à ce que, dans l'œuf complètement mûr, il en existe une couche, formée pourtant de cellules disséminées. En même temps qu'apparaissent ces cellules, on observe, entre l'épithélium folliculeux et le vitellus, une fine fente, remplie d'un liquide: cette fente avait été vue et figurée par HUXLEY, qui pourtant ne signale pas les cellules qu'elle contient. D'après KOWALEVSKY, l'origine de ces cellules, qu'il appelle cellules folliculeuses internes, n'est pas très difficile à constater: on voit que certaines cellules de l'épithélium folliculeux, au lieu d'être aplaties, s'accroissent un peu et font saillie vers le vitellus; à côté d'elles, on en trouve d'autres, qui se sont totalement séparées de l'épithélium folliculeux et qui siègent librement à la surface du vitellus.

KOWALEVSKY, comparant alors le mode de formation et la

situation de ces cellules folliculeuses internes de *Pyrosoma* avec ce qui se passe lors de l'ovogenèse chez d'autres Tuniciers, et notamment avec ses recherches sur *Ciona intestinalis* (1871), conclut que ces éléments correspondent aux cellules du testa des ascidiens, qui dérivent, par un processus semblable, de l'épithélium folliculeux.

SALENSKY (1891—1892), SEELIGER (1889, 1892, 1895) et KOROTNEFF (1905) ont confirmé le fait signalé par KOWALEVSKY, à savoir que l'épithélium folliculeux de l'œuf de *Pyrosoma* constitue dès le début un épithélium pavimenteux simple.

D'après mes observations, cette forme de l'épithélium folliculeux n'est pas primitive. Tout au début de la période d'accroissement, l'œuf (oocyte I) est entouré par un épithélium folliculeux simple, mais dont les cellules sont nettement cubiques et il n'est pas rare d'y trouver des divisions mitotiques. Toutefois il ne tarde pas à devenir pavimenteux simple.

SALENSKY (1891—1892) a décrit la texture de cet épithélium. Il consiste en cellules polygonales, aplaties, dont le noyau vésiculeux, à contour net, est pourvu de 1 ou 2 nucléoles. Leur protoplasma est pâle, bien transparent, homogène à la périphérie de la cellule; autour du noyau seulement il constitue une zone périnucléaire finement granuleuse.

C'est aux dépens de cet épithélium folliculeux que se forment, comme l'a soutenu KOWALEVSKY, des cellules folliculeuses internes, que SALENSKY propose d'appeler *kalymmocytes*, en raison du rôle important qu'il leur attribue dans l'édification de l'embryon. Ces éléments sont donc, ainsi que KOWALEVSKY l'a dit, des cellules folliculeuses qui se sont séparées de la paroi folliculeuse de l'œuf et ont émigré à sa face profonde.

Non sans raison d'ailleurs, SALENSKY trouve insuffisantes les figures que KOWALEVSKY a données pour démontrer l'origine des cellules du testa. Il en fournit, il est vrai, qui ne sont guère plus probantes, mais sa description est plus complète. Ça et là, certaines cellules folliculeuses se renflent progressivement vers la surface du vitellus, et finissent par se détacher: leur protoplasme devient de plus en plus chromophile. En même temps leur noyau se modifie dans sa forme, sa colorabilité et sa situation: il finit par se trouver situé au pôle effilé de la cellule, devenue piriforme.

Mes observations personnelles sur l'origine et l'histogenèse des cellules du testa sont encore bien fragmentaires; je ne

donnerai pas de figures destinées à illustrer les faits que j'ai observés, parce que je considère mes études actuelles sur ce point comme incomplètes et que j'espère les compléter ultérieurement.

Ainsi que l'ont soutenu KOWALEVSKY et SALENSKY, les cellules du testa se forment aux dépens de l'épithélium folliculeux de l'œuf.

Dans les zones de formation des cellules du testa que je ferai connaître au § 3. on voit que le corps de certaines cellules de l'épithélium folliculeux s'épaissit et proémine vers l'intérieur de l'œuf. En même temps le noyau de ces cellules devient plus chromophile. Dans le cytoplasme épaissi on distingue une ou plusieurs trainées de granulations, qui se colorent vivement par les matières tinctoriales basiques, électives de la nucléine. Sans que j'aie pu établir avec certitude comment cela s'accomplit, elles deviennent le boyau caractéristique qui siège dans le corps des cellules et que je décrirai lorsque, dans le § 2. je m'occuperai de la texture spécifique des cellules du testa et des cellules des organes lumineux. Il semble que ces granulations, alignées en trainées ou en chaînettes, absorbent un liquide clair et se fragmentent en une sorte de poussière chromophile; finalement le boyau devient nettement délimité par une très fine membrane achromophile. Tout cela se passe dans le corps cytoplasmique. Les images que j'ai pu observer ressemblent à celles qui ont été décrites, mais dans le noyau, aux dernières anaphases et aux télophases de la mitose, notamment par ED. VAN BENEDEN et par BOVERI dans les blastomères de l'*Ascaris*, lors de la transformation des chromosomes compacts en chromosomes poussiéreux.

Je n'ai jamais constaté le moindre indice de l'origine nucléaire de ce boyau ou des granulations chromophiles qui lui donnent naissance: je tiens ces granulations pour des éléments de nucléine se formant exceptionnellement dans le cytoplasme de ces cellules toutes spéciales, alors que généralement les nucléines sont élaborées par les noyaux des cellules.

D'autre part, les préparations que j'ai faites en vue de rechercher si ces éléments seraient de nature mitochondriale ne m'ont fourni que des résultats négatifs à ce sujet. Je reviendrai sur cette question lorsque je ferai connaître la texture spécifique des cellules du testa.

Les cellules folliculeuses, dans lesquelles commence à se montrer le boyau intracytoplasmique sont encore assez aplaties: leur plus grand diamètre, parallèle à la surface de l'œuf, est le même que

celui des cellules voisines de l'épithélium folliculeux, non modifiées dans leur structure, soit 10 à 12  $\mu$ . Au fur et à mesure qu'elles s'accroissent, non seulement leur boyau intracytoplasmique s'allonge, mais elles deviennent de plus en plus indépendantes de l'épithélium folliculeux; finalement, leur noyau se trouve rejeté à l'une des extrémités du corps cellulaire.

Etant donné que je n'ai jamais constaté de noyaux de l'épithélium folliculeux en division dans l'étendue de la zone de formation des cellules du testa et, en outre, qu'en dépit de recherches des plus minutieuses, je n'ai jamais, non plus, vu une cellule de testa dont le noyau fût en division, mitosique ou amitosique, je suis porté à admettre que chaque cellule du testa est, en réalité, une cellule de l'épithélium folliculeux, qui se transforme histologiquement et se sépare de ses voisines.

Contrairement à l'opinion émise par SALENSKY, je n'ai jamais constaté que ces cellules présentassent des prolongements pouvant rendre compte de mouvements amiboïdes. Je les ai toujours vues globuleuses, surtout quand elles n'avaient pas encore atteint leur taille maxima. ou piriformes quand elles ont atteint leur taille maxima. soit de 25 à 30  $\mu$  suivant leur plus grand axe.

## § 2. Texture spécifique des cellules du testa et des cellules des organes lumineux.

**I. Structure des organes lumineux.** Je m'occuperai d'abord de la structure des organes lumineux de *Pyrosoma*.

C'est en 1873 que, à la suite d'expériences intéressantes sur la phosphorescence des animaux, P. PANCERI détermina quels sont les organes de *Pyrosoma* qui émettent de la lumière. Il établit qu'il s'agissait d'organes connus, mais auxquels on avait attribué une valeur physiologique qu'ils n'ont pas. Ce sont ces organes pairs que LESUEUR (1815) et SAVIGNY (1816) considéraient comme les ovaires. HUXLEY (1851 et 1860), qui les appelait „cell-masses“ ou „circular cellular patsch“, avait émis l'avis qu'ils pourraient bien être des organes urinaires. C. VOGT (1854) les avait représentés sans les décrire (Pl. X Fig. 7). KEFERSTEIN et EHLERS (1861, p. 77 et Pl. XII) les avaient nommés „linsenförmige Körnerhaufen“ en disant que leur valeur physiologique était inconnue.

PANCERI (1873), après avoir établi expérimentalement qu'ils



constituent les seuls organes des ascidiozoïdes secondaires qui soient luminescents, leur donna le nom d'organes lumineux.

En décrivant la fig. 15 de sa Pl. XXXI, qui représente une jeune colonie tétrazoïde prête à éclore, HUXLEY (1860) signalait, dans les 4 ascidiozoïdes primaires, la présence de ce qu'il appelait dubitativement les „organes urinaires“. Il se borne à dire (p. 237) que ces organes sont très distincts, apparaissent comme un amas de corps granuleux sphériques et occupent la même place que dans les ascidiozoïdes secondaires.

PANCERI raconte qu'ayant immergé dans l'eau douce une jeune colonie tétrazoïde prête à éclore, il l'a vue devenir lumineuse et qu'elle est restée lumineuse pendant un quart d'heure environ.

Le travail de PANCERI n'a été connu, ni de KOWALEVSKY (1875), ni de SEELIGER (1889), ni de SALENSKY (1891—1892). SEELIGER le cite pourtant dans sa publication de 1895. JOLIET (1888), qui connaissait le mémoire de PANCERI, donne à ces organes le nom de „glandes latérales“ ou d'„amas graisseux photogènes“.

PANCERI a fait une bonne étude anatomique des organes lumineux de *Pyrosoma*, bien que sa description ne soit pas exacte dans tous ses détails. Je vais la résumer.

Ces organes sont situés au bord supérieur des deux branchies; ils sont en relation avec l'arc vibratile, mais plus rapprochés du ganglion que de l'endostyle. Ils sont contenus entre la tunique externe et la tunique interne du tégument, mais n'adhèrent qu'à la tunique externe. Au point de vue de leur structure, ces organes consistent exclusivement en cellules sphériques, contiguës les unes aux autres, sans qu'elles se compriment ou se déforment. Ces cellules n'étant pas réunies par une membrane d'enveloppe commune, elles sont directement baignées par le sang qui circule dans la grande lacune sanguine dans laquelle elles gisent. C'est pourquoi, quand on comprime un peu trop un ascidiozoïde entre deux lames de verre, ces cellules se séparent et se dispersent dans le sinus sanguin susmentionné.

PANCERI décrit ensuite la texture de ces cellules: j'en reparlerai, ayant réuni tous les documents que l'on possède sur cette texture en un exposé que je ferai tantôt.

Ayant constaté expérimentalement, d'une part, que ces organes deviennent lumineux quand on soumet le cormus à l'action des excitants les plus divers et, d'autre part, que la luminosité se transmet d'un ascidiozoïde du cormus à un autre ascidiozoïde, PANCERI se livra

à des recherches anatomiques sur l'innervation possible de ces organes. De cette étude il résulte que les nerfs qui, émanant du ganglion, se rapprochent le plus des organes lumineux sont ceux qu'il appelle les nerfs latéraux de la 1<sup>ère</sup> paire. Toutefois ils ne font que raser le bord supérieur de ces organes. „Malgré mes soins les plus attentifs, dit-il, ni chez l'adulte, ni chez l'embryon, même en me servant des réactifs les mieux appropriés à la recherche des nerfs, tels que l'acide osmique et le chlorure d'or, je ne suis pas parvenu à découvrir un seul ramuscule nerveux, ni une seule fibre nerveuse qui, partant de ce nerf (latéral de la 1<sup>ère</sup> paire), se rendît directement à l'organe lumineux . . . . Dans la certitude, où je suis, que les organes ne reçoivent pas de nerfs du ganglion, il est très probable que leurs nerfs proviennent de rameaux cutanés, lesquels sont peut-être moins faciles à découvrir.“

Dans le but de rechercher par quelle disposition anatomique peut se propager l'irritation d'un ascidiozoïde à un autre, il étudia et décrit un système musculaire social unissant les divers ascidiozoïdes du cormus, et il admit que ce sont les nerfs de ce système musculaire qui servent à transmettre l'excitation.

En 1889, O. SEELIGER, qui donne une description anatomique succincte des organes lumineux, qu'il appelle „laterale Mesenchymzellengruppe (EHLER'S linsenförmige Körnerhaufen)“ parce qu'il ignore le travail de PANCERI, n'ajoute qu'un détail nouveau, c'est que les cellules de ces organes sont polyédriques par compression réciproque. En 1895, O. SEELIGER, qui maintenant fait mention du mémoire de PANCERI, communique quelques faits nouveaux mais qui sont inexactes. Il dit que le nombre des cellules qui composent ces organes est très variable. Parfois, dit-il, on en compte à peine 20; dans d'autres cas, plusieurs centaines et il semble que de pareilles variations peuvent exister chez un seul et même individu, à différentes époques. En raison de la destruction rapide des cellules dans cet organe, on doit admettre, dit SEELIGER, qu'il s'en régénère aux dépens de cellules sanguines capables de se transformer; or, étant donné qu'un courant sanguin continu baigne l'organe lumineux, l'occasion de cette régénération se présente aisément. Il ajoute: „Parmi les cellules bien vivantes et nettement délimitées, on en trouve souvent qui sont en voie de dégénérescence. Ces cellules sont généralement très volumineuses; leur contenu se ramasse en plusieurs boules, qui d'abord semblent encore unies les autres aux autres, mais qui plus tard se séparent, de telle sorte que la cellule se décompose

en plusieurs fragments. J'admets que ces fragments sont alors entraînés par le courant sanguin et se résorbent progressivement. Cependant ce fait ne pourrait s'établir que par l'observation sur l'animal vivant."

La dernière description qui ait été donnée des organes lumineux de *Pyrosoma* est la description toute récente de NEUMANN (1911). Elle est, au fond, la répétition de celle de SEELIGER (1905), si je fais abstraction de ce qui a trait à la curieuse forme qu'affectent ces organes chez *P. Agassizi*. Les organes lumineux de *P. giganteum* et de toutes les espèces autres que *P. Agassizi* sont des amas, généralement elliptiques ou circulaires, de cellules, qui sont situés dans le sinus sanguin péripharyngien, à la partie antérieure du corps, à droite et à gauche de l'orifice buccal ou d'ingestion, un peu au dessus du milieu de l'arc vibratile. NEUMANN ajoute que ces cellules sont disposées en une ou deux assises superposées, ce qui est exact. Mais il commet une erreur quand il dit que l'organe lumineux est situé „entre l'ectoderme et l'endoderme“. En effet, outre que les termes „ectoderme“ et „endoderme“ n'ont aucune signification en langage anatomique, mais une valeur purement embryologique, le sinus sanguin péripharyngien, dans lequel siège l'organe lumineux de *Pyrosoma*, est délimité, d'une part, par l'épithélium sub-tunical, assise profonde, continue, des cellules épidermiques, d'origine ectodermique, et, d'autre part, l'épithélium pavimenteux simple qui forme la paroi externe de la cavité péribranchiale, épithélium qui, chez les ascidiozoïdes primaires du moins, est d'origine ectodermique.

D'après mes observations, les organes lumineux de *P. giganteum* ne reçoivent aucun filet nerveux, ces cellules étant libres et indépendantes les unes des autres dans l'espace sanguin péripharyngien. Elles sont aussi libres de toutes connexions nerveuses que les cellules du testa des œufs et des embryons, qui, elles aussi sont lumineuses. La luminosité de ces cellules est, sans aucun doute, la manifestation d'une réaction chimique intracellulaire.

Je dois ajouter encore que j'ai étudié des centaines d'organes lumineux d'ascidiozoïdes secondaires de tout âge et que jamais je n'y ai constaté la présence de cellules en dégénérescence, comme l'affirme O. SEELIGER. Ce qu'il décrit à ce propos ne peut être attribué qu'à une mauvaise fixation des tissus par les réactifs, à moins qu'il n'ait eu affaire à l'un ou l'autre ascidiozoïde mort et en voie de désintégration, ce que je n'ai jamais eu l'occasion de constater. Je ne trouve pas d'autre explication possible. D'ailleurs

si, pour remplacer les cellules lumineuses, dont la destruction serait rapide selon SEELIGER, il s'en régénérerait d'autres aux dépens de cellules sanguines, comme il l'admet, il aurait dû trouver des cellules sanguines en voie de transformation en cellules lumineuses, ce qu'il ne nous dit pas.

## II. Texture des cellules des organes lumineux et des cellules du testa.

A. Historique. HUXLEY (1860) se borne à dire que les cellules des organes lumineux sont des corps granuleux pâles et sphériques.

KEFERSTEIN et EHLERS (1861) les décrivent comme des cellules rondes, dépourvues de noyau.

PANCERI (1873) en donne la description suivante: „Elles ont un diamètre de mm 0,02... Leur contenu est homogène et transparent sur le frais, un peu jaunâtre et un peu réfringent; mais par aucun moyen on ne peut y déceler la présence d'un noyau. Si on traite ces cellules, ou mieux ces vésicules, par l'alcool et l'éther, elles se rident, leur contenu devient granuleux et se colore ensuite par le carmin. En conséquence, ces cellules me semblent contenir: une substance grasse, qui se dissout dans l'alcool, l'éther et même simplement la glycérine, ce qui fait qu'elles se rident et perdent leur réfringence; en outre, une substance qui présente les caractères des albuminoïdes: c'est cette substance qui se colore par le carmin.“

SEELIGER (1889 et 1895) a fait connaître que les cellules des organes lumineux ont un noyau et un cytoplasme peu abondant disposé en un réseau délicat. Pour lui, les mailles du réseau cytoplasmique sont complètement remplies de graisse, de sorte que, quand cette graisse est dissoute par l'alcool, les cellules prennent un aspect alvéolaire. Traitées par l'acide osmique, elles deviennent très foncées.

En 1909, dans une note préliminaire, j'ai fait connaître que, de même que les cellules du testa, les cellules des organes lumineux ont une texture toute spécifique. „Les unes et les autres, disais-je, sont des cellules globuleuses assez volumineuses: leur noyau ovalaire et relativement petit, pauvre en chromatine, est situé au voisinage de la surface du corps cellulaire, le cytoplasme est littéralement bourré par un boyau, continu ou discontinu, montrant un reticulum très délicat mais à larges mailles, dont les travées achromophiles sont parsemées de grains chromophiles, siégeant surtout aux nœuds du



reticulum. Je considère ce boyau comme d'origine cytoplasmique et ses grains chromophiles comme de nature mitochondriale." On verra par la suite que cette dernière hypothèse, à savoir la nature mitochondriale des grains chromophiles du boyau intracytoplasmique, n'a pu être vérifiée par mes recherches plus récentes.

NEUMANN (1911) décrit les cellules de l'organe lumineux chez l'ascidiozoïde adulte comme „de grosses cellules, dont le corps apparaît dilaté, gonflé et rempli d'un grand nombre de petites vacuoles juxtaposées qui, en raison de leur forme sphérique, donnent à l'ensemble du corps cellulaire un aspect alvéolaire, mais d'alvéoles allongés, aspect rappelant les circonvolutions cérébrales. Les espaces vésiculeux, d'après NEUMANN, sont pourvus d'une ou deux petites enclaves granuleuses, qui se colorent en noir par l'acide osmique... Le noyau, fortement chromophile, est généralement excentrique; il est relativement très gros et pourvu d'un nucléole net." Il ajoute „Cette texture spécifique est aussi, d'après JULIN, propre aux cellules du testa de l'embryon“ (l. c. p. 103).

Je me permettrai de faire remarquer que NEUMANN se trompe quand il pense que la texture qu'il attribue aux cellules des organes lumineux de *Pyrosoma* est cette texture spécifique que j'ai sommairement décrite en 1909 comme étant propre à la fois à ces éléments et aux cellules du testa. Il suffira, pour s'en convaincre, de comparer mon texte, rappelé plus haut, et la description que NEUMANN donne de ces éléments. Le boyau spécifique, que contient le cytoplasme d'après mes observations, ne renferme nullement, comme le dit NEUMANN „une ou deux petites enclaves granuleuses qui se colorent en noir par l'acide osmique“, mais bien comme je l'ai dit „un reticulum très délicat mais à larges mailles, dont les travées achromophiles sont parsemées de grains chromophiles, siégeant surtout aux nœuds du reticulum“. J'ai tenu à faire cette remarque afin qu'il n'y ait pas de malentendu.

La texture spécifique des cellules des organes lumineux et des cellules du testa de *Pyrosoma* non seulement n'était pas connue, telle que je l'ai fait connaître succinctement en 1909, mais je ne sache pas que rien de semblable ait jamais été décrit dans aucun autre élément cellulaire.

Quant à ce qui concerne les faits que l'on avait décrits relativement à la texture des cellules du testa de l'œuf et de l'embryon de *Pyrosoma* avant ma note préliminaire de 1909, les voici.

KOWALEVSKY (1875) dit que dans l'œuf complètement mûr, les

cellules du testa, qui selon lui sont des granulations, forment généralement des groupes plus ou moins volumineux et il renvoie à ce sujet aux figs. 11, 12 et 13 de sa planche XXXVII. Or, chacun de ces soi-disant „groupes“ n'est, à mon avis, qu'une seule cellule du testa et ce que KOWALEVSKY considère comme „une cellule du testa“ est, en fait, la coupe optique d'un des méandres du boyau intracytoplasmique. Je trouve une nouvelle preuve en faveur de mon interprétation dans un passage de la description que le savant embryologiste russe donne de la fig. 17 de sa Pl. XXXVIII, qui représente un disque blastodermique biconvexe montrant 8 assises de blastomères dans sa partie la plus épaisse. Il dit p. 610: „Aux deux côtés (le long du bord périphérique) du disque blastodermique, on trouve entre le disque et l'enveloppe folliculeuse, de même qu'entre cette enveloppe et le vitellus, de petites sphères ou granulations très fortement chromophiles, qui sont indubitablement les cellules folliculeuses internes (cellules du testa) si on les compare avec les stades précédents. Déjà au faible grossissement où est représentée la fig. 17, on voit que ces corps ne sont pas des cellules simples, mais des agrégats de petites sphérules; si l'on emploie des grossissements plus forts, on se convainc que ces agrégats consistent en un nombre plus ou moins grand de noyaux de cellules, entre lesquels on ne distingue que très peu de protoplasme.“<sup>1)</sup>

D'après SALENSKY (1891—1892), les cellules du testa ou kalymocytes sont des cellules piriformes, avides de substances colorantes. Leur noyau est toujours situé au pôle effilé ou rétréci de la cellule; sa colorabilité est plus intense que celle du noyau des cellules folliculeuses, la chromatine qu'il renferme étant plus abondante et disposée en un fin reticulum.

Tels sont, d'après SALENSKY, les caractères de structure de ces éléments lorsqu'ils sont en l'état que l'auteur qualifie de „état de repos“. — C'est qu'en effet, d'après SALENSKY, ces cellules libres sont capables de se déplacer en exécutant des mouvements amiboïdes. Or, quand elles exécutent ces mouvements, non seulement leur forme changerait, mais aussi la constitution de leur protoplasme qui, ramifié, deviendrait clair; en même temps que leur noyau deviendrait central.

Je ferai remarquer immédiatement que les prétendus kalymmo-

---

1) Les passages soulignés ne le sont pas dans le texte.

cytes, auxquels SALENSKY attribue ces changements de structure lorsqu'ils se meuvent, sont, en réalité, des mérocytes qui, nous le verrons, ont une tout autre origine et ne sont nullement des cellules du testa ou kalymmocytes.

Ni SEELIGER, ni NEUMANN ne nous fournissent aucun renseignement sur la texture des cellules du testa.

Tels sont les seuls documents que nous possédions sur cette question.

D'après mes observations, non seulement les cellules du testa n'exécutent pas de mouvements amiboïdes, mais elles conservent toujours la texture spécifique que je vais faire connaître. Telle n'est pas l'opinion de SALENSKY et de KOROTNEFF, qui admettent que ces cellules exécutent des mouvements actifs et qu'elles se transforment en changeant de texture. Mais l'exposé bibliographique de ce point étant en relation avec le rôle des cellules du testa et leur répartition aux diverses étapes de l'embryogenèse, il trouvera mieux sa place dans le § 3.

B. Observations personnelles. Les cellules du testa de *P. giganteum* présentent une structure absolument spécifique, que l'on retrouve identique dans les cellules constitutives des organes lumineux des ascidiozoïdes primaires et secondaires. Cette structure si caractéristique apparaît surtout très nettement lorsque le réactif fixateur employé est le sublimé acétique et que la préparation a été colorée par l'hématoxyline ferrique et l'éosine. Elle est celle que représentent, au grossissement de 1500 diamètres, les Figs. 1, 2 et 3 Pl. 37.

S'il s'agit de cellules du testa, leur taille est variable selon leur état de développement, mais ces éléments finissent par atteindre 25 à 30  $\mu$ . Elles sont, d'une façon générale, globuleuses ou piriformes. Leur noyau est toujours périphérique et, quand elles sont nettement piriformes, il occupe l'extrémité rétrécie du corps de la cellule.

S'il s'agit de cellules des organes lumineux, elles sont toutes piriformes et de taille très peu variable: leur grand diamètre est de 25 à 30  $\mu$ . Par leur forme aussi bien que par leur taille les cellules des organes lumineux rappellent donc absolument les cellules du testa ayant atteint tout leur développement.

Elles leur sont aussi identiques par leur structure.

Disons tout d'abord comment elle se présente après fixation par

le sublimé acétique et coloration par l'hématoxyline ferrique et l'éosine.

Le noyau de ces cellules est globuleux: les mailles du reticulum caryoplasmique apparaissent uniformément teintées en rose par l'éosine, mais sur ses travées, achromophiles, sont disséminées de très fines granulations de nucléine et parfois un ou deux caryosomes: caryosomes et fines granulations nucléiniennes fixent vivement l'hématoxyline.

Si ces noyaux n'offrent rien de bien particulier, il n'en est pas de même du corps cellulaire. Dans un plasma, parfaitement homogène et à peine teinté en rose par l'éosine, baignent les méandres, plus ou moins serrés, d'un boyau continu ou discontinu, qui en impose pour un gigantesque noyau polymorphe, qui occuperait presque totalement l'espace cellulaire. La coupe réelle ou la coupe optique de ce boyau intracytoplasmique est circulaire ou ovale: il en résulte que, quand il est très tortueux et en même temps très serré, le corps de la cellule semble bourré de petites vésicules plus ou moins sphériques qui, examinées sur le frais, sont réfringentes et en imposent pour des vésicules de graisse. En fait, on a affaire à un boyau cylindrique, d'une texture très délicate. Il est très nettement délimité de toutes parts par une très fine membrane achromophile; son contenu est parcouru par les travées, achromophiles, d'un reticulum très délicat, dont les mailles, plus ou moins serrées, sont occupées par une substance colorée en rose par l'éosine; sur les travées sont disséminées de très nombreuses granulations poussiéreuses, de tailles diverses pourtant, qui absorbent vivement l'hématoxyline.

Le boyau intracytoplasmique offre donc les plus grandes analogies de structure avec le noyau de la cellule. Il n'est pourtant pas en continuité avec lui et il s'en distingue très nettement par l'abondance des granulations de nucléine qu'il contient. Ce sont bien, en effet, des granulations de nucléine, car si, au lieu de l'hématoxyline, on se sert comme colorant d'une autre matière tinctoriale élective de la nucléine, ces granulations l'absorbent vivement.

Les Figs. 1, 2 et 3 Pl. 37, montrent respectivement des coupes réelles, dessinées au même grossissement de 1500 diamètres: d'une cellule du testa (Fig. 1) d'un oocyte I de la fin de la période d'accroissement, la coupe intéressant tangentiellement la surface de la cellule; d'une cellule d'un organe lumineux d'un ascidiozoïde primaire (Fig. 2) d'une colonie tétrazoïde, qui



avait librement éclos sous mes yeux dans le vase où je tenais le cormus; d'une cellule d'un organe lumineux d'un ascidiozoïde secondaire adulte (Fig. 3) du cormus. Dans chaque cas, j'ai représenté la coupe qui intéressait le noyau de la cellule.

Enfin, les Fig. 1a, 2a et 3a sont les images respectives, plus fortement grossies encore, de fragments du boyau intracytoplasmique des cellules représentées par les Fig. 1, 2 et 3.

Il résulte de la comparaison de ces images que cette structure, si caractéristique et si spécifique, est identique dans ces divers éléments. Les seules différences que l'on constate portent sur le diamètre du boyau intracytoplasmique et sur le nombre des méandres qu'il décrit. Je suis tenté d'admettre que ce boyau est continu; mais on comprend qu'il est impossible d'établir ce fait avec certitude, étant donnée la taille relativement considérable de ces cellules (25 à 30  $\mu$ ).

Dans le but de rechercher, d'une part, si les granulations chromophiles du boyau intracytoplasmique ne sont pas de nature mitochondriale et, d'autre part, si les cellules du testa et les cellules des organes lumineux renferment réellement de la graisse, comme on l'admet généralement pour ces dernières du moins, j'ai traité par la méthode de MEVES-DUESBERG (1908) des coupes d'ascidiozoïdes et d'embryons isolés.

J'ai constaté, tout d'abord, que ni les cellules du testa, ni les cellules des organes lumineux ne renferment de graisse, du moins de graisse se colorant en noir par l'acide osmique. Mes observations sont donc en contradiction, sur ce point, avec celles de PANCERI (1873), de SEELIGER (1895) et de NEUMANN (1911) relatives aux cellules des organes lumineux.

D'autre part, le sulfalizarinate de soude et le krystallviolett n'ont pas décelé la présence de chondriosomes dans ces cellules: aucun élément n'apparut coloré en violet; mais dans le boyau, nettement délimité par un très fin contour continu, on distinguait vaguement, tout comme dans le noyau de la cellule, de nombreux petits points colorés en brun-jaunâtre, par l'alizarine. Enfin, colorées par l'hématoxyline ferrique et l'éosine, après la même fixation par le mélange chromo-osmo-acétique de MEVES, ces cellules montrent, tant dans leur noyau que dans leur boyau intracytoplasmique, des granulations foncées d'un brun légèrement violacé, tranchant assez nettement sur un fond homogène, teinté en rose par l'éosine.

Il semble donc bien résulter encore de cet ensemble de faits que les granulations du boyau intracytoplasmique de ces cellules sont de même nature chimique que les granulations de nucléine du noyau. Et pourtant je n'ai pas constaté le moindre fait qui tende à faire admettre que ces granulations sont d'origine nucléaire: je les tiens pour des éléments de nucléine élaborés par le cytoplasme de ces cellules toutes spéciales.

Je dois signaler encore que, dans toutes les préparations fixées par le mélange de MEVES, j'ai constaté que: 1<sup>o</sup> les méandres du boyau intracytoplasmique apparaissent toujours beaucoup plus serrés que dans les préparations fixées par le sublimé acétique: ils sont même tellement serrés que les interstices qui les séparent sont linéaires; 2<sup>o</sup> le reticulum achromophile du boyau intracytoplasmique ne se distingue point, pas plus d'ailleurs que le reticulum achromophile du noyau. Il en résulte que, sur ces préparations, cellules du testa et cellules des organes lumineux apparaissent, à la coupe, comme bourrées de vésicules circulaires ou allongées, serrées les unes contre les autres. C'est cet aspect que j'ai tenté de rendre dans les cellules du testa (*ct*) de la Fig. 10a, Pl. 38, qui représente une coupe sagittale d'un embryon (*gastrula*) fixé par le liquide de MEVES et coloré par l'hématoxyline et l'éosine.

Pour se rendre compte de la différence d'aspect que, examinées à faible grossissement, les cellules du testa, ainsi fixées, présentent avec celles qui ont été fixées par le sublimé acétique et colorées de la même façon, il suffira de les comparer avec les cellules du testa (*ct*) de l'embryon dont des coupes sagittales sont représentées par les Fig. 11a à 11f, Pl. 38. A ce grossissement faible on ne distingue pas les granulations du boyau. Afin de ne pas multiplier les images outre mesure, je n'ai pas figuré, à un grossissement considérable, des cellules du testa ou des cellules des organes lumineux, fixées par le liquide de MEVES.

De l'ensemble de mes observations sur les particularités de texture qu'offrent en commun les cellules du testa des œufs et embryons et les cellules des organes lumineux des ascidiozoïdes tant primaires que secondaires de *Pyrosoma*, il résulte qu'elles consistent essentiellement en la présence, dans les corps de ces cellules, d'un boyau décrivant des méandres nombreux et serrés. Ce boyau, à paroi achromophile bien nette, est parcouru par un reticulum achromophile, dont les

mailles sont remplies d'un liquide albuminoïde; sur les travées du reticulum et en relation immédiate avec le liquide sus-dit, de nombreuses granulations poussiéreuses d'une nucléine, substance albuminoïde riche en phosphore. Le boyau tout entier plonge dans un liquide peu abondant, qui occupe tout le restant de l'espace cellulaire.

Je relaterai encore les résultats d'une autre série d'observations.

Après avoir établi, par les expériences dont je parlerai au § 4, que, comme les cellules des organes lumineux, les cellules du testa sont luminescentes, j'ai tenté de rechercher si la texture spécifique de ces éléments, et spécialement celle du boyau intracytoplasmique, subit des modifications à la suite d'un fonctionnement intensif. J'ai, dans ce but, fixé par les réactifs des ascidiozoïdes et des embryons que j'avais rendus expérimentalement lumineux et que je ne préparais qu'après extinction complète de la luminescence provoquée. Il est bien entendu que je ne fixais ces matériaux qu'après m'être assuré qu'ils étaient restés parfaitement intacts et en vie.

Voici les résultats que m'ont fournis ces recherches.

Dans les cellules du testa et dans les cellules des organes lumineux, fixées par le sublimé acétique et colorées par l'hématoxyline et l'éosine, j'ai constaté fréquemment mais pas toujours cependant, que le boyau intracytoplasmique montrait dans sa structure les modifications que j'ai représentées par les Fig. 4 et 4a, Pl. 37.

La fine paroi propre, achromophile, du boyau est devenue plus apparente parce que les granulations de nucléine se sont amassées dans l'axe du boyau, où elles forment de nombreux petits amas, des espèces de grumeaux. On voit nettement que ces amas ou grumeaux sont reliés: d'une part, les uns aux autres, dans l'axe du boyau, par de courtes travées du reticulum achromophile et, d'autre part, à la paroi propre du boyau, par de fines travées, bien apparentes, du même reticulum achromophile. La paroi propre du boyau et son reticulum achromophile semblent donc bien être des éléments structuraux réels et non pas des artefacts dûs à l'action des réactifs fixateurs.

Les faits que je viens de relater ne nous fournissent guère de renseignements absolument certains sur les modifications que subissent

les cellules lumineuses lorsqu'elles ont été soumises à un fonctionnement intensif. J'ai tenu à les signaler à titre purement documentaire. Je ferai remarquer cependant que les seules modifications observées intéressent les grains de nucléine.

En résumé, les organes lumineux sont des amas, généralement lenticulaires, de cellules toutes spéciales, qui sont plus ou moins serrées mais qui sont indépendantes les unes des autres et disposées en une ou deux assises dans le sinus sanguin péripharyngien. Ils sont libres de toutes connexions avec le système nerveux et le phénomène de la luminescence est, donc absolument indépendant de toute excitation directe du système nerveux. Je le considère comme étant exclusivement la manifestation de réactions chimiques intracellulaires, dans lesquelles les granulations de nucléine contenues dans le boyau intracytoplasmique jouent probablement un rôle important.

### § 3. Répartition des cellules du testa aux diverses étapes de l'embryogenèse: origine et développement des organes lumineux des ascidiozoïdes primaires.

Il est bon d'indiquer tout d'abord quelles sont les données bibliographiques que nous possédons actuellement sur ces questions.

I. **Historique.** PANCERI (1873) n'a pas connu les cellules du testa, mais il fournit quelques documents concernant le développement des organes lumineux de *Pyrosoma*. Il fait apparaître ces organes dans une jeune colonie tétrazoïde (fig. 15 et fig. 19, Pl. II de l'auteur), dont chacun des 4 ascidiozoïdes primaires possède, outre le ganglion, les éléoblastes et les premiers stigmates branchiaux: ces derniers, dans la figure que donne l'auteur, sont au nombre de 9 dans l'une des moitiés et de 11 dans l'autre moitié du sac branchial. „C'est à ce moment, dit PANCERI, que se montrent les organes lumineux (fig. 19 *ol*). Sur les côtés de la branchie, entre les deux tuniques du tégument, on voit deux amas de cellules sphériques, lesquels à part leur taille plus petite, ont la même forme que chez l'adulte. D'après ce que j'ai pu voir chez l'embryon et, en outre,



du fait que chez l'adulte l'amas des cellules de l'organe adhère à la tunique externe du tégument, j'en suis venu à me convaincre que l'organe lumineux de *Pyrosoma* se forme aux dépens de la couche cellulaire externe de l'embryon, dont il peut être considéré comme une intraflexion ou, du moins, comme une prolifération vers l'intérieur. Les cellules de l'organe lumineux sont toutefois dépourvues de noyau, ce qui les diffère des cellules de l'épithélium externe des embryons et des adultes, lesquelles en sont pourvues. On peut donc comparer les organes qui nous occupent à des glandes cutanées, lesquelles conservent leurs relations avec la couche épithéliale dont elles proviennent. Les figures suivantes montrent la forme et les rapports de ces organes, qui ne tardent pas à fonctionner.“

J'ai déjà dit que PANCERI a signalé qu'en immergeant dans l'eau douce une colonie tétrazoïde prête à éclore, il l'a vue devenir lumineuse et qu'elle est restée lumineuse pendant un quart d'heure environ.

Bien que cela ne nous intéresse pas directement, j'ajouterai que PANCERI a aussi cherché à connaître quand et comment se forment les organes lumineux des ascidiozoïdes secondaires. Il déclare qu'ils se forment comme chez les ascidiozoïdes primaires et apparaissent au moment où se montrent les premiers stigmates branchiaux, comme c'est le cas dans les ascidiozoïdes primaires. Le plus jeune ascidiozoïde secondaire que l'auteur représente comme étant porteur des organes lumineux (fig. 4 de la Pl. II) possède 11 stigmates branchiaux. Il conclut de l'ensemble de ses recherches que „les organes lumineux de *Pyrosoma* „sont des organes spéciaux qui, ayant la même origine dans les deux générations d'embryons, ne changent ni de forme ni de fonction pendant toute leur vie“.

KOWALEVSKY (1875) ne s'est pas occupé de la formation des organes lumineux; mais, dans son mémoire, on trouve quelques renseignements concernant la répartition des cellules du testa et le rôle qu'elles jouent au cours du développement embryonnaire. Il résume ses observations à ce sujet en disant que, chez l'embryon, les cellules du testa sont enveloppées, en même temps que le vitellus, par le blastoderme et qu'elles servent, soit à la nutrition de l'embryon en voie de développement, soit comme corpuscules du sang. „Jusqu'à l'époque où il reste une goutte de vitellus dans le cyathozoïde, dit-il, les cellules du testa entourent le vitellus comme d'un réseau, qui devient de plus en plus serré, pour finir par disparaître, en même

temps que disparaît le cyathozoïde: elles sont résorbées par les ascidiozoïdes sous forme de liquide sanguin nutritif.“

Mais examinons d'un peu plus près les données fournies par l'illustre embryologiste russe concernant la répartition des cellules du testa aux diverses étapes de l'embryogenèse, cette question nous intéressant tout spécialement.

Avant la segmentation de l'œuf (fig. 11, Pl. XXXVII de l'auteur), il existe des cellules du testa disséminées à la surface du vitellus de formation, ainsi que partout ailleurs à la surface de l'œuf.

Au stade de la segmentation en 2 (fig. 13, Pl. XXXVII de l'auteur), les cellules du testa sont accumulées autour des blastomères.

La fig. 14, Pl. XXXVIII de KOWALEVSKY représente, vu par le pôle animal, un œuf segmenté en 4 et en voie de segmentation en 6. Cette figure montre de nombreuses cellules du testa, tant à la surface des 4 blastomères qu'au niveau des sillons de segmentation.

Dans sa fig. 15, Pl. XXXVIII, qui représente un disque blastodermique dont la partie centrale, la plus épaisse, montre 4 à 5 assises de blastomères, il figure des cellules du testa à la surface et le long du bord périphérique du disque, mais il n'en figure pas à son intérieur. En fait, KOWALEVSKY n'a jamais signalé de cellules du testa à l'intérieur du disque blastodermique, bien qu'il en ait figuré, sous le nom de petites cellules plus colorées, dont il n'indique pas la signification, dans la fig. 17 de sa Pl. XXXVIII, qui représente un disque blastodermique du même stade que ma Fig. 8, Pl. 37. „Ces cellules, plus petites que les blastomères dit-il, sont peu nombreuses et pour ainsi dire enclavées entre les blastomères: autour de leur noyau elles ont très peu de protoplasme.“

Lors de la segmentation KOWALEVSKY mentionne encore certains faits, dont je crois devoir parler ici.

A partir du stade où le disque blastodermique montre au maximum 4 ou 5 assises superposées de blastomères (fig. 15, Pl. XXXVIII de l'auteur) il dit que le contour du disque devient de plus en plus lisse, ce qui signifie que les sillons qui séparent les blastomères de l'assise superficielle sont très peu profonds. „Il en résulte que vu in toto et à un faible grossissement, l'œuf semble n'être pas encore segmenté (fig. 16, Pl. XXXVIII) de l'auteur.“ „A ce stade les cellules du testa sont surtout accumulées le long du bord périphérique du disque.“

La fig. 18, Pl. XXXVIII de l'auteur représente, vue à plus fort

grossissement, une partie du bord périphérique de ce disque blastodermique. Elle est intéressante, non pas au point de vue de la distribution des cellules du testa, mais parce qu'il s'y trouve représentés, à l'intérieur même du vitellus „deux amas cellulaires, dont l'un renferme 2 noyaux et l'autre, 4 noyaux, entourés de protoplasme finement granuleux.“ — Ces deux „amas cellulaires“ sont décrits par KOWALEVSKY. Pour ce qui concerne leur signification, l'auteur déclare qu'il n'a pu décider s'ils dérivent des blastomères ou s'ils représentent des cellules du testa qui auraient pénétré dans le vitellus; toutefois, il ajoute qu'il est plutôt disposé à admettre cette dernière alternative, soit leur origine folliculeuse. Or, ces deux „amas cellulaires“ sont, sans aucun doute possible, deux mérocytes à noyau polymorphe. Mais KOWALEVSKY n'a pas connu comme tels les mérocytes ou plus exactement le syncytium vitellin avec ses noyaux vitellins. C'est à SALENSKY (1891—1892) que revient le mérite d'avoir, le premier, signalé leur existence dans l'œuf de *Pyrosoma*. Il admet qu'ils se forment aux dépens de l'épithélium folliculeux et qu'ils sont des cellules du testa (kalymmocytes vitellins). C'est KOROTNEFF (1905) qui, le premier, a démontré que les mérocytes dérivent du disque germinatif comme les blastomères. Cette origine blastodermique du syncytium et des noyaux vitellins je puis la confirmer, bien que mes observations ne soient pas d'accord avec toutes les données fournies par KOROTNEFF. Mais l'exposé de cette question sort du cadre de la présente publication et je me réserve de la discuter ultérieurement.

Revenons-en à la distribution des cellules du testa d'après KOWALEVSKY.

Par ses figs. 26 Pl. XXXVIII, 34 et 36 Pl. XXXIX, KOWALEVSKY représente in toto 3 œufs. Le 1<sup>er</sup> (fig. 26) montre un embryon un peu plus avancé que celui que j'ai représenté Pl. 40 fig. 12; le dernier (fig. 36) montre un embryon un peu moins développé que celui que j'ai représenté Pl. 40 fig. 13; la figure 34 de KOWALEVSKY représente un stade intermédiaire.

En décrivant ces œufs, il mentionne, ce qui se trouve d'ailleurs représenté sur ses figures, la présence d'un anneau de cellules ( $z$  de ses figures), qui entoure les bords latéraux et dorsal de l'embryon. Il n'est pas douteux pour moi que cette „Zellenzone“ ou zone cellulaire, décrite et figurée par KOWALEVSKY, ne représente la zone annulaire des cellules de mésenchyme. Cherchant quelle est l'origine de ces cellules, KOWALEVSKY dit qu'elles dérivent manifestement des

cellules du testa. Il ajoute: „comme nous le verrons plus tard, ces cellules conservent cette même situation à la surface du vitellus jusqu'à ce que le cyathozoïde ait disparu. Elles ne prennent pas une part directe à la formation des organes, pour autant que j'aie pu le voir; je ne puis décider si certaines de ces cellules passent dans l'embryon lui-même sous la forme de corpuscules sanguins ou de cellules migratrices du mésoblaste, mais j'estime que ce n'est pas impossible“ (l. c. p. 619).

Quand on lit attentivement l'exposé que KOWALEVSKY fait de la suite du développement, on se convainc qu'il a souvent confondu les cellules du testa, d'une part, avec les petites cellules constituant le réseau des îlots de mésenchyme et, d'autre part, avec les noyaux vitellins.

Examinons maintenant ce que deviennent les cellules du testa ou kalymmocytes d'après SALENSKY (1891—1892).

1. Pendant la segmentation de l'œuf, des kalymmocytes passent dans les sillons de segmentation en exécutant des mouvements amiboïdes, et s'engagent entre les blastomères; certains d'entre eux pénétreraient même à l'intérieur des blastomères. A un moment donné, ces cellules engagées dans le blastoderme se transformeraient en blastomères par vacuolisation de leur cytoplasme et à la suite de modifications subies par leur noyau, si bien qu'à la fin de la segmentation toutes les cellules du disque blastodermique seraient devenues semblables.

Nous verrons que cette assertion de SALENSKY est contredite par mes observations.

2. Pendant la segmentation de l'œuf, d'autres kalymmocytes pénétreraient à l'intérieur du vitellus: un certain nombre d'entre eux se disposeraient en un réseau sous le disque blastodermique. Ces „kalymmocytes vitellins“, comme les appelle SALENSKY, ont une forme étoilée, ramifiée, et leur protoplasme est très faiblement colorable; leur noyau est vésiculeux et montre un fin reticulum de chromatine. D'après SALENSKY, ces kalymmocytes vitellins ne commenceraient à apparaître que vers la fin du processus de la segmentation. Ce n'est pas ici qu'il convient de faire ressortir quel rôle SALENSKY attribue à ces éléments dans la formation de certains organes de l'embryon. Qu'il me suffise de dire que les „kalymmocytes vitellins“ sont aucun doute, les mérocytes ou éléments du syncytium vitellin qui, comme l'a démontré KOROTNEFF (1905) n'ont nullement l'origine folliculeuse que leur attribue SALENSKY, mais se forment aux dépens



du disque germinatif de l'œuf, le début de leur formation étant bien plus précoce que ne l'admet SALENSKY.

3. Les kalymmocytes interviendraient pour une part importante dans la formation de la „Zellenzone“, ébauche de ce réseau d'îlots de cellules de mésenchyme qui occupe une partie du vaste sinus sanguin du cyathozoïde (cf. mes Figs. 12 à 17 Pl. 40 et 41, *m* et *m'*). SALENSKY prétend avoir observé des formes de transition entre les kalymmocytes et les cellules de mésenchyme du cyathozoïde, de sorte que les kalymmocytes interviendraient dans la formation du mésenchyme du cyathozoïde. Ils interviendraient même plus tard dans la formation du mésoderme (mésenchyme) des ascidiozoïdes primaires.

Toutes ces assertions sont contredites par mes observations.

4. Enfin les cellules des organes lumineux des ascidiozoïdes primaires dérivent exclusivement des kalymmocytes. SALENSKY, qui ne connaissait pas le travail de PANCERI, tient encore les organes lumineux pour des organes dont la fonction est absolument énigmatique. Par erreur sans doute il les appelle les „längliche Zellenhaufen“ de KEFERSTEIN et EHLERS (1861): Sa description se rapporte incontestablement aux „linsenförmige Zellenhaufen“ des ces auteurs.

Le développement des organes lumineux nous intéressant tout spécialement, je vais reproduire in extenso ce qu'en dit SALENSKY (1892, p. 48).

„Ils se forment progressivement et il est très difficile de déterminer le moment où débute leur formation. Les éléments, aux dépens desquels se développent ces organes, sont exclusivement fournis par les kalymmocytes qui passent à l'intérieur du corps des ascidiozoïdes avec les autres cellules du mésenchyme. La plupart de ces cellules s'accumulent dans le sinus sanguin de la partie postérieure du corps des ascidiozoïdes et sur les coupes (fig. 58D et E) pratiquées au stade J<sup>1</sup>) on les y trouve déjà accumulées en grand nombre (*hlm*). La voie qu'elles suivent est la même que celle suivie par les autres cellules de mésenchyme et l'on peut trouver aussi les kalymmocytes en train de passer dans la racine du stolon avec les autres cellules de mésenchyme. Plus tard, lorsque le sinus sanguin pharyngien est plus développé, elles le traversent aussi pour gagner la partie

---

1) Le stade J. de SALENSKY est celui que représente la Fig. 15 de ma Pl. 40; mais, par erreur, l'auteur, dans la description qu'il en donne p. 6, n'attribue aux ascidiozoïdes primaires que 4 paires de stigmates branchiaux.

postérieure du sinus. Les kalymmocytes se meuvent aussi à travers les fentes existant entre les organes des divers ascidiozoïdes; on les trouve surtout entre l'éléoblaste et les cavités péribranchiales ou entre ces dernières et l'ectoderme. Leur voie de prédilection est la fente qui sépare l'éléoblaste de l'ectoderme; de là ils peuvent passer dans l'espace interposé entre les cavités péribranchiales et l'éléoblaste; puis, ils s'avancent encore et s'accumulent entre les cavités péribranchiales et l'ectoderme, dans la partie antérieure du corps. Il se forme de cette façon deux plaques de cellules, symétriquement disposées, qui s'étendent d'avant en arrière, sur les côtés des cavités péribranchiales (fig. 59 *Lzgr*)<sup>1)</sup>. Dans ces plaques on reconnaît bien les „längliche Zellenhaufen“ de KEFERSTEIN et EHLERS<sup>2)</sup>. Les organes qui nous occupent continuent à s'accroître ultérieurement par migration continue de kalymmocytes. Ces derniers sont fortement tassés les uns contre les autres. Finalement, à partir du stade L<sup>3)</sup>, ils se transforment en une masse finement granuleuse, dans laquelle sont irrégulièrement disséminés les noyaux.<sup>4)</sup>

Nous avons vu que, pour SALENSKY, les cellules du testa immigrées dans le blastoderme s'y transforment ensuite en blastomères par vacuolisation de leur cytoplasme, toutes notions qui confirmaient, de la façon la plus éclatante, l'idée que l'auteur se faisait du rôle des mêmes éléments chez l'embryon des Salpes, d'après les études précédemment publiées par lui (1876, 1881, 1883, 1885).

Or, KOROTNEFF (1893) et HEIDER (1893) ont contesté pour les Salpes ce rôle joué par les cellules du testa dans l'édification de l'embryon. Ils ont soutenu que, chez les Salpes, seuls les blastomères forment l'embryon, mais qu'ils sont lâchement unis les uns aux autres; les cellules du testa s'insinuent entre les blastomères et, ensuite, elles sont résorbées par eux lorsque se constituent les organes de l'embryon. Reprenant l'étude du développement de *Pyrosoma*, KOROTNEFF (1905) confirma les conclusions qu'il avait tirées de ses recherches sur l'embryogenèse des Salpes.

KOROTNEFF soutient, en effet, que quand, avec les progrès de la segmentation, les blastomères, qu'il appelle blastocytes, se sont dis-

1) Ce passage n'est pas souligné dans le texte original.

2) C'est „linsenförmige Zellenhaufen“ qu'il faut naturellement lire, la fig. 59 de SALENSKY ne laissant aucun doute à cet égard.

3) Le stade L de SALENSKY est incontestablement celui que représente ma fig. 16, Pl. 41.

posés en 7 ou 8 assises de cellules compactes (fig. 19 Pl. 18 de l'auteur) devenues toutes à peu près de même taille, on voit que les cellules du testa, qui, au début, se mouvaient librement entre elles sans se modifier dans leur structure<sup>1</sup>), cessent de se mouvoir librement et se modifient dans leur texture. Leur protoplasme devient grossièrement granuleux; leur noyau n'est plus sphérique; il est rejeté sur le côté et se colore d'une façon homogène: il a certainement perdu toute vitalité. Les cellules du testa ne se transforment nullement en blastomères; elles ne pénètrent pas, non plus, à l'intérieur des blastomères, comme le veut SALENSKY. Mais plus tard, dit KOROTNEFF, „leur protoplasme s'émiette (fig. 20 Pl. 18 de l'auteur); le noyau n'existe pour ainsi dire plus que dans les éléments qui siègent tout superficiellement; ceux qui siègent à l'intérieur du germe, ou bien n'ont pas de noyau ou n'en ont qu'un reste fortement coloré, reste qui, sur les coupes, apparaît comme une strie de chromatine, périphérique. Dans les préparations, les cellules du testa apparaissent comme si elles possédaient une membrane, qui est rompue dans certaines cellules, tandis que leur contenu est incorporé par un ou plusieurs blastocytes voisins“ (l. cit. p. 304).

Lorsque, plus tard encore, le disque blastodermique s'est transformé en une calotte monodermique de cellules séparées les unes des autres<sup>2</sup>) coiffant la moitié environ de la surface du vitellus, sauf en une région siégeant au bord de la calotte et où les cellules sont plus serrées, on voit, d'après KOROTNEFF, entre ces cellules, de nouvelles cellules du testa disséminées çà et là. Les anciennes sont déjà résorbées. Le rôle de ces nouvelles cellules du testa est resté le même que celui des anciennes: fournir des matières nutritives (l. c. p. 304).

Dans la suite du mémoire, KOROTNEFF ne parle plus des cellules du testa.

Tel est l'ensemble des données que nous possédons actuellement sur ce que deviennent les cellules du testa chez l'embryon de *Pyrosoma*.

1) KOROTNEFF ne nous dit pas quelle est cette structure.

2) Je n'ai jamais constaté l'existence de ce stade, tel du moins que le décrit KOROTNEFF.

Avant d'aborder l'exposé de mes observations personnelles relatives à cette question, qu'il me soit permis de dire que si des savants de la valeur de SALENSKY et de KOROTNEFF [ont pu trouver dans leurs préparations des éléments qui pussent les amener à semblables conclusions, c'est surtout parce que leurs matériaux d'études étaient en mauvais état de conservation. Je ne connais guère d'objets qu'il soit plus difficile d'obtenir en bon état de conservation, que les jeunes embryons de *Pyrosoma*.

## II. Observations personnelles.

En se plaçant au point de vue de la répartition des cellules du testa, il y a lieu de distinguer nettement plusieurs étapes successives, auxquelles correspondent des stades bien déterminés de l'ovogenèse d'abord et, ensuite, du développement de l'embryon.

### 1ère étape.

1. Segmentation de l'œuf. La 1ère étape commence, en réalité, avec l'apparition des premières cellules du testa vers la fin de la période d'accroissement de l'œuf ovarien (oocyte I); elle se termine lorsque la segmentation de l'œuf est achevée, c'est-à-dire lorsque le disque blastodermique comprend, dans sa partie centrale, la plus épaisse, environ 10 assises superposées de blastomères, dont la plus profonde repose sur le syncytium vitellin.

Mes recherches relatives à cette étape ont porté sur de nombreux œufs ovariens et sur de nombreux stades de la segmentation. Parmi les œufs ovariens que j'ai étudiés, quelques-uns se trouvaient à la fin de la période d'accroissement (oocytes I), à la période de maturation ou de formation des globules polaires et au moment où la fécondation venait d'être réalisée.

Je me réserve d'exposer, dans un travail ultérieur, les résultats que m'a fournis l'étude de ces œufs, de même que celle de la segmentation. Quelques remarques générales nous suffiront pour faire comprendre la seule question qui nous intéresse pour le moment: la répartition des cellules du testa pendant cette 1ère étape.

1°. A la suite de la segmentation du germe ou disque germinatif de l'œuf, il se forme deux catégories d'éléments: d'une part, les blastomères (blastocytes de KOROTNEFF), cellules parfaitement individualisées, nettement délimitées, qui constituent, dans leur ensemble le disque blastodermique; d'autre part, le syncytium



vitellin, appliqué contre la face profonde du disque blastodermique et se continuant, en outre, à la surface du vitellus de nutrition, dans la zone extra-blastodermique de l'œuf, où il est revêtu exclusivement par l'épithélium folliculaire. Le syncytium vitellin consiste en une mince couche de cytoplasme, présentant de distance en distance un amas cytoplasmique plus volumineux, dont le centre est occupé par un noyau vitellin: à chacun de ces amas de cytoplasme avec le noyau vitellin qu'il renferme, on donne le nom de mérocyte. Le cytoplasme du syncytium représente la partie du cytoplasme de l'œuf qui n'a pas été utilisée à former le corps cytoplasmique des blastomères. Quant aux noyaux vitellins, ils ont la même origine que les noyaux des blastomères et dérivent donc, en dernière analyse, de la division du 1<sup>er</sup> noyau de segmentation, ainsi que KOROTNEFF (1905) l'a démontré, pour la première fois, pour *Pyrosoma*.

2<sup>o</sup>. Comme KOWALEWSKY (1875) l'a déjà fait remarquer, tant que le disque blastodermique a moins de 6 assises superposées de blastomères dans sa partie centrale, la plus épaisse, les sillons qui séparent les blastomères de l'assise superficielle sont bien marqués et relativement profonds: j'appellerai cette période du développement la „première moitié de la période de segmentation de l'œuf“. Dans la suite, en effet, c'est-à-dire pendant la „seconde moitié de la période de segmentation“, les sillons qui séparent les blastomères de l'assise superficielle sont si peu marqués que la surface du disque blastodermique est lisse.

3<sup>o</sup>. Il est encore une remarque générale que je tiens à signaler, quoiqu'elle n'ait aucun rapport avec la distribution des cellules du testa. KOROTNEFF (1905) dit avoir „observé constamment et tout à fait positivement, non seulement que les noyaux du pérblasté (syncytium vitellin) mais aussi ceux du blastoderme se divisent activement par amitose, de sorte que souvent naissent dans une seule et même cellule 2 et même 3 ou 4 noyaux“ (l. c. p. 302). — Ce que KOROTNEFF a pris pour des noyaux distincts sont uniquement les chromosomes, provisoirement vésiculeux et plus ou moins indépendants, comme le montrent aux premières télophases de la mitose les noyaux des blastomères de divers organismes, et notamment des Echinodermes. Ils se fusionnent ultérieurement pour reconstituer un noyau vésiculeux unique. Ce fait peut s'observer dans toutes les divisions mitotiques des cellules de l'embryon de *Pyrosoma*: il est constant et facilite le dénombrement des chromosomes, qui est de

8 éléments. Ce n'est d'ailleurs pas la seule particularité intéressante que présentent les divisions nucléaires mitosiques dans les blastomères et les noyaux vitellins de *Pyrosoma*. Mais ce n'est pas le moment d'insister sur cette question.

2. J'en arrive maintenant à mes observations relatives à la distribution des cellules du testa pendant la 1<sup>ère</sup> étape du développement embryonnaire.

Chez *Pyrosoma*, les premières cellules du testa apparaissent vers la fin de la période d'accroissement de l'oocyte I, par conséquent peu de temps avant la période de maturation ou de formation des globules polaires. A ce moment l'œuf est nettement télolécithique: au pôle animal, la vésicule germinative siège dans un amas de cytoplasme ou vitellus de formation, constituant le germe ou disque germinatif. L'épithélium folliculeux est pavimenteux simple, comme il le restera pendant toute la durée du développement embryonnaire. Quant aux cellules du testa, elles sont peu nombreuses encore, mais présentent une disposition très caractéristique: rares et disséminées partout ailleurs à la surface de l'œuf, entre le vitellus et l'épithélium folliculeux, elles sont plus nombreuses dans la région du pôle animal, où elles siègent à la surface du disque germinatif.

Ce fait est dû à ce que, dans l'étendue de la petite zone circulaire qui revêt actuellement la calotte cytoplasmique formée par le disque germinatif, les cellules de l'épithélium folliculeux se transforment plus activement en cellules du testa.

Pendant la 1<sup>ère</sup> moitié de la période de segmentation de l'œuf, au fur et à mesure que les blastomères deviennent plus nombreux et que le disque blastodermique s'accroît, surtout en épaisseur, la zone de l'épithélium folliculeux, génératrice des cellules du testa, correspond assez exactement à la surface du disque blastodermique: elle affecte donc encore la forme d'une calotte recouvrant la face superficielle du disque blastodermique. C'est ce que j'appelle la calotte suprablastodermique. Ce n'est pas à dire pourtant qu'il ne se forme aucune cellule du testa dans la partie de l'épithélium folliculeux qui revêt la région extrablastodermique, très étendue, de l'œuf; mais ces cellules restent rares, disséminées et isolées à la surface de l'œuf.

Bref, la région du follicule dans laquelle règne l'activité génératrice principale des cellules du testa correspond à la région du

pôle animal de l'œuf, dans laquelle règne aussi la plus grande activité physiologique.

Je viens de dire que la calotte suprablastodermique de l'épithélium folliculeux engendre des cellules du testa pendant la 1<sup>ère</sup> moitié de la période de segmentation de l'œuf, pendant laquelle le disque blastodermique montre moins de 6 assises superposées de blastomères dans sa partie centrale, qui est la plus épaisse (Figs. 5a, 5b, 5c, 6 et 6a, 7 Pl. 37). Or, en même temps on constate, comme je l'ai dit plus haut, que les sillons qui séparent les blastomères de l'assise superficielle sont très nets et assez profonds. Au contraire, pendant la seconde moitié de la période de segmentation, c'est-à-dire, d'une façon générale, lorsque dans sa région centrale, la plus épaisse, le disque blastodermique, devenu biconvexe, montre 6 à 10 assises superposées de blastomères (Pl. 37 Figs. 8 et 9), non seulement les sillons superficiels sont tellement peu marqués que la surface du blastoderme est lisse, mais encore la calotte suprablastodermique de l'épithélium folliculeux n'engendre plus que tout exceptionnellement une cellule du testa.

Que deviennent les cellules du testa au fur et à mesure qu'elles sont engendrées par la calotte suprablastodermique de l'épithélium folliculeux?

Elles s'engagent dans les sillons de segmentation des blastomères superficiels et, avec les progrès de la segmentation, elles sont entraînées de plus en plus profondément dans le disque blastodermique, entre les blastomères. Un certain nombre d'entre elles finissent même par se trouver situées contre la face profonde du disque blastodermique (Pl. 37 Figs. 6 et 6a).

Pour SALENSKY et KOROTNEFF, la pénétration des cellules du testa entre les blastomères s'effectue par des mouvements actifs, de nature amiboïde, de ces cellules. SALENSKY admet même qu'elles peuvent pénétrer à l'intérieur des blastomères. Mais les images qu'il donne pour démontrer cette pénétration intracellulaire ne sont nullement probantes et, pas plus que KOROTNEFF, je n'ai jamais constaté ce fait. Pour ma part, je n'ai même jamais constaté un seul fait qui démontrât que les cellules du testa sont amiboïdes: je les ai toujours trouvées globuleuses et ne présentant d'autre prolongement que la saillie légère et constante, au niveau de laquelle siège leur noyau et qui les rend plus ou moins piriformes. En outre, je les ai toujours vues logées entre les blastomères, soit en séries linéaires dans les disques blastodermiques de la 1<sup>ère</sup> moitié de la

période de segmentation (Pl. 37 Figs. 6, 6a et 7), soit isolées, ce qui est généralement le cas dans les disques de la 2<sup>e</sup> moitié de la période de segmentation (Pl. 37 Fig. 8). Une observation qui tend encore bien à prouver que les cellules du testa sont dépourvues de tout mouvement propre, c'est que l'on n'en voit jamais engagées à l'intérieur du vitellus, ni à l'intérieur du syncytium vitellin.

Mes observations me portent à croire que les cellules du testa ne sont pas douées de motilité propre; que leur pénétration à l'intérieur du blastoderme est, au contraire, purement passive et est la résultante des mouvements amiboïdes, actifs, des blastomères superficiels pendant la 1<sup>ère</sup> moitié de la période de segmentation. C'est ce que l'on observe surtout nettement aux premiers stades de la segmentation (Pl. 37 Figs. 5a, 5b, 5c; Figs. 6 et 6a), où l'on voit des prolongements superficiels, très irréguliers, des blastomères moulés sur les cellules du testa, globuleuses.

Une fois engagés entre les blastomères superficiels, ces éléments cellulaires sont déplacés et disséminés par les déplacements que subissent, lors de leurs divisions mitosiques successives, les blastomères des diverses assises du disque blastodermique.

Si pendant la 1<sup>ère</sup> moitié de la période de segmentation on voit souvent les cellules du testa disposées en trainées entre les blastomères et à la face profonde du disque blastodermique, c'est que c'est seulement alors qu'elles se forment abondamment aux dépens de la calotte suprablastodermique de l'épithélium folliculeux et qu'au fur et à mesure de leur formation, elles sont amenées dans le disque blastodermique, puis à sa face profonde, par les changements de forme et les déplacements des blastomères lors de leurs mitoses.

Pendant la seconde moitié de la période de segmentation, les trainées de disloquent par suite de la division des blastomères: les cellules du testa s'isolent.

Lorsque la segmentation de l'œuf est achevée, il n'y a plus de cellules du testa entre la surface du disque blastodermique et l'épithélium folliculeux. Elles sont alors (Pl. 37 Fig. 8 et Fig. 9) réparties de la manière suivante: 1<sup>o</sup>. disséminées isolément entre les blastomères des diverses assises; 2<sup>o</sup>. rares et disséminées isolément dans toute l'étendue de la zone extrablastodermique de l'œuf; 3<sup>o</sup>. souvent on en trouve un certain nombre le long du bord périphérique du disque blastodermique, tant en dehors du disque que sur une petite étendue de sa face superficielle et de sa face profonde. Parmi ces éléments marginaux, les uns sont très probablement des cellules qui,



après avoir traversé de blastoderme selon le processus indiqué plus haut, ont été amenées ensuite contre la face profonde du disque, d'où elles ont été déplacées vers son bord périphérique, grâce aux mouvements du syncytium vitellin. Pendant la 1<sup>ère</sup> moitié de la période de segmentation, on voit souvent, en effet des cellules du testa nombreuses, parfois même disposées en une assise presque continue, entre la face profonde du disque blastodermique et le syncytium vitellin. Cependant toutes les cellules marginales n'ont certainement pas subi tous ces déplacements et ne proviennent pas de la calotte suprablastodermique. Il en est qui ont été engendrées par une nouvelle zone de l'épithélium folliculeux située le long du bord périphérique du disque blastodermique. C'est ce dont on peut s'assurer tant dans des œufs montés in toto que dans des œufs débités en coupes de  $5$  à  $6 \mu$  (Pl. 37 Figs. 8 et 9, à droite). Dans tous les cas observés, ce nouveau foyer de formation de cellules du testa siégeait dans la région extrablastodermique de l'épithélium folliculeux et constituait une zone annulaire pérblastodermique. Cette zone n'est pas encore très active à la fin de la période de segmentation de l'œuf; comme nous le verrons, elle ne le devient que plus tard et son activité marche encore de pair avec l'activité des processus qui s'accomplissent alors en son voisinage, le long du bord périphérique du blastoderme.

Il est encore une question importante dont nous devons nous occuper.

SALENSKY a cherché à établir que les cellules du testa se transforment en blastomères quand, à la fin de la segmentation, leurs dimensions sont devenues sensiblement égales à celles des blastomères. Non seulement les figures qu'il donne pour étayer sa manière de voir ne sont nullement probantes, à mon avis; mais l'argument qu'il invoque, en outre, en faveur de sa thèse, à savoir que, à la fin de la segmentation, on ne parvient plus à distinguer de cellules du testa dans le disque blastodermique, est en désaccord complet avec mes observations. Je m'explique parfaitement l'erreur commise par SALENSKY. Elle a pour origine la fixation défectueuse de ses matériaux d'études, qui ne lui a pas permis de mettre en évidence les caractères spécifiques de texture des cellules du testa, qu'il décrit comme des cellules vacuoleuses. Or, les blastomères ont, à la fin de la segmentation, l'aspect alvéolaire quand les réactifs ont dissous

les éléments vitellins (Pl. 37 Fig. 8, à gauche), de telle sorte que si le boyau intracytoplasmique des cellules du testa est altéré par une fixation défectueuse, ces cellules offriront des analogies d'aspect avec les blastomères.

KOROTNEFF, qui a combattu la thèse défendue par SALENSKY, la transformation des cellules du testa en blastomères par vacuolisation de leur corps cytoplasmique, en a soutenu une autre, qui n'est pas mieux fondée. Il a prétendu que les cellules du testa, une fois pénétrées entre les blastomères, finissent par se fragmenter et par être absorbées par les blastomères voisins. Rien, ni dans les figures de KOROTNEFF, ni dans mes observations, n'autorise semblable conclusion. Sur les nombreuses préparations que j'ai étudiées avec un soin méticuleux, jamais je n'ai vu le moindre indice d'une fragmentation ou d'un émiettement des cellules du testa, pas plus que de leur absorption par les blastomères. Toutes restent parfaitement intactes et conservent leur texture spécifique pendant tout le cours du développement embryonnaire, chez *Pyrosoma*.

Il n'est pas sans intérêt, pour comprendre la suite du développement embryonnaire, de décrire objectivement un œuf tel qu'il est constitué dans son ensemble, à la fin de la période de segmentation, lorsque le disque blastodermique présente, dans sa région centrale, la plus épaisse, 10 assises superposées de blastomères.

Enveloppé de toutes parts par l'épithélium folliculeux, pavimenteux simple, l'œuf offre une aire blastodermique et une aire extra-blastodermique, la première intéressant le quart environ de la surface sphérique totale de l'œuf et occupant la région polaire de l'hémisphère animal.

L'œuf que je décris présentait 164 mérocytes: 64 d'entre eux, que j'appelle *superficiels*, recouvraient la surface du vitellus, mais uniquement dans l'étendue de l'hémisphère animal de l'œuf; la plupart (46) siégeaient contre la face profonde du disque blastodermique, où ils constituaient une assise syncytiale à peu près continue, les autres (18) siégeant à la surface de l'hémisphère animal et surtout non loin du bord périphérique du disque blastodermique. Les autres mérocytes, que j'appelle *profonds*, au nombre de 100, étaient manifestement engagés à l'intérieur du vitellus, à des niveaux divers.

Quant aux cellules du testa, elles étaient réparties de la manière

suivante: 1<sup>o</sup> dans l'aire blastodermique, elles étaient disséminées isolément, au nombre de 42, entre les blastomères des diverses assises, leur répartition étant assez uniforme; 2<sup>o</sup> dans l'aire extrablastodermique, elles étaient plus nombreuses suivant la zone annulaire pérblastodermique, tandis que dans le restant de l'étendue de cette aire, elles étaient plutôt rares, isolées et disséminées.

### 2ème étape.

1. Gastrulation; formation des deux feuilletts germinatifs primordiaux. La 2ème étape de l'embryogenèse comprend la gastrulation, c'est-à-dire la formation des deux feuilletts germinatifs primordiaux.

Je relaterai, d'abord succinctement comment ce processus s'accomplit chez *Pyrosoma*, d'après mes observations.

Le disque blastodermique biconvexe s'étale en s'amincissant progressivement et finit par recouvrir le tiers environ de la surface de l'œuf. Il constitue alors une calotte occupant la zone polaire de l'hémisphère animal. Ce processus s'accomplit, plus ou moins uniformément, du centre du disque vers sa périphérie. Mais ses modalités n'ont aucun intérêt pour nous en ce moment: je ne les signalerai donc pas dans cette publication, me réservant de les décrire ultérieurement.

Dans tous les cas, à la suite du déplacement de ses cellules, constituant une sorte d'épibolie, le blastoderme finit par être étalé dans toute son étendue et offre la constitution que j'ai représentée: d'une part, in toto (Fig. 10 Pl. 40) sur un œuf ouvert par son pôle végétatif et vu par son pôle animal; d'autre part (Pl. 38 Fig. 10a), telle que la montre une coupe médiane et sagittale.

La Fig. 10, dans laquelle je n'ai pas représenté la distribution des cellules du testa, montre que le blastoderme présente une large zone circulaire plus épaisse (*zd*), incomplètement entourée par une zone plus mince (*zm*) en forme de croissant: l'ensemble de la figure offre donc une symétrie bilatérale par rapport à un axe passant par les deux flèches. C'est suivant cet axe qu'a été pratiquée la coupe représentée par la Fig. 10a Pl. 38, laquelle est donc médiane et sagittale.

L'étude des coupes démontre que la zone circulaire, épaisse, du blastoderme est constituée par deux assises superposées de cellules polyédriques (Pl. 38 Fig. 10a, *zd*), tandis que le croissant n'est formé que par une seule assise de cellules épithéliales (*zm*): j'appellerai

donc la première, la zone didermique et le second, la zone monodermique du blastoderme. Tandis que, dans la partie du bord du blastoderme comprise entre les extrémités des deux cornes du croissant (Fig. 10, *ld* Pl. 40) les deux assises de cellules s'arrêtent et se continuent l'une avec l'autre (Pl. 38 Fig. 10a, *ld*), au contraire, le long du bord interne, concave, du croissant monodermique, seule l'assise profonde s'arrête. Le croissant est donc formé par l'assise superficielle du blastoderme (Pl. 38 Fig. 10a, *zm*). Enfin, le syncytium avec les noyaux vitellins (Fig. 10a, *mér*) recouvre le vitellus dans presque toute l'étendue de l'hémisphère animal de l'œuf: on peut donc lui distinguer une partie blastodermique, circulaire, appliquée contre la face profonde du blastoderme, et une partie extra-blastodermique, qui prolonge la précédente jusque vers l'équateur de l'œuf.

Le stade, que je viens de faire connaître, du développement embryonnaire de *Pyrosoma* n'a jamais été décrit jusqu'à ce jour. Il est important parce qu'il représente la gastrula de *Pyrosoma*: il correspond, comme nous allons le voir, à la gastrula des Ascidiens, telle qu'elle est constituée quand la gastrulation est achevée, c'est-à-dire avant que le blastopore ne commence à se fermer.

A ce moment, en effet, l'œuf des Ascidiens comprend un hémisphère animal et un hémisphère végétatif. Etant donné, d'une part, que la suite du développement démontre que l'orifice buccal de l'embryon se forme au voisinage du pôle de l'hémisphère animal de l'œuf et que, d'autre part, cet orifice siège à l'extrémité antérieure de l'embryon, il convient mieux de dénommer antérieur et postérieur respectivement les hémisphères animal et végétatif de l'œuf.

La région polaire de l'hémisphère antérieur ferme en avant une cavité ou fente, qui est la seule partie de la cavité archentérique ou gastruléenne existant actuellement. A cette partie antérieure de la cavité archentérique, fermée en cul-de-sac, je donne le nom de portion pharyngienne ou archenteron pharyngien, parce qu'elle devient ultérieurement la cavité pharyngienne de l'embryon. L'archenteron pharyngien ne représente pas tout l'hémisphère antérieur de l'œuf, mais seulement sa région polaire: il comprend toute la partie de cet hémisphère qui est située en avant du plan transversal passant par la lèvre dorsale du blastopore. Il est donc préblastoporal et on peut lui distinguer une paroi dorsale, une paroi ventrale et deux parois latérales. Ces parois consistent en une double assise de cellules prismatiques, l'ectoderme et l'endoderme.



qui se continuent, l'une avec l'autre, au niveau de la lèvre dorsale du blastopore. Tout le restant de la gastrula des Ascidiens constitue ce que j'appelle la région parablastoporale de l'œuf. Elle forme une gouttière largement ouverte du côté dorsal et se continuant en avant avec la cavité de l'archenteron pharyngien. Son orifice est le blastopore; son plancher est formé par deux assises cellulaires: l'une, superficielle et ectodermique, se continue avec l'ectoderme de l'archenteron pharyngien et consiste en cellules prismatiques; l'autre, profonde et endodermique, se continue avec l'endoderme de la paroi ventrale de l'archenteron pharyngien et consiste en de très grosses cellules bourrées de vitellus. Ces deux assises cellulaires de la région parablastoporale se continuent aussi l'une avec l'autre suivant les lèvres latérales et ventrale du blastopore, où les cellules de l'assise profonde, endodermique, sont beaucoup moins volumineuses.

Si je compare à la gastrula des Ascidiens celle de *Pyrosoma*, telle que je l'ai fait connaître plus haut, je dois conclure:

1°. Le blastopore de la gastrula de *Pyrosoma* est énorme: il est occupé par un bouchon vitellin correspondant non seulement à tout l'hémisphère végétatif ou postérieur de l'œuf, mais encore à une partie de son hémisphère animal ou antérieur. Le vitellus avec le syncytium et les noyaux vitellins qui revêtent son hémisphère antérieur correspondent à cet ensemble de grosses cellules endodermiques bourrées de vitellus qui, dans la gastrula des Ascidiens forment l'endoderme de la région parablastoporale dans toute son étendue sauf au niveau des lèvres latérales et ventrale du blastopore.

2°. La zone didermique du blastoderme de la gastrula de *Pyrosoma* correspond à la fois à la paroi de l'archenteron pharyngien et aux lèvres dorsale, latérales et ventrale du blastopore des Ascidiens. Elle constitue, en effet, à la fois la paroi antérieure de l'archenteron pharyngien et tout le pourtour du blastopore: ses deux assises cellulaires, superficielle et profonde, correspondent respectivement à l'ectoderme et à l'endoderme de la paroi antérieure de l'archenteron pharyngien et des lèvres du blastopore. La lèvre dorsale du blastopore est cette partie du bord du blastoderme suivant laquelle l'ectoderme se continue avec l'endoderme (*Id.*, Pl. 40 Fig. 10 et Pl. 38 Fig. 10a): elle correspond à la lèvre dorsale du blastopore des Ascidiens, au niveau de laquelle se fait aussi la continuité entre l'ectoderme et l'endoderme de la paroi dorsale de l'archenteron pharyngien.

3°. Comme à la paroi de l'archenteron pharyngien des Ascidiens, il y a lieu de distinguer au blastoderme de la gastrula de

*Pyrosoma* une paroi dorsale, une paroi ventrale et deux parois latérales orientées par rapport au centre du blastoderme occupant le pôle animal ou antérieur de l'œuf.

4°. Si, contrairement à ce qui existe dans la gastrula des Ascidiens, il n'y a pas continuité entre l'ectoderme et l'endoderme, le long des lèvres latérales et ventrale du blastopore chez *Pyrosoma*, cela tient à ce que, au moment où la gastrulation s'achève, l'ectoderme commence déjà à former un bord d'enveloppement (croissant monodermique) autour du bouchon vitellin.

5°. Enfin si, chez *Pyrosoma*, la cavité de l'archenteron pharyngien est virtuelle, et non réelle comme cela existe dans la gastrula des Ascidiens, c'est que, d'une part, chez ces derniers, cette cavité s'est formée par invagination et non par épibolie comme chez *Pyrosoma*, et que, d'autre part, chez *Pyrosoma* la masse vitelline est tellement puissante que le syncytium vitellin est refoulé, accolé contre la face profonde du blastoderme. Cet accollement n'est d'ailleurs que provisoire, comme le démontrera la suite du développement.

Mes observations, que je viens de relater très succinctement, sont en désaccord avec celles de KOROTNEFF (1905). KOROTNEFF admet, en effet, qu'après la segmentation, le disque blastodermique présente d'abord un épaississement central et une zone marginale amincie; puis, que cet épaississement se divise en deux saillies. A ce stade en succéderait un autre, pendant lequel tout le disque blastodermique se transformerait en une assise unique de cellules formant une coiffe enveloppant à peu près la moitié du vitellus. Ensuite, les cellules de cette coiffe monodermique se disloqueraient, se sépareraient les unes des autres, sauf en un point, siégeant au bord de la coiffe, où les cellules, serrées les unes contre les autres, formeraient un amas, irrégulièrement délimité, qui plus tard deviendrait lenticulaire, comprenant plusieurs assises de cellules. Cet amas, très peu étendu, constituerait ce que KOROTNEFF appelle le disque germinatif, seule ébauche des feuilletts germinatifs. Ainsi le disque blastodermique et le disque germinatif seraient deux choses tout à fait indépendantes, deux formations consécutives, et l'embryon ne procéderait que d'une partie minime du plasma de l'œuf, attendu que: 1° la moitié de ce plasma sert à la formation des mérocytes et 2° la grande majorité des blastocytes servant à former la coiffe, seuls un petit nombre d'entre eux joueraient un

rôle spécifiquement plastique et formeraient le véritable disque germinatif.

Je n'ai rien constaté de semblable. Nous verrons que non seulement le disque blastodermique tout entier, mais encore une partie des mérocytes jouent un rôle plastique dans la formation de l'embryon. Jamais les cellules du disque blastodermique ne se dissocient.

2. J'en arrive maintenant à la question de savoir ce que deviennent les cellules du testa au cours de la 2<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, que je considère comme la gastrulation.

Au fur et à mesure que le disque blastodermique s'étale, s'amincit et que le nombre de ses assises de cellules va diminuant, les cellules du testa qui étaient interposées entre les blastomères à la fin de la segmentation (Pl. 37, Fig. 8) sont déplacées hors du blastoderme. Comme cela s'était déjà passé pour quelques-unes d'entre elles au cours de la segmentation, elles finissent par être toutes amenées peu à peu, d'abord entre l'assise profonde et le syncytium vitellin sous-jacent; puis, le long du bord du blastoderme. Ces déplacements se font, sans aucun doute, passivement, d'abord comme conséquence des déplacements des cellules du blastoderme en train de s'étaler et de s'amincir, et ensuite comme conséquence des mouvements actifs des mérocytes sous-jacents. Lorsque le blastoderme est constitué comme le montrent les Fig. 10 Pl. 40 et 10a Pl. 38, il ne reste guère que par ci et par là et tout exceptionnellement une cellule du testa dans sa zone didermique. Les autres siègent, plus ou moins accumulées en une assise discontinue, dans la zone monodermique, venant ainsi s'adjoindre aux cellules de l'anneau pérblastodermique, dont j'ai signalé l'apparition à la fin de la segmentation. Celles qui siègent dans la zone monodermique sont interposées entre l'ectoderme et le syncytium vitellin. Enfin, il est bien entendu qu'il en existe encore un petit nombre disséminées isolément dans toute l'aire extrablastodermique de l'œuf.

Bref, abstraction faite de celles qui siègent dans la zone monodermique du blastoderme, les cellules du testa n'existent plus que dans l'aire extrablastodermique, lorsque la gastrulation est achevée. Même celles qui se trouvent encore dans la zone monodermique du blastoderme ne tarderont pas, comme nous le verrons, à être amenées

dans l'anneau pérblastodermique, au début de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse.

C'est dans l'anneau pérblastodermique qu'elles sont surtout accumulées et il convient de dire que cet anneau n'a pas la même largeur dans toute son étendue. Il affecte la forme d'une bague chevalière, dont le châton correspondrait à la lèvre ventrale du blastopore (Pl. 38 Fig. 10a, à droite). Cette accumulation des cellules du testa (*cf*) autour de la lèvre ventrale du blastopore, accumulation qui est dûe, en partie, à une activité génératrice plus grande de l'épithélium folliculeux à ce niveau, s'accroît encore, comme nous le verrons, au début de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, dont nous allons nous occuper (Pl. 40 Figs. 11 et 12). Je signalerai que, dans la plupart des œufs de la fin de la période de segmentation (Pl. 37 Figs. 8 et 9, à droite), j'ai constaté que l'anneau pérblastodermique est plus épais suivant une partie du bord libre du disque blastodermique. Serait-ce déjà l'indice de la future situation de la lèvre ventrale du blastopore?

### 3<sup>ème</sup> étape.

La 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse comprend tous les stades pendant lesquels se forment: les organes du cyathozoïde; le stolon primaire et sa subdivision en les ébauches des 4 ascidiozoïdes primaires; enfin, les ébauches de tous les organes de ces derniers jusqu'au moment où leur sac branchial est pourvu, à droite et à gauche, de 6 ou 7 stigmates branchiaux.

1. Formation des organes du cyathozoïde. Ces organes sont: les îlots de mésenchyme, le pharynx, le système nerveux, l'organe cardio-péricardique, les tubes péribranchiaux et l'invagination cloacale.

Je n'exposerai naturellement ici que quelques généralités.

Afin d'établir une comparaison, je rappellerai tout d'abord ce qui se passe chez les Ascidiens après que la gastrulation est achevée.

Le blastopore se ferme d'avant en arrière par concrescence de ses lèvres latérales sur le ligne médio-dorsale: cette région parablasterporale de l'embryon devient ce que l'on appelle la queue, à tort d'ailleurs attendu qu'elle n'est nullement l'homologue de la queue de l'embryon des vertébrés, mais qu'elle représente un tronc rudimentaire (VAN BENEDEN et JULIN 1886).

Pendant que dans la région parablasterporale s'accomplit la fermeture du blastopore, l'ectoderme dorsal de la région



préblastoporale donne naissance: 1<sup>o</sup>, par une invagination médiane qui se produit immédiatement en avant de la lèvre dorsale du blastopore, à l'ébauche de la vésicule cérébrale et de la région viscérale (Rumpfganglion) du névraxe (VAN BENEDEN et JULIN 1884); 2<sup>o</sup> plus tard, à l'invagination cloacale, organe médian, après que se sont formés latéralement les deux tubes péribranchiaux. Quant à l'endoderme de la région préblastoporale il forme la paroi épithéliale du pharynx d'abord; puis, plus tard, à l'extrémité postérieure de la paroi ventrale du pharynx, il donne naissance à l'organe cardio-péricardique.

Sur ces entrefaites, pendant que le blastopore se fermait, il s'est aussi accompli d'importants processus dans la région parablaspoporale. Dans cette région, la cavité archentérique reste très réduite, sauf à son extrémité antérieure où elle se continue avec la cavité du pharynx: c'est aux dépens du plancher ou paroi ventrale endodermique de cette extrémité antérieure de l'archenteron parablaspoporale que se forme la paroi du tube digestif s. str., lors de la métamorphose larvaire. Toute la partie postérieure, la plus étendue, du plancher de l'archenteron parablaspoporale s'atrophie en se transformant en un cordon cellulaire plus ou moins continu. La paroi dorsale de la région parablaspoporale, dérivée des lèvres latérales et de la lèvre ventrale du blastopore, donne naissance aux dépens de son ectoderme, à la région dite caudale du névraxe (VAN BENEDEN et JULIN 1884). D'autre part, aux dépens de son endoderme constituant la voûte de l'archenteron parablaspoporale se forment: la corde dorsale dans le plan médian et, sur les côtés, le mésoderme dorso-latéral qui comprend: en avant, les deux diverticules mésodermiques creux ou pleins et, en arrière, les cellules musculaires de la pseudo-queue. Tous les organes dorsaux de la région parablaspoporale s'atrophient ultérieurement lors de la métamorphose larvaire, à l'exception des deux diverticules mésodermiques, dont les cellules se disloquent, se séparent et deviennent le mésenchyme de l'embryon.

De cet ensemble de faits il résulte que, chez les Ascidiens, seuls persistent: 1<sup>o</sup> tous les organes parablaspoporaux: pharynx; organe cardio-péricardique; vésicule cérébrale et région viscérale du névraxe; tubes péribranchiaux et invagination cloacale; 2<sup>o</sup> parmi les organes parablaspoporaux, l'enteron ou tube digestif s. str. et les deux diverticules mésodermiques.

Or, si l'on compare l'histoire du développement embryonnaire de *Pyrosoma*, telle qu'elle ressort de mes études, à celle des Ascidiens, on constate que les seuls organes qui se forment aux dépens du blastoderme sont ceux qui, chez les Ascidiens dérivent de la région préblastoporale: pharynx, organe cardio-péricardique, vésicule cérébrale et région viscérale du névraxe, tubes péribranchiaux et invagination cloacale. Si l'on fait abstraction du mésenchyme dont je parlerai tantôt, aucune des formations parblastoporales des Ascidiens ne se développe chez *Pyrosoma*: ni la région caudale du névraxe; ni l'enteron ou tube digestif s. str.; ni le restant de l'archenteron parblastoporal; ni la corde dorsale, ni le mésoderme dorso-latéral (diverticules mésodermiques et cellules musculaires de la région dite caudale).

A. Formation du mésenchyme. Toutefois, étant donné que les lèvres latérales et ventrale du blastopore sont représentées par la bordure périphérique de la zone didermique du blastoderme, l'endoderme de cette bordure (*m*, Pl. 40 Fig. 11 et Pl. 38 Figs. 11a, b, c, d, e, f) se transforme directement en mésenchyme par dislocation de ses cellules épithéliales (*m*, Pl. 40 Fig. 12 et Pl. 38 Figs. 12a, b, c). Cette transformation débute au voisinage immédiat de la lèvre dorsale du blastopore, pour se propager rapidement vers la lèvre ventrale. Ce mésenchyme me paraît donc représenter morphologiquement le mésoderme dorso-latéral de l'embryon des Ascidiens. Ainsi se constitue un anneau de mésenchyme sur tout le pourtour du blastoderme: c'est la première ébauche de la zone cellulaire (Zellenzone) des auteurs, qui deviendra plus tard le réseau des îlots de mésenchyme du cyathozoïde (*m'*, Pl. 40 et 41 Figs. 13, 14, 15, 16 et 17). Ces cellules étant mobiles, une partie d'entre elles peuvent émigrer transitoirement au delà des limites de l'ectoderme du cyathozoïde (Pl. 40 Fig. 12 *m* et 13 *m'*), à la surface du syncytium vitellin extrablastodermique. Plus tard cependant, il n'en est plus de même et les îlots sont recouverts par l'ectoderme, ou mieux par l'épiderme du cyathozoïde qui enveloppe une plus grande partie de la surface du vitellus (*m'*, Pl. 40 et 41 Figs. 14, 15, 16 et 17): ils siègent alors dans le vaste sinus sanguin du cyathozoïde.

Les différences qui existent entre les processus du développement embryonnaire de *Pyrosoma* et ceux des Ascidiens portent donc ex-

clusivement sur ce qui se passe au niveau des lèvres latérales et ventrale du blastopore. Elles trouvent, selon moi, leur explication dans ce fait que, chez *Pyrosoma*, contrairement à ce qui a lieu chez les Ascidiens, les lèvres latérales du blastopore ne se fusionnent jamais par conerescence. En réalité, chez *Pyrosoma*, ce n'est que très lentement que le vitellus et le syncytium de l'hémisphère postérieur de l'œuf est enveloppé, par épibolie, par l'ectoderme et par le réseau des îlots de mésenchyme. Cet enveloppement est tellement tardif qu'il n'est pas encore achevé au stade que représente la Fig. 16 Pl. 41.

Nous pourrions donc dire que l'embryon de *Pyrosoma* offre à l'état constant et normal une asyntaxie blastoporale permanente, pour employer l'expression dont s'est servi LEGROS (1907).

---

Qualifions maintenant en quelques mots la formation des autres organes du cyathozoïde.

Dès que la gastrulation est achevée suivant le processus que j'ai fait connaître plus haut (p. 41), on voit apparaître, entre le syncytium vitellin blastodermique et l'endoderme une fente réelle: c'est la cavité de l'archenteron pharyngien, qui devient directement la cavité du pharynx. Sur tout le pourtour de cette cavité, c'est-à-dire le long des lèvres latérales et ventrale du blastopore, le syncytium reste adhérent à l'endoderme.

Bientôt se montrent simultanément la première ébauche de la paroi postérieure du pharynx, celle du système nerveux central et celle de l'organe cardio-péricardique.

B. Pharynx. La paroi postérieure du pharynx commence à se former à quelque distance du bord libre de l'endoderme, sous l'aspect d'une sorte de plissement épithélial. Ce plissement, à la formation duquel semblent participer, dans une certaine mesure, les mérocytes du syncytium vitellin sous-jacent, débute au niveau de la lèvre dorsale du blastopore pour se propager progressivement, à partir de là, vers sa lèvre ventrale (comparer pp, Pl. 40 Figs. 11 et 12 et Pl. 38 Figs. 11 a, b, c, d, e, f et Figs. 12 a, b, c).

C. Système nerveux central. La première ébauche du système nerveux central du cyathozoïde se montre comme une in-

vagination ectodermique médiane, à lumière virtuelle mais nette, immédiatement en avant de la lèvre dorsale du blastopore: l'orifice de cette invagination, le neuropore, actuellement virtuel (*n* Pl. 40 Fig. 11 et Pl. 38 Fig. 11b), ne tarde pas à devenir réel (Pl. 38 Fig. 12a); il siège en avant et le fond de l'invagination vient s'accoler directement contre l'extrémité dorsale et antérieure du pharynx.

L'ébauche du système nerveux central du cyathozoïde de *Pyrosoma* ne correspond qu'à l'ébauche de la portion préblastoporelle du système nerveux central (vésicule cérébrale et région viscérale) de l'embryon des Ascidiens. C'est ce que prouve à l'évidence son développement ultérieur. J'ajouterai même que le système nerveux central de *Pyrosoma* ne se différencie jamais aussi complètement que la vésicule cérébrale et la région viscérale du névraxe de l'embryon des Ascidiens.

On sait, en effet (VAN BENEDEN et JULIN 1884) que chez l'embryon des Ascidiens: 1° aux dépens de la vésicule cérébrale il se forme, outre le pavillon vibratile, deux organes de sens transitoires, la tache pigmentaire et le bouton pigmentaire, ainsi que le ganglion de la larve métamorphosée; 2° aux dépens de la région viscérale du névraxe, se forment le plancher ganglionnaire, centre d'innervation de la tache et du bouton pigmentaires, et le nerf viscéral, qui fournit au sac branchial et au tube digestif. Or, dans le cyathozoïde de *Pyrosoma*, la tache et le bouton pigmentaires ne se forment point, fait qui est sans doute en relation avec la vie sédentaire du cyathozoïde; quant à l'appareil branchial, il est rudimentaire comme nous le verrons, et, enfin, le tube digestif ne se forme pas du tout. Il en résulte que le plancher ganglionnaire de la région viscérale du névraxe se différencie à peine, que le nerf viscéral est rudimentaire et que ces deux parties du névraxe ne tardent pas à s'atrophier. Le nerf viscéral, qui n'existe que pendant une courte période du développement (*n. visc.* Fig. 15 Pl. 40) est unique et, comme chez les Ascidiens, il contourne la face latérale gauche du pharynx. SALENSKY (1892) a vu et signalé ce nerf; mais il a admis, ce qui est erroné, qu'il en existe deux: il les appelle les nerfs latéraux. Le nerf latéral gauche de SALENSKY est donc le nerf viscéral unique.

Dans le cyathozoïde de *Pyrosoma*, l'ébauche du névraxe, abstraction faite des deux parties rudimentaires que je viens d'indiquer, ne donne naissance qu'au pavillon vibratile et au ganglion nerveux. Encore, le ganglion nerveux n'atteint-il jamais le développement qu'il prend chez les Ascidiens, ce qui dépend de ce que



les muscles du siphon buccal et ceux du siphon cloacal, dont les centres moteurs siègent dans le ganglion des Ascidiens, ne se forment jamais dans le cyathozoïde de *Pyrosoma*. En effet, dans le cyathozoïde de *Pyrosoma* il n'y a pas trace de siphon buccal et la musculature propre du siphon cloacal est nulle.

De cet ensemble de circonstances il résulte que, bien que l'ébauche du système nerveux central du cyathozoïde soit relativement volumineuse, elle se réduit ultérieurement au cours de l'ontogenèse et finit par n'être plus représentée que par quelques cellules nerveuses, constituant peut-être le centre sensitif du pavillon vibratile, lequel prend, seul, un grand développement (comparer *n* dans les Fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16 et 17 Pl. 40 et 41).

D. Organe cardio-péricardique. La première ébauche de l'organe cardio-péricardique du cyathozoïde est double, à symétrie bilatérale, et apparaît au niveau de l'extrémité ventrale ou postérieure du pharynx, soit immédiatement en avant de la lèvre ventrale du blastopore.

C'est cette formation que SALENSKY (1892) et KOROTNEFF (1905) ont considérée comme l'homologue du mésoderme de l'embryon des Ascidiens. SALENSKY (p. 85) la tient pour l'homologue des deux diverticules mésodermiques que VAN BENEDEX et moi (1886) avons décrits chez l'embryon des Ascidiens. Pour soutenir cette manière de voir, il s'appuie sur „la situation et les rapports topographiques“ de ces formations. Or, cette opinion ne peut absolument se défendre. En effet, les diverticules mésodermiques des Ascidiens se forment immédiatement en arrière de la lèvre dorsale du blastopore, à droite et à gauche de l'extrémité antérieure de la corde dorsale; ils sont des formations dorso-latérales, situées en arrière de l'extrémité dorsale de l'ébauche du pharynx (archenteron pharyngien). Au contraire, l'ébauche double de l'organe cardio-péricardique de *Pyrosoma* se forme, immédiatement en avant de la lèvre ventrale du blastopore, aux dépens de l'extrémité ventrale de l'ébauche du pharynx (archenteron pharyngien). Les diverticules mésodermiques des Ascidiens sont donc des formations dorso-latérales, procédant de l'extrémité antérieure des lèvres latérales de l'archenteron parablástico-poral. L'ébauche de l'organe cardio-péri-

cardique est ventrale et postérieure et elle procède de l'extrémité ventrale de l'archenteron préblastoporal ou pharyngien: elle correspond exactement par sa situation et son origine à l'ébauche double de l'organe cardio-péricardique des Ascidiens.

Les deux moitiés de l'ébauche ne sont indépendantes que pendant très peu de temps; elles ne tardent pas à se confondre dans le plan médian. C'est ce stade, pendant lequel on distingue encore une trace de la dualité primitive de l'ébauche, que j'ai représenté vu in toto en *cp*, dans la Fig. 11, Pl. 40, et sur des coupes à peu près sagittales, par les Fig. 11b, c, d, e, f, Pl. 38, *cp*. La direction de ces coupes est indiquée sur la Fig. 11, Pl. 40, par les lignes ponctuées bb, cc, dd, ee, ff. La Fig. 11b intéresse le bord droit de la moitié droite de l'ébauche; la Fig. 11c passe par le milieu de la moitié droite; la Fig. 11d, par l'union médiane entre les deux moitiés de l'ébauche; enfin, les Fig. 11e et 11f, par la moitié gauche de l'ébauche, 11f intéressant l'organe au voisinage de son bord gauche.

L'ébauche toute entière, comme c'était le cas d'ailleurs pour ses deux moitiés primitives, constitue une courte évagination très nette de l'endoderme de l'extrémité ventrale de l'ébauche du pharynx. Elle s'insinue ventro-dorsalement entre l'épithélium pharyngien et l'ectoderme. Elle apparaît avant que la paroi postérieure du pharynx ne commence à se former à ce niveau. Elle n'est fermée que dorsalement et latéralement (*cp*, Fig. 11b et 11f, Pl. 38); dans tout le restant de son étendue (*cp*, Fig. 11c, d, e) elle est ouverte ventralement et son orifice d'évagination est appliqué contre le syncytium vitellin.

Un peu plus tard (*cp*, Fig. 12, Pl. 40 et Fig. 12a et 12b, Pl. 38), lorsque la paroi postérieure (*pp*) du pharynx a commencé à se former, à son extrémité postérieure ou ventrale, par plissement ventro-dorsal de sa paroi antérieure, l'ébauche cardio-péricardique (*cp*) s'est complètement séparée du pharynx qui lui a donné naissance: elle est fermée de toutes parts et constitue une large vésicule épithéliale aplatie, à grand axe transversal: c'est la vésicule cardio-péricardique. Sa paroi superficielle est contiguë à l'ectoderme; sa paroi profonde plus mince, est contiguë d'une part à la paroi du pharynx, d'autre part, au syncytium vitellin. Enfin, le bord dorsal de la vésicule est adossé au fond du diverticule péribranchial correspondant (*tp*, Fig. 12, Pl. 40, Fig. 12b, Pl. 38).

Je serai très bref pour décrire la suite du développement de

l'organe. Pendant que l'embryon s'accroît et s'allonge, la vésicule cardio-péricardique pousse, à droite et à gauche, deux prolongements tubuleux (tubes cardio-péricardiques), qui s'accroissent ventro-dorsalement en dehors des tubes péribranchiaux droit et gauche. Le tube cardio-péricardique droit se renfle à son extrémité dorsale, en passant sous le tube péribranchial droit, et ce renflement devient l'organe cardio-péricardique du cyathozoïde (*cp*, Fig. 13, Pl. 40). Il me reste du doute sur la question de savoir si, par son extrémité dorsale, le tube cardio-péricardique gauche n'intervient pas aussi dans la formation de l'organe cardio-péricardique du cyathozoïde; mais, en tout cas, il n'y interviendrait que pour une part beaucoup plus restreinte que le tube droit. Quoiqu'il en soit, ce qui est certain, c'est que le tube cardio-péricardique gauche, soit totalement soit dans la majeure partie de son étendue, se transforme en un cordon plein, dont les cellules se séparent ensuite les unes des autres et finissent probablement par s'adjoindre aux cellules de mésenchyme de la zone cellulaire des auteurs (v. plus haut) pour contribuer à former avec elle le réseau des îlots de mésenchyme.

Sur ces entrefaites, la vésicule cardio-péricardique, d'ailleurs fortement réduite, disparaît à la façon dont a disparu le tube gauche, et ses cellules disloquées vont probablement aussi s'adjoindre aux cellules de la zone cellulaire. Cette résolution de la vésicule cardio-péricardique s'effectue au moment où le stolon primaire va commencer à se former. Mais contrairement à ce qui se passe pour le tube cardio-péricardique gauche, le tube cardio-péricardique droit se maintient, s'allonge (*tcp*, Fig. 13a, Pl. 39) et, me fondant sur quelques observations, je me crois autorisé à dire qu'il fournit les ébauches des organes cardio-péricardiques des ascidiozoïdes primaires.

Je ne suis donc pas d'accord avec SALENSKY et KOROTNEFF, qui admettent que le tube cardio-péricardique droit perd sa lumière et s'atrophie comme le gauche.

E. Tubes péribranchiaux et invagination cloacale. Je me bornerai à relater ici quelques faits inconnus ou mal interprétés qui, à mon avis, ont une importance sérieuse au sujet de la phylogénèse des Tuniciers.

Les premières ébauches des tubes péribranchiaux, les deux invaginations péribranchiales, ectodermiques, apparaissent symétriquement, à une période reculée de l'embryogenèse de *Pyro-*

*soma*, immédiatement en avant de la vésicule cardio-péricardique. Pendant toute la période du développement qui précède la formation de la première ébauche du stolon primaire, leur lieu de toute première apparition reste indiqué par la situation de l'extrémité ventrale des tubes péribranchiaux (*tp*, Fig. 12, Pl. 40). Or, il n'est pas douteux que ces invaginations n'apparaissent sur la paroi ventro-latérale du pharynx, et non pas sur sa paroi dorso-latérale comme c'est le cas chez l'embryon des Ascidiens. Si donc on supposait que les invaginations péribranchiales primitives se mettent en communication ouverte avec le pharynx, les deux fentes branchiales ainsi formées seraient ventro-latérales, comme c'est le cas chez les Appendiculaires.

Dans la suite du développement de *Pyrosoma*, les tubes péribranchiaux, en s'accroissant dans le sens ventro-dorsal (Pl. 40 Fig. 13), contournent latéralement le pharynx, puis le système nerveux central et, ayant ainsi atteint la face dorsale, ils se rapprochent du plan médian, en arrière du système nerveux central. Pendant toute la durée de ce processus d'accroissement ventro-dorsal, les tubes péribranchiaux conservent leur orifice externe, conformément à l'opinion de KOWALEVSKY et contrairement à l'avis de SALENSKY et de KOROTNEFF.

Sur ces entrefaites, s'est formée, en arrière du système nerveux central, l'invagination cloacale (*ic*, Fig. 13, Pl. 40), médiane et ectodermique. Contrairement cette fois à l'opinion de KOWALEVSKY et conformément à l'avis de SALENSKY et de KOROTNEFF, cette invagination ne procède nullement de l'union des deux orifices externes des tubes péribranchiaux. C'est une dépression spéciale, autonome, interposée entre ces orifices, qui se trouvent alors situés, latéralement et symétriquement, sur son plancher et font communiquer les tubes péribranchiaux avec l'invagination cloacale.

Il arrive un moment — et c'est stade que représente la Fig. 13, Pl. 40 — où les tubes péribranchiaux, dans la majeure partie de leur trajet dans le cyathozoïde, sont transformés en un cordon plein (*tp'*), mais ils restent creux dans leur partie terminale (*tp''*), comprise exactement, entre la limite dorsale du pharynx et le fond de l'invagination cloacale, organes qui ne sont pas contigus. Il faut ajouter que cette partie terminale, creuse, des tubes péribranchiaux siège dans un plan plus profond que la système nerveux central. SALENSKY a bien vu que les parties terminales des tubes péribranchiaux restent creuses; mais il est admet, ce qui n'est pas exact, qu'elles inter-



viennent dans la formation du cloaque du cyathozoïde, dont elles formeraient ce qu'il appelle la „eigentliche Cloakenhöhle“, à paroi épithéliale amincie, tandis que l'invagination cloacale deviendrait ce qu'il appelle le „Vorhof“ du cloaque, dont la paroi épithéliale reste plus épaisse et formée par des cellules prismatiques.

Les choses se passent tout autrement.

Sur les coupes convenablement orientées, on constate manifestement que l'extrémité de la partie terminale des tubes péribranchiaux opposée à leurs orifices externes ou cloacaux n'est pas seulement appliquée contre la paroi du pharynx, mais communique avec lui par un petit orifice, que j'appellerai interne ou branchial. Les deux orifices internes correspondent sans aucun doute, à mon avis, à une paire de fentes branchiales.

Ultérieurement les parties terminales des tubes péribranchiaux se dilatent sous le système nerveux central, en même temps que leur paroi s'amincit et que leurs orifices, tant cloacaux que branchiaux, s'élargissent. A ce moment la disposition réalisée offre une ressemblance frappante avec celle que montre l'appareil branchial des Salpes.

Plus tard encore, les parties terminales des deux tubes péribranchiaux continuant à s'élargir, se confondent en une dilatation unique, dont la paroi consiste en un épithélium pavimenteux simple. Cette dilatation communique largement, d'une part, avec l'invagination cloacale, dont l'épithélium est resté cylindrique et, d'autre part, avec le pharynx dont désormais elle fait partie. Cette dilatation du pharynx, mais d'origine péribranchiale, se reconnaît longtemps encore (*tp* Fig. 14 Pl. 40).

De cet exposé il résulte qu'il est inexact de dire, comme on l'admet aujourd'hui conformément à l'opinion de SALENSKY, que le cloaque du cyathozoïde de *Pyrosoma* s'ouvre directement dans le pharynx. En réalité, il ne communique avec lui que par l'intermédiaire des tubes péribranchiaux, comme c'est le cas chez tous les autres Tuniciers pourvus d'un cloaque.

2. Formation du stolon primaire; sa subdivision en les ébauches des 4 ascidiozoïdes primaires et formation des organes de ces derniers jusqu'au moment où leur sac branchial est pourvu de 6 à 7 paires de stigmates branchiaux.

Je m'en tiendrai à quelques généralités.

a) Lorsque le stolon primaire commence à se former, l'œuf a commencé à s'allonger suivant son axe antéro-postérieur. Au fur et à mesure que le stolon s'allonge, il se transforme en un tube, dont l'extrémité distale est aveugle, mais dont l'extrémité proximale est ouverte et se continue avec le cyathozoïde.

Ce tube qui se sépare de l'œuf, auquel il ne reste attaché que par son extrémité proximale, est aplati contre l'œuf. Il offre une paroi superficielle et une paroi profonde, cette dernière étant appliquée contre la surface de l'œuf. Le stolon primaire est, en réalité, formé de deux tubes épithéliaux emboîtés, que j'appellerai le tube pharyngien (endodermique) et le tube ectodermique: ils se continuent respectivement avec le pharynx et avec l'épiderme ventral du cyathozoïde. Le tube pharyngien et le tube ectodermique présentent donc, l'un et l'autre, une paroi superficielle et une paroi profonde. Entre les deux tubes est interposé un sinus sanguin, en continuité avec le sinus sanguin du cyathozoïde. Dans le sinus du stolon primaire, entre la paroi superficielle des tubes ectodermique et pharyngien, siègent: à droite, le tube péribranchial droit et le tube cardio-péricardique droit; à gauche, le tube péribranchial gauche.

Le stolon primaire étant un prolongement purement ventral du cyathozoïde, il ne renferme et ne peut renfermer que des prolongements des organes ventraux de ce dernier: tube pharyngien avec l'endostyle; tubes péribranchiaux et tube cardio-péricardique droit.

b) Lorsque le stolon primaire, devenu cylindrique, s'étrangle de distance en distance pour se subdiviser en quatre tronçons, ébauches des ascidiozoïdes primaires, son axe longitudinal commence à décrire un demi-tour de spire autour de l'équateur de l'œuf. Il arrive pourtant assez fréquemment que cette torsion débute plus tôt, avant le tronçonnement. Dans l'un comme dans l'autre cas, elle se fait de telle sorte que la partie proximale ou initiale du stolon (tube d'union entre le cyathozoïde et le 1<sup>er</sup> ascidiozoïde de la chaîne) se trouve et restera placé dans le plan médian sagittal de l'œuf et du cyathozoïde. L'axe de torsion se porte vers la gauche et en même temps un peu d'avant en arrière. C'est ce que montre la Fig. 14 Pl. 40, qui représente un œuf vu de profil par sa face latérale droite. A la fin de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, la chaîne des ascidiozoïdes primaires forme une demi-couronne autour de l'équateur de l'œuf.

c) Le tube pharyngien du stolon donne naissance au

tube pharyngien de chacun des 4 ascidiozoïdes primaires et à la cloison stoloniale de chacun des 4 tubes d'union, qui unissent respectivement le cyathozoïde au 1er ascidiozoïde, celui-ci au 2ème, et ainsi de suite. Cette cloison stoloniale à double paroi épithéliale se fixe au tube ectodermique le long de ses bords (comparer *tu*, Fig. 15b Pl. 38). Il en résulte que, dans les tubes d'union, il existe deux sinus sanguins, complètement séparés l'un de l'autre: ce sont le sinus superficiel et le sinus profond. Cette séparation des sinus n'existe pas dans l'étendue des ébauches des ascidiozoïdes primaires, où il n'y a qu'un seul sinus sanguin. Aux deux extrémités (proximale et distale) de chaque tube d'union, la fente existant entre les deux lames épithéliales de la cloison stoloniale s'élargit pour se continuer avec la cavité du tube pharyngien des deux ascidiozoïdes primaires qu'elle unit; de même à son extrémité proximale, la cavité de la cloison stoloniale du 1er tube d'union se continue avec la cavité du pharynx du cyathozoïde.

Le tube pharyngien des ascidiozoïdes primaires donne naissance aux dépens de sa paroi superficielle à toute la paroi ventrale et à la paroi antérieure ou prébranchiale du sac branchial ainsi qu'à l'extrémité antérieure ou neurale de sa paroi dorsale. La paroi profonde du tube pharyngien des ascidiozoïdes primaires donne naissance à la paroi postérieure (fond) et à la majeure partie de la paroi dorsale du sac branchial, ainsi qu'au tube digestif.

L'endostyle du stolon primaire, qui siège sur la paroi superficielle du tube pharyngien est un organe continu, à symétrie bilatérale: il constitue une large gouttière, ouverte dans la cavité pharyngienne. Lorsque le stolon primaire se tronçonne, l'endostyle s'interrompt dans l'étendue des tubes d'union. Mais il persiste dans chacun des ascidiozoïdes primaires, et chacune de ses moitiés symétriques, constitue l'une des lèvres latérales de l'endostyle primitif. La moitié proximale de ces lèvres devient le bourrelet péricoronal (arc vibratile des auteurs); leur moitié distale persiste pour constituer les bandes latérales de l'endostyle définitif.

Cette différenciation des lèvres latérales de l'endostyle primitif s'effectue au moment où l'invagination buccale, ectodermique, se forme, dans le plan médian, au centre de la future paroi prébranchiale du sac branchial, sur la face superficielle de l'ascidiozoïde primaire (*ib* Fig. 14, I, Pl. 40). En même temps s'est formée, très probablement aux dépens de l'ectoderme, l'ébauche du système

nerveux central (*sn*), vers l'extrémité proximale de la face superficielle.

Enfin, à l'extrémité distale de l'endostyle, le tube pharyngien donne naissance au prolongement endostylaïre, tube étroit, qui siège entre les deux éléoblastes et qui se continue avec la cloison stoloniale du tube d'union suivant. La paroi du prolongement endostylaïre appartient donc à la fois à la paroi superficielle et à la paroi profonde du tube pharyngien de l'ascidiozoïde primaire, dont il représente l'extrémité distale.

Le tube d'union qui rattache le cyathozoïde au 1<sup>er</sup> ascidiozoïde primaire (Pl. 40 et 41 Figs. 15, 16 et 17) est toujours disposé de telle sorte que, par son extrémité proximale, dilatée, sa cloison stoloniale se continue avec l'extrémité distale ou postérieure du pharynx du cyathozoïde, tandis que, par son extrémité distale, dilatée, elle se continue avec la paroi dorsale du sac branchial du 1<sup>er</sup> ascidiozoïde primaire, au niveau de l'extrémité proximale de son système nerveux central. Le tube d'union qui rattache deux ascidiozoïdes primaires consécutifs de la chaîne présente la même disposition, sauf que son extrémité proximale se continue avec le prolongement endostylaïre, tubuleux, de l'ascidiozoïde qui le précède.

d) Dans chaque ascidiozoïde primaire les deux tubes péribranchiaux se dilatent et donnent naissance aux deux cavités péribranchiales et à la cavité cloacale. En réalité, cette dernière n'achève de se former que pendant la 4<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse. Si je me permets d'en parler en ce moment, c'est parce qu'elle est ébauchée et qu'elle procède de la même ébauche que les cavités péribranchiales.

Tandis que dans l'étendue des deux cavités péribranchiales, les deux tubes péribranchiaux, qui siègent en dehors des parois latérales de la cavité branchiale, restent séparés l'un de l'autre, ils se fusionnent dans l'étendue de la cavité cloacale.

La cavité cloacale, résultant de ce fusionnement, est interposée entre l'épiderme de la paroi postérieure du corps d'une part et, d'autre part, le tube digestif et la partie proximale ou dorsale du fond (paroi postérieure) du sac branchial.

Entre la paroi interne des cavités péribranchiales et les parois latérales de la cavité branchiale se forment les stigmates branchiaux, suivant un processus que j'ai décrit ailleurs (JULIN, 1904), de telle sorte que l'on considère tous les stigmates d'une



même moitié latérale de la branchie comme représentant les produits de la subdivision d'une seule et même fente branchiale.

Contrairement à ce que prétend SALENSKY, les stigmates branchiaux, fentes allongées, ne changent jamais de position relative vis-à-vis de l'axe du sac branchial: leur grand diamètre est et reste toujours perpendiculaire à cet axe ainsi qu'à l'endostyle. D'ailleurs la figure, que SALENSKY donne, de la disposition des stigmates branchiaux chez l'ascidioïde complètement développé (1892, p. 9, fig. III) a déjà été rectifiée dans leur „Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte“ par KORSCHULT et HEIDER.

e) Il est très probable que l'organe cardio-péricardique des ascidiozoïdes primaires se forme aux dépens d'un tronçon du tube cardio-péricardique droit du cyathozoïde.

f) Les éléments du mésenchyme des ascidiozoïdes primaires dérivent de ceux du cyathozoïde.

g) De cet exposé succinct il résulte donc que tous les organes des ascidiozoïdes primaires ont pour ébauches les organes de mêmes noms du cyathozoïde, à l'exception du système nerveux central, du siphon buccal et du siphon cloacal, qui sont des néoformations. Pour ce qui concerne le système nerveux central et le siphon cloacal il n'est pas étonnant qu'ils constituent des néoformations, attendu qu'ils sont des organes dorsaux et que la paroi dorsale du cyathozoïde n'intervient nullement dans la formation du stolon primaire. Rien d'étonnant non plus à ce que le siphon buccal des ascidiozoïdes primaires soit une néoformation puisqu'il fait défaut dans le cyathozoïde.

---

Contrairement à ce que prétend SALENSKY, les organes du cyathozoïde conservent leur situation relative initiale pendant toute la durée du développement. Dans le plan médian se trouvent et restent: le système nerveux central, le pavillon vibratile, le pharynx et l'invagination cloacale; à droite du plan médian, l'organe cardio-péricardique, appliqué contre la paroi latérale droite du pharynx, le long du raphé cardio-péricardique.

L'organe cardio-péricardique du cyathozoïde (*cp*, Pl. 40 et 41 Figs. 13, 14, 15, 16, 17), est disposé de telle sorte que, des deux orifices terminaux de la cavité cardiaque, l'un, le proximal ou antérieur, débouche au dessus du pharynx, tandis que l'autre,

l'orifice distal ou postérieur, très rapproché de l'extrémité d'origine du 1<sup>er</sup> tube d'union, qui rattache le cyathozoïde au 1<sup>er</sup> ascidiozoïde primaire, est situé sous le pharynx. On pourrait donc les appeler respectivement l'orifice cardiaque dorsal et l'orifice cardiaque ventral. Il résulte de cette disposition que, quand l'onde de contraction du cœur du cyathozoïde se propage d'avant en arrière, le sang est chassé dans le sinus sanguin profond du 1<sup>er</sup> tube d'union, tandis que, quand l'onde de contraction se propage en sens inverse, le sang est chassé dans le sinus superficiel du 1<sup>er</sup> tube d'union.

3. Parlons maintenant de la formation et de la distribution des cellules du testa au cours de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse.

Nous avons vu qu'à la fin de la gastrulation les cellules du testa siègent exclusivement dans l'aire extra-embryonnaire, à l'exception de quelques-unes, qui sont sous-jacentes à l'ectoderme de la zone monodermique de l'aire embryonnaire. Elles sont accumulées dans l'anneau pérblastodermique, anneau qui est plus épais sur le pourtour de la lèvre ventrale du blastopore.

Pendant que se forment les organes du cyathozoïde mais avant qu'apparaisse le premier rudiment du stolon primaire, les cellules du testa deviennent de plus en plus nombreuses dans l'anneau pérblastodermique. C'est la conséquence du fait que, suivant cet anneau, l'activité génératrice de l'épithélium folliculeux va sans cesse croissant. Cette activité, qui commence à se manifester le long de la lèvre ventrale du blastopore, se propage peu à peu le long des lèvres latérales et, finalement, le long de la lèvre dorsale.

Dans la Fig. 11 Pl. 40 j'ai représenté les cellules du testa telles qu'elles se présentent dans un œuf, vu par son pôle antérieur, au moment où s'ébauchent les premiers organes du cyathozoïde. Les Figs. 11a, b, c, d, e, f, Pl. 38 représentent des coupes à peu près sagittales de l'embryon. Toutes ces figures montrent que les cellules du testa sont surtout accumulées dans l'arc ventral de l'anneau pérblastodermique.

Au stade représenté, vu par le pôle animal, par la Fig. 12, Pl. 40 et en coupes sagittales (Pl. 38 Figs. 12a et 12b) et transversale (Fig. 12c), l'anneau des cellules de mésenchyme (*m*), résultant de la résolution de l'endoderme des lèvres latérales et ventrale du blasto-

pore (Fig. 11 Pl. 40, *m*) est en partie confondu avec l'anneau pérblastodermique des cellules du testa. On constate: 1<sup>o</sup> que dans cet anneau de nature double (Pl. 40 Fig. 12) les cellules de mésenchyme sont, pour la plupart, plus rapprochées de l'embryon que les cellules du testa; 2<sup>o</sup> que, tandis que les cellules du testa sont plus nombreuses dans l'arc ventral de l'anneau, au contraire, les cellules de mésenchyme sont plus nombreuses dans l'arc dorsal. C'est ce que montrent plus nettement encore les coupes (Pl. 38 Figs. 12a et b).

Dans la suite du développement, l'anneau des cellules de mésenchyme, cellules qui se multiplient activement par mitose, se localise de plus en plus sous l'ectoderme du cyathozoïde, ce qui est dû à l'expansion prise par ce dernier (Pl. 40, Figs. 13 et 14): cet anneau devient le réseau des îlots de mésenchyme du cyathozoïde (*m'*). Finalement, il n'y a plus une seule cellule de mésenchyme en dehors de l'embryon.

Pendant ce temps, ces cellules du testa de l'anneau pérblastodermique se localisent de plus à la surface du vitellus, sous l'épithélium folliculeux, suivant une zone qui finit par occuper l'équateur de l'œuf (cf. Fig. 14 Pl. 40 et Fig. 14a et Pl. 39). Cette zone équatoriale, très large, n'est plus annulaire. En effet, l'anneau pérblastodermique s'interrompt dans le plan médian, ventralement, lorsque pousse le stolon primaire.

Ce fait est dû, sans aucun doute, à ce que l'épithélium folliculeux cesse de former des cellules du testa dans sa région médio-ventrale, alors qu'il continue à en former dans le restant de son étendue. Il est en relation avec ce que j'ai dit plus haut, à savoir que c'est au pourtour de la lèvre ventrale du blastopore que débute l'activité génératrice de l'épithélium folliculeux, pour se propager ensuite vers sa lèvre dorsale. Cependant l'épithélium folliculeux recouvre la surface du stolon primaire; mais on n'y constate plus jamais une cellule du testa. Il faut bien admettre que, quand le stolon primaire se forme et s'allonge, les cellules du testa qui siégeaient le long de la lèvre ventrale du blastopore ont été entraînées latéralement par les mérocytes du syncytium vitellin: c'est d'ailleurs ce que l'on constate en fait.

La zone actuelle des cellules du testa mérite bien le nom de zone équatoriale. C'est pendant cette période du développement et suivant la zone équatoriale, que l'on peut trouver le plus de cellules du testa en voie de formation. J'ai relaté plus haut mes observations, malheureusement fort incomplètes, sur cette histogenèse.

Ce que je puis certifier à nouveau, c'est que ces cellules sont des cellules folliculeuses transformées; que jamais je n'ai observé l'une d'elles en division; enfin, que jamais je n'en ai vu en dégénérescence.

La Fig. 13a Pl. 39 représente, au grossissement de 180 diamètres, une coupe transversale d'un œuf du même stade que la Fig. 13 Pl. 40. Elle passe par la partie proximale du stolon primaire; c'est pourquoi le tube ectodermique n'est pas complet; le réseau des îlots de mésenchyme s'étend au delà des limites de l'ectoderme, ce qui s'explique par l'examen de la Fig. 13. Enfin, si la zone des cellules du testa est intéressée par la coupe en deux régions symétriques de la surface de l'œuf, cela dépend de ce qu'elle n'occupe pas encore l'équateur de l'œuf, mais qu'elle est située obliquement par rapport au plan équatorial de l'œuf. Elle est, en réalité, concentrique au bord du cyathozoïde et, par conséquent, elle ne peut se trouver placée dans le plan équatorial de l'œuf que quand la face dorsale du cyathozoïde est sensiblement aussi étendue que sa face ventrale, comme c'est le cas au stade que représente, vu de profil, la Fig. 14 Pl. 40.

La figure 14a Pl. 39 représente, au grossissement de 90 diamètres, une coupe longitudinale et frontale d'un œuf un peu moins avancé que celui que montre in toto la Fig. 14 Pl. 40. La coupe intéresse à peu près sagittalement les ascidiozoïdes primaires II, III et IV de la chaîne, qui siègent contre la face latérale gauche de l'œuf. Ces ascidiozoïdes sont pourvus de chaque côté du sac branchial d'un 1<sup>er</sup> stigmate branchial et des ébauches de deux autres stigmates. Sur la coupe, le cyathozoïde est coupé transversalement mais obliquement, dans sa région ventrale; on y voit: l'organe cardio-péricardique (*cpér.*, *cc*), appliqué contre la face latérale droite du pharynx (*ph*); à droite et à gauche, les îlots de mésenchyme (*m'*); enfin, la zone équatoriale des cellules du testa (*ct*), sur la face latérale droite de l'œuf.

A ce stade, c'est dans la zone équatoriale que sont concentrées presque toutes les cellules du testa. C'est aussi le moment où elles sont le plus nombreuses: je les ai comptées à diverses reprises et, en moyenne, il en existe environ 400. Ce dénombrement, je l'ai fait dans le but de savoir si toutes interviennent dans la formation des organes lumineux. Mes calculs m'ont démontré qu'il en est ainsi, attendu que chacun des 8 organes lumineux des 4 ascidiozoïdes primaires comporte environ 50 cellules au moment où plus une cellule



du testa n'existe dans le torrent sanguin (Fig. 17 Pl. 41). Ces calculs sont faciles à faire sur les spécimens montés *in toto* par la méthode que j'ai indiquée p. 784.

A la fin de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, le cyathozoïde et les ascidiozoïdes primaires s'accroissent assez rapidement, ce que j'attribue à ce que la circulation sanguine est devenue très active. Le cyathozoïde arrive assez rapidement à acquérir la moitié du volume total de l'œuf ou, du moins son ectoderme recouvre la moitié de la surface de l'œuf. Il en résulte que son bord d'enveloppement, son bord libre, ne tarde pas à atteindre la zone équatoriale des cellules du testa: c'est le signal de la mise en liberté de ces cellules, qui jusqu'ici semblaient emprisonnées entre l'épithélium folliculeux et le syncytium vitellin (Fig. 14a Pl. 39). Au début de la 4<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, il est pour ainsi dire exceptionnel que l'on trouve encore quelques rares cellules du testa disséminées à la surface de l'hémisphère végétatif de l'œuf: c'est un de ces cas plutôt exceptionnels qu'intentionnellement j'ai représenté par la Fig. 15 Pl. 40. J'explique cette concentration de toutes les cellules du testa vers l'équateur de l'œuf par le fait qu'elles y ont été amenées par les mouvements du syncytium vitellin.

Quant aux ascidiozoïdes primaires leur activité de croissance à la fin de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse se manifeste par une augmentation rapide de leur volume et une haute différenciation de leurs organes: c'est ainsi que le nombre de leurs stigmates branchiaux passe promptement de 3 à 7 paires. Et pourtant la circulation active du sang est l'œuvre exclusive du cyathozoïde, car le cœur des ascidiozoïdes ne fonctionne pas encore. Les échanges respiratoires sont aussi l'œuvre exclusive du cyathozoïde; car la circulation branchiale des ascidiozoïdes ne peut encore s'effectuer, les sinus sanguins longitudinaux de la branchie n'existant pas encore. Mais ce qui facilite les échanges respiratoires, c'est que les œufs sont libres dans la cavité cloacale maternelle.

En résumé, à la fin de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, toutes les cellules du testa, au nombre de 400 environ, sont uniquement accumulées en une zone équatoriale, au voisinage immédiat du bord libre du cyathozoïde.

Et nous avons vu que, depuis l'apparition des premières cellules du testa la distribution topographique des zones génératrices essentielles de l'épithélium folliculeux a suivi une marche parallèle à celle

des zones d'activité physiologique du cyathozoïde. Pendant la 1<sup>ère</sup> étape, quand les processus du développement embryonnaire sont concentrés dans la zone polaire du pôle animal de l'œuf, les cellules du testa se forment surtout à la surface de cette zone: c'est la calotte suprablastodermique, qui n'engendre d'ailleurs guère plus de 40 à 50 cellules du testa. Quand à la fin de la 2<sup>ème</sup> et pendant la 3<sup>ème</sup> étape, les phénomènes essentiels du développement embryonnaire s'accomplissent suivant les lèvres du blastopore d'abord, puis suivant le bord d'enveloppement, c'est le long de ces lèvres et de ce bord que se manifeste aussi l'activité génératrice principale de l'épithélium folliculeux: il en résulte la formation de l'anneau pérblastodermique; puis, de la zone équatoriale.

Tout le processus de génération des cellules du testa est achevé à la fin de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse. Nous verrons qu'au cours de la 4<sup>ème</sup> étape elles passent dans la circulation pour être amenées, en dernière analyse, au terme de leurs pérégrinations, dans les sinus latéraux des ascidiozoïdes de la chaîne, où elles se localisent dans les organes lumineux.

#### 4<sup>ème</sup> étape.

1. *Développement ultérieur de la colonie tétrazoïde jusqu'à l'éclosion: formation de la cavité cloacale commune et du diaphragme.*

C'est la dernière étape du développement embryonnaire. Elle comprend tous les stades pendant lesquels les cellules du testa passent dans la circulation et viennent former les organes lumineux des ascidiozoïdes primaires.

Cette étape débute généralement quand le sac branchial des ascidiozoïdes de la chaîne est pourvu de 7 ou 8 paires de stigmates sans barres longitudinales: dans un petit nombre de cas cependant, j'ai vu les cellules du testa commencer à circuler alors que les ascidiozoïdes primaires ne possédaient encore que 6 paires de stigmates branchiaux. En fait, elle est achevée quand leur sac branchial est pourvu, à droite et à gauche, de 12 ou 13 stigmates et de 8 barres longitudinales (Pl. 41 Fig. 17). Cependant on peut ne la considérer comme absolument terminée qu'au moment de l'éclosion de la jeune colonie tétrazoïde, lorsque les organes lumineux ont le même aspect que chez l'adulte, leurs cellules s'étant tassées les unes contre les autres. Au moment de l'éclosion, les ascidiozoïdes primaires possè-

dent, de chaque côté du sac branchial, 13 ou 14 stigmates et 10 barres longitudinales.

Au début de la 4<sup>ème</sup> étape, les 4 ascidiozoïdes primaires forment dans leur ensemble une demi-couronne, à trajet hélicoïdal, appliquée contre la face latérale gauche de l'œuf, à l'équateur. C'est cette disposition que montre encore la Fig. 15 Pl. 40.

Plus tard, quand les ascidiozoïdes possèdent, de chaque côté du sac branchial, 10 stigmates et les rudiments de 4 barres longitudinales (Pl. 41 Fig. 16), ils forment les  $\frac{3}{4}$  d'une couronne autour du pôle végétatif ou postérieur de l'œuf. Ce changement de situation est dû, non seulement à ce que le bord d'enveloppement du cyathozoïde s'est étendu jusqu'au voisinage du pôle végétatif de l'œuf, mais encore à ce que le cyathozoïde, les ascidiozoïdes et les tubes d'union de la chaîne se sont accrûs. A ce stade, chaque ascidiozoïde tourne vers la surface de la jeune colonie: l'extrémité antérieure de la paroi dorsale du sac branchial avec le ganglion nerveux; la région buccale ou prébranchiale, circonscrite par le bourrelet péricoronal; toute la paroi ventrale du sac branchial avec l'endostyle, ces organes étant énumérés en allant de l'extrémité proximale vers l'extrémité distale de l'ascidiozoïde. Vers le cyathozoïde regardent, énumérés dans le même ordre: la majeure partie de la paroi dorsale du sac branchial; le cloaque, le tube digestif et la paroi postérieure (fond) du sac branchial. Enfin, les éléoblastes, entourant le prolongement endostylaïre encore très court d'ailleurs, occupent l'extrémité distale de l'ascidiozoïde et regardent à la fois vers la surface et vers la cyathozoïde.

Dans la suite, les ascidiozoïdes continuent à s'accroître en tous sens, en même temps que les tubes d'union s'allongent notablement; ils modifient progressivement leur orientation vis-à-vis du cyathozoïde, qu'ils tendent à envelopper de plus en plus. Ces modifications intéressent principalement les organes qui occupent les extrémités distale et proximale de chaque ascidiozoïde: la partie de la paroi dorsale du sac branchial, qui précédemment était tournée vers le cyathozoïde, se trouve maintenant reportée vers la surface et tournée vers l'extrémité cloacale de cyathozoïde; le prolongement endostylaïre, les éléoblastes et le cœur se sont infléchis vers le cyathozoïde, en même temps que l'endostyle et la paroi ventrale du sac branchial se sont tournés vers le pôle végétatif de la colonie.

Ces modifications sont réalisées lorsque les ascidiozoïdes primaires possèdent, de chaque côté du sac branchial, 12 ou 13 stigmates et

8 barres longitudinales (Pl. 41 Fig. 17). A ce stade, les 4 ascidiozoïdes primaires sont disposés en une couronne régulière, complète, entourant tout l'hémisphère végétatif du cyathozoïde. Si l'on examine alors la jeune colonie tétrazoïde par le pôle végétatif, on constate que seules les parois ventrales des sacs branchiaux avec les endostyles sont tournées vers l'observateur. Les 4 endostyles décrivent dans le même sens un trajet hélicoïdal: leurs extrémités distales ou postérieures convergent vers le centre de la figure, c'est-à-dire vers le pôle végétatif; leurs extrémités proximales ou antérieures sont dirigées vers la périphérie. A la surface de la colonie (Fig. 17 Pl. 41) sont tournées toute la région buccale ou prébranchiale et toute la paroi dorsale des 4 ascidiozoïdes. Enfin, la paroi postérieure du sac branchial, le tube digestif, la cavité cloacale, le prolongement endostyloïde, les éléoblastes et le cœur des 4 ascidiozoïdes regardent vers le cyathozoïde. Le cloaque de chaque ascidiozoïde, qui ne communique pas encore avec l'extérieur, occupe la majeure partie de la paroi postérieure du corps: il s'étend, en effet (Fig. 17 Pl. 41, *cl*), depuis l'extrémité postérieure de la paroi dorsale jusqu'au niveau de la courbure de l'anse intestinale. Il correspond aux  $\frac{3}{4}$  dorsaux de la paroi postérieure du corps environ. Le quart ventral de cette paroi correspond à la région occupée par la partie ventrale du fond du sac branchial, contre laquelle sont appliqués les éléoblastes, le cœur et le prolongement endostyloïde: tous ces organes recouvrent complètement la région polaire du pôle végétatif du cyathozoïde. Le 4<sup>ème</sup> ascidiozoïde primaire de la chaîne (IV) s'applique contre le 1<sup>er</sup> (I) exactement dans le plan médian sagittal du cyathozoïde (cf. Fig. 17, Pl. 41). Contrairement à ce que dit SALENSKY, ces deux ascidiozoïdes extrêmes de la chaîne ne s'unissent jamais l'un avec l'autre; mais ils s'accolent simplement et, par conséquent, la chaîne des ascidiozoïdes ne se ferme point.

C'est cette disposition relative de leurs parois et de leurs organes que conservent les ascidiozoïdes primaires jusqu'au moment de l'éclosion. Seulement tous les diamètres de leur corps ont doublé. Ils se sont progressivement accrûs autour du cyathozoïde qu'ils enveloppent, en se rapprochant de plus en plus de son orifice cloacal. En même temps le cyathozoïde, se réduisant promptement de volume par résorption de son vitellus, semble s'enfoncer progressivement entre les ascidiozoïdes, dans l'axe de la colonie et vers son pôle végétatif: il finit par n'être plus entouré que par la partie ventrale de la paroi postérieure du corps des ascidiozoïdes. Là, il se trouve donc en



rapport avec les seuls organes de cette courte région: la partie ventrale de la paroi postérieure des sacs branchiaux, les éléoblastes, les cœurs et les prolongements endostylaires des 4 ascidiozoïdes. Dans son mouvement de déplacement, il a laissé libre une cavité axiale, cylindrique: c'est la cavité du cloaque commun de la colonie tétrazoïde, l'ébauche de la future cavité cloacale commune ou centrale du cormus.

Cette cavité a pour paroi uniquement les parois profondes ou postérieures des 4 cavités cloacales des ascidiozoïdes, accolées bord à bord, les unes aux autres, suivant des interstices occupés par une mince bande du manteau de cellulose de la colonie tétrazoïde. La cavité cloacale commune s'ouvre à l'extérieur par un orifice, occupant le pôle animal ou antérieur de la colonie: la lèvre de cet orifice est formée par la limite dorsale des 4 cavités cloacales, c'est-à-dire par les bords suivant lesquels les parois dorsales des ascidiozoïdes se continuent avec l'extrémité dorsale de leurs parois postérieures. Cet orifice, ainsi délimité, est l'orifice du cloaque commun ou de la cavité centrale de la colonie.

Le fond du cloaque commun ou de la cavité centrale de la colonie est fermé: d'une part, au centre, par le cyathozoïde réduit; d'autre part, à la périphérie par les organes sus-mentionnés: la partie ventrale, rétro-cloacale, de la paroi postérieure des sacs branchiaux, les éléoblastes, les cœurs et les prolongements endostylaires des 4 ascidiozoïdes. A la fin, lorsque les éléoblastes se sont résorbés, leur place est occupée par les 4 stolons secondaires, qui représentent les prolongements endostylaires et qui commencent à donner naissance aux ébauches des premiers ascidiozoïdes secondaires du cormus.

En même temps, sur la lèvre de l'orifice du cloaque commun se sont accrues les 4 paires de muscles radiaires du diaphragme, dont la première ébauche (*mr*) se montrait déjà au stade représenté par la Fig. 17 Pl. 41. Ces muscles s'engagent dans un repli annulaire du manteau de cellulose, première ébauche du diaphragme.

Pendant tout ce temps et jusqu'à l'éclosion de la colonie tétrazoïde, le cyathozoïde, quoique très réduit, possède encore tous ses organes: son épiderme avec son orifice cloacal; un rudiment de pharynx appliqué contre un dernier reste de vitellus, dans lequel siègent encore quelques noyaux vitellins; son pavillon vibratile; son organe cardio-péricardique et un petit amas de cellules de mésenchyme.

La formation du cloaque commun était encore inconnue jusqu'à ce jour.

KOWALEVSKY (1875) admettait qu'il procède du cloaque du cyathozoïde. SALENSKY (1892) se borne à dire p. 36: „L'invagination cloacale du cyathozoïde se ferme, de sorte que, aux derniers stades du développement, le cyathozoïde est un corps fermé. Plus tard, le cyathozoïde s'atrophie de plus en plus et ne peut donc, pour ces motifs, participer à la formation du cloaque commun. . . . . Le cloaque du cyathozoïde n'offre aucun rapport avec le cloaque commun, qui apparaît plus tard.“ Mais le savant professeur russe n'indique pas comment il se forme.

Je l'ai dit, il constitue exactement et uniquement l'espace que délimite le revêtement épidermique des parois postérieures ou profondes des cavités cloacales, très étendues, des 4 ascidiozoïdes primaires.

Dans le présent travail, j'ai jugé inutile d'en donner une figure, le lecteur pouvant aisément se rendre compte des faits par le seul examen de la Fig. 17 Pl. 41, où l'on voit de profil le cloaque (*cl*) du 4<sup>ème</sup> ascidiozoïde de la chaîne (IV).

Je dois ajouter que, dès que le cyathozoïde, fort réduit, s'est enfoncé au delà du bord ventral des 4 cavités cloacales, la paroi profonde de celles-ci, formée par accolement de l'épiderme et de l'épithélium cloacal, se résorbe et il en résulte la formation d'un vaste orifice elliptique dans chaque ascidiozoïde: c'est l'orifice cloacal. A ce moment donc les cavités cloacales des 4 ascidiozoïdes communiquent largement avec le cloaque commun, chacune d'elles par son orifice cloacal propre.

J'en reviens maintenant à la formation et à la signification des 4 paires de muscles radiaires du diaphragme.

C'est PANCERI (1873) qui, le premier, a reconnu la signification de ces organes, que HUXLEY avait considérés comme des stolons. Il a montré qu'ils naissent sous la forme de 4 paires de saillies de l'épiderme, affectant la forme de papilles, qui s'allongent ensuite vers l'orifice du cloaque commun en voie de formation et se transforment en cordons musculaires. Il combat, avec raison selon moi, l'opinion de SAVIGNY (1816) qui, les ayant vus dans le diaphragme du cornus, les avait considérés comme des vaisseaux et les avait comparés aux „prolongements radiciformes“ ou vaisseaux du manteau des Ascidies composées. PANCERI, pour nier cette homologie, dit, à juste titre, que chez *Pyrosoma* les organes en question ne sont pas radiciformes

qu'ils sont de nature musculaire et que „en se contractant, ils dilatent l'orifice du diaphragme, comme le feraient des muscles radiés ou dilatateurs.“ En ce qui concerne leur texture, PANCERI dit: „ils sont creux à leur intérieur et communiquent probablement avec la lacune sanguine qui siège entre les deux lames du tégument. La paroi de ces tubes est composée d'une seule couche de fibres musculaires, délimitée en dehors par une gaine richement nucléée, qui rappelle le sarcolemme des animaux supérieurs.“ Il donne une figure (fig. 22) de cette texture et il discute ensuite la question de savoir si, comme l'avait affirmé MEYEN (1834), les cellules du sang peuvent y circuler: il conclut par la négative et attribue à ces organes la seule valeur de cordons musculaires creux.

SALENSKY a considéré les organes qui nous occupent comme des tentacules sensoriels des ascidiozoïdes, recevant un fort rameau nerveux. Ne connaissant pas le travail de PANCERI, il n'a pas distingué leurs éléments musculaires.

SEELIGER (1895), adoptant l'idée émise par SAVIGNY (1816), les a considérés aussi comme les homologues des „vaisseaux du manteau“ des autres Tuniciers. C'est donc à tort que NEUMANN (1911, p. 41) prétend que cette opinion a été émise pour la première fois par SEELIGER. Mais SEELIGER a pourtant vu et figuré leur texture: un tube creux de cellules épidermiques doublées, à leur face profonde, de cellules musculaires délimitant la lumière centrale du tube. L'assise cellulaire superficielle est le soi-disant „sarcolemme“ de PANCERI, qui n'avait pas vu les noyaux de l'assise profonde des cellules musculaires.

Je tiens ces organes, non pas pour des „vaisseaux du manteau“, mais pour des muscles tapissant la face profonde de diverticules de l'épiderme.

NEUMANN (1911, p. 95) signale une bien intéressante observation faite par lui chez *P. Agassizi* et *P. spinosum*: les éléments musculaires de chacun de ces organes sont des prolongements de l'extrémité dorsale du muscle cloacal de l'ascidiozoïde et ils se rendent directement au diaphragme; de plus, ils sont innervés par le même nerf moteur que le muscle cloacal.

Mes observations sont en parfaite harmonie avec cette manière de voir. Les quatre paires de muscles radiaires du diaphragme de la colonie tétrazoïde de *P. giganteum* sont des organes contractiles, probablement d'origine mésenchymatique, qui se forment à la face

profonde de 4 paires de prolongements creux de l'épiderme des ascidiozoïdes primaires. Les prolongements de l'épiderme amènent ces muscles dans le diaphragme: leur première ébauche se forme précocément (Fig. 17 Pl. 41, *mr*). Chaque ascidiozoïde primaire en possède une paire, qui naît exactement à l'union de la paroi dorsale de la cavité branchiale avec l'extrémité dorsale de la paroi du cloaque, c'est-à-dire précisément là où sera plus tard la lèvre de l'orifice du cloaque commun.

Ces diverticules creux de l'épiderme n'ont rien à voir avec les vaisseaux du manteau des Ascidiens. Ils s'allongent progressivement pendant que se forme le cloaque commun et finissent par se trouver logés radiairement dans le diaphragme. Pendant ce temps, les cellules (de mésenchyme) qui tapissent leur face profonde se myofibrillissent et se transforment en un muscle radiaire, représentant une partie du muscle cloacal, qui, comme on le sait, est un muscle double et à symétrie bilatérale.

Il est intéressant de faire ressortir que la paroi du cloaque commun de la colonie tétrazoïde est formée par l'assemblage de tous les organes qui siègent dans la partie dorsale, cloacale, de la paroi postérieure du corps des 4 ascidiozoïdes primaires: l'épiderme, doublé, à sa face profonde, de l'épithélium cloacal; les orifices cloacaux et les muscles radiaires du diaphragme, qui sont des parties des muscles cloacaux.

2. Circulation des cellules du testa: formation des organes lumineux.

J'en arrive maintenant à la distribution des cellules du testa et à la formation des organes lumineux pendant la 4<sup>ème</sup> et dernière étape de l'embryogenèse de *Pyrosoma*.

Cette question est intimement liée à la connaissance du développement des sinus sanguins.

Je me bornerai à indiquer ici quelles sont les dispositions des sinus sanguins dans les ascidiozoïdes primaires au moment où les cellules du testa commencent à être emportées dans le courant sanguin, lors de la 4<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse. Je me réserve de traiter longuement, dans un travail ultérieur, quelles sont les modifications successives que subit l'appareil circulatoire au cours du développement.



Jusqu'au moment où se forme leur invagination buccale, les ascidiozoïdes ne présentent qu'un seul sinus sanguin, continu, interposé entre le tube ectodermique d'une part, le sac branchial, les cavités péribranchiales et le tube digestif d'autre part. Il en résulte qu'à ce stade, quelle que soit la direction suivie par le courant sanguin, le sang peut circuler dans toute l'étendue du sinus unique; mais on comprend que la circulation doive y être ralentie et peu intense.

Les modifications anatomiques que le système circulatoire commence à subir au cours de la 3<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, modifications qui se complètent au cours de la 4<sup>ème</sup> étape, ont pour effet de déterminer une circulation plus active, en amenant une subdivision du sinus sanguin, primitivement unique, de l'ascidiozoïde en un sinus superficiel et un sinus profond, comme c'est le cas, dès le début, dans les tubes d'union. Ces modifications sont en relation avec la formation de l'invagination buccale, avec l'extension prise par les cavités péribranchiales, avec la formation des éléoblastes et avec celle de la cavité cloacale.

Au début de la 4<sup>ème</sup> étape, la séparation entre les deux sinus superficiel et profond n'est encore qu'incomplète: elle se complète au cours de cette étape, et alors le sinus superficiel et le sinus profond de chaque ascidiozoïde ne sont plus respectivement en continuité qu'avec le sinus superficiel et le sinus profond des deux tubes d'union qui les rattachent à l'ascidiozoïde précédent et à l'ascidiozoïde suivant, de la chaîne. Il faut ajouter que le sinus profond du 1<sup>er</sup> tube d'union, lequel rattache le 1<sup>er</sup> ascidiozoïde de la chaîne au cyathozoïde, reçoit le sang venant du cyathozoïde lorsque l'onde de contraction du cœur de ce dernier se propage d'avant en arrière, c'est-à-dire de l'orifice cardiaque antérieur ou dorsal vers l'orifice cardiaque postérieur ou ventral. Enfin, à l'extrémité distale du stolon, le sinus superficiel et le sinus profond du 4<sup>ème</sup> ascidiozoïde de la chaîne se continuent l'un avec l'autre.

Ce que j'appelle le sinus superficiel de l'ascidiozoïde comprend: le sinus diapharyngien, le sinus ventral ou sous-endostyloïde et le sinus sus-jacent au prolongement endostyloïde ou sinus interéléoblastique superficiel. Ce que j'appelle le sinus profond de l'ascidiozoïde comprend: le sinus dorsal, le sinus périintestinal, les deux sinus latéraux et le sinus sous-jacent au prolongement endostyloïde ou sinus interéléoblastique profond. C'est aux confins entre ces trois

dernières parties du sinus profond que siège le cœur de l'ascidiozoïde. Tous ces sinus sont médians, à l'exception des deux sinus latéraux.

Je dois définir ce que j'entends par sinus latéraux et sinus périintestinal.

Le sinus périintestinal est médian et interposé entre la paroi postérieure ou le fond du sac branchial et le tube digestif. C'est une sorte de carrefour. En effet, par son extrémité proximale ou dorsale, il se continue avec le sinus dorsal; par son extrémité distale ou ventrale, il se continue avec le sinus interéléoblastique profond, en même temps qu'en avant, il se continue avec les deux sinus latéraux. De plus, quand la circulation branchiale s'établit, ce qui n'a lieu qu'après la formation des barres longitudinales du sac branchial, il se continue aussi avec les sinus de la branchie, tant longitudinaux qu'interstigmatiques ou transversaux.

Les sinus latéraux sont des sinus que je pourrais aussi appeler péribranchiaux, car leurs limites correspondent à celles des cavités péribranchiales: ils sont compris entre l'épiderme et l'épithélium délimitant la paroi externe des cavités péribranchiales. Ce sont, en quelque sorte, deux culs-de-sac antérieurs du sinus périintestinal et c'est dans ces sinus en culs-de-sac que s'accumulent les cellules du testa constituant les ébauches des organes lumineux. Les sinus latéraux finissent par devenir moins étendus à la fin de la 4<sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse, et ce qui en reste constitue les sinus péripharyngiens des auteurs. Cette réduction des sinus latéraux étant en relation avec le développement des organes lumineux, nous y reviendrons.

Le seul fait important qu'il convienne de retenir, c'est que les sinus latéraux sont des culs-de-sac du sinus profond. C'est, en effet, cette disposition en culs-de-sac qui assure à des cellules aussi volumineuses que les cellules du testa — cellules dont le diamètre est sensiblement égal à l'épaisseur des sinus latéraux — l'impossibilité d'en sortir, une fois qu'elles y ont pénétré et quelque soit le sens du courant sanguin, attendu que le courant sanguin est toujours dirigé vers le fond de ces culs-de-sac, qui ne sont ouverts qu'en arrière précisément là où ils se continuent avec le carrefour formé par le sinus périintestinal. Par contre, les cellules sanguines, très petites, peuvent aisément y être entraînées en tous sens et y circuler librement.

---

Dès que la zone équatoriale des cellules du testa est revêtue par l'ectoderme superficiel du cyathozoïde, ces cellules sont dégagées de l'espace dans lequel elles se trouvaient en quelque sorte emprisonnées, entre l'épithélium folliculeux et le syncytium vitellin (*ct*, Pl. 39 Fig. 14a). Elles passent ainsi progressivement dans le vaste sinus sanguin du cyathozoïde, au fur et à mesure qu'elles sont dégagées de la zone équatoriale. On les voit alors, nombreuses, chassées par le cœur du cyathozoïde, dans toutes les parties du système circulatoire, tant du cyathozoïde que des ascidiozoïdes primaires. La Fig. 15 Pl. 40 en montre dans le sinus sanguin et dans la cavité cardiaque (*cp*) du cyathozoïde; dans les sinus sanguins des tubes d'union et des ascidiozoïdes primaires; enfin, un certain nombre sont déjà accumulées (*ol*) dans les sinus latéraux où, pressées les unes contre les autres, elles constituent déjà les ébauches des organes lumineux, qui, comme on peut s'en assurer, forment de longs amas lenticulaires occupant toute la hauteur des cavités péribranchiales.

Pour se convaincre que c'est bien dans ces sinus qu'elles se trouvent, j'ai représenté (Pl. 38 Fig. 15a, b, c) quelques fragments de coupes pratiquées dans un embryon du même stade que celui figuré en Pl. 40 Fig. 15. La Fig. 15a en montre 2 dans la cavité cardiaque (*cc*) et 4 dans le sinus sanguin du cyathozoïde; on voit, à côté d'elles, de petites cellules sanguines. La Fig. 15b en montre 1 (*ct*) dans le sinus sanguin superficiel d'un tube d'union (*tu*) et 4, dans le sinus sanguin du cyathozoïde. La Fig. 15c en montre 2 (*ct*) dans le sinus sanguin du cyathozoïde et un amas de 6 (*ol*) dans le seul sinus latéral de l'ascidiozoïde III qui soit intéressé par la coupe. Ce dernier amas est la coupe transversale de l'organe lumineux (*ol*) et l'on peut s'assurer que les cellules du testa y sont disposées en une seule assise, leur diamètre étant égal à l'épaisseur du sinus.

Une fois entrées dans ce sinus en cul-de-sac, elles ne peuvent plus en sortir et, par conséquent, il s'y en accumule autant que le sinus peut en contenir.

Il arrive parfois que, en raison du calibre moindre de certains sinus, on en voit accumulées en un petit amas, où elles semblent former bouchon. Cela arrive très souvent à l'origine du sinus dorsal. C'est ce que l'on voit en *sd* Fig. 15 Pl. 40, dans le 3<sup>ème</sup> ascidiozoïde (III) de la chaîne, ainsi que en *sd* Fig. 16 Pl. 41, au dessus de l'extrémité antérieure de l'organe hémopoïétique (*h*) qui, formé par un îlot de cellules de mésenchyme, diminue le calibre du sinus dorsal.

La direction du courant sanguin se faisant toujours de telle sorte que la pression tend à refouler les cellules du testa vers le bord antérieur des sinus latéraux, il en résulte que c'est là qu'elles se tassent de plus en plus. Il finit par ne plus y en avoir ailleurs et l'organe lumineux, qui précédemment (Figs. 15 et 16) occupait toute la longueur du sinus latéral, est maintenant localisé au niveau du bord antérieur de ce sinus (Pl. 41 Fig. 17 *ol*): il est en même temps devenu circulaire et les cellules sont toujours étalées en une assise, comme c'est généralement le cas encore plus tard, même chez les ascidiozoïdes secondaires adultes du cornus.

Dans la Fig. 17, Pl. 41, on voit une cellule du testa (*ct*) dans le sinus ventral du 3<sup>ème</sup> ascidiozoïde (III) de la chaîne: c'est la seule qui se soit égarée et il lui sera désormais impossible de passer dans un des 8 organes lumineux de la colonie; car, à ce stade, le calibre du sinus latéral a diminué notablement par rapprochement intime de l'épithélium péribranchial externe et de l'épiderme qui le délimitent. Il n'est resté assez large pour laisser passer des éléments du diamètre des cellules lumineuses que dans sa partie antérieure, le long du bourrelet péricoronal: c'est cette partie persistante du sinus latéral qui constitue le sinus péripharyngien des auteurs, que je préférerais appeler sinus péricoronal.

Emprisonnées dans la zone équatoriale de l'œuf, les cellules du testa, après avoir circulé librement, se sont de nouveau emprisonnées dans le sinus péricoronaux, où elles constituent les organes lumineux des ascidiozoïdes primaires et où elles se tassent en une assise unique. J'ai déjà dit plus haut que mes calculs ont démontré que toutes sont employées à former ces organes.

Jamais je n'en ai trouvé en dégénérescence, ainsi que le prétend SEELIGER (1895). Elles se maintiennent intactes et si SALENSKY (1892) a vu qu'à la fin du développement embryonnaire, les cellules des organes lumineux se résolvent „en une masse finement granuleuse, dans laquelle sont irrégulièrement disséminés les noyaux“, c'est que ses matériaux étaient en mauvais état de conservation.

#### § 4. Expériences établissant que les cellules du testa sont luminescentes tant dans l'œuf ovarien que pendant toute la durée de l'embryogenèse.

J'ai dit, au début de ce travail, que j'avais été amené à entreprendre ces expériences après que j'eus constaté que les cellules du



testa offrent la même texture spécifique que les cellules des organes lumineux. Au moment où je me suis rendu à Villefranche (décembre 1908) pour faire ces expériences, mes recherches embryogéniques m'avaient fait connaître la distribution des cellules du testa aux diverses étapes du développement.

J'étais si convaincu qu'il devait y avoir une relation de causalité entre les caractères histologiques, spéciaux, de ces éléments cellulaires et la luminescence, qu'avant de commencer mes expériences, j'annonçai à mon ami, M. DAVIDOFF, quel était le but que je poursuivais et le résultat que je prévoyais. Mes prévisions se sont pleinement confirmées.

On sait que PANCERI (1873) recommande surtout l'eau douce comme excitant de la phosphorescence de *Pyrosoma*. Or, mon intention étant, non seulement de rendre lumineux œufs, embryons et cormus, mais encore de les maintenir en parfait état de vie, pour les fixer et rechercher si, après extinction d'une luminescence provoquée, il ne se serait pas produit des modifications dans la texture des cellules lumineuses, je renonçai à me servir de l'eau douce comme excitant et, sur le conseil de M. DAVIDOFF, je me décidai à ne provoquer la luminescence qu'en mélangeant à l'eau de mer quelques gouttes d'ammoniaque par litre.

I. Une 1<sup>ère</sup> série d'expériences, renouvelées chaque jour, du 23 décembre 1908 au 3 janvier 1909, avait pour but de constater comment se présentent les cormus entiers rendus lumineux, et si la source de la lumière produite par les ascidiozoïdes était bien, comme l'avait affirmé PANCERI, ces organes qui sont situés à droite et à gauche du bord supérieur du sac branchial, non loin de la surface du cormus.

Porté dans l'obscurité de la chambre noire et déposé dans l'eau ammoniacale, le cormus commence à devenir lumineux après quelques instants, mais tous les ascidiozoïdes ne réagissent pas simultanément. Cependant il finit par briller dans toute son étendue. La lumière émise a une belle teinte vive d'un bleu pâle légèrement verdâtre.

A la loupe et même à l'œil nu, je puis constater avec certitude que les foyers de lumière sont des points très nets, accouplés et correspondant incontestablement aux organes susmentionnés des ascidiozoïdes.

Lorsque l'expérience a duré quelques minutes, on voit en outre

apparaître plus profondément une lueur vague, moins intense que la lumière émise à la surface. J'ai constaté, après l'expérience terminée, que cette lueur émanant de la profondeur est d'autant plus intense que le cormus renferme plus d'embryons en voie de développement. Or, on sait que les embryons siègent profondément dans le cormus.

La deuxième série d'expériences dont je vais relater les résultats permettant de conclure sans aucun doute possible que les œufs et embryons émettent aussi de la lumière, je crois pouvoir conclure que la lueur profonde du cormus est bien réellement produite par eux.

Si on laisse le cormus dans l'eau ammoniacale, il reste lumineux pendant 2 ou 3 heures; puis, la lumière s'éteint.

PANCERI prétend que, pour devenir lumineux, les cormus doivent être fraîchement pêchés et que, quand leur vie n'est plus intense, aucun excitant ne parvient à provoquer leur luminescence. Il ajoute qu'il en est a fortiori de même quand les ascidiozoïdes commencent à mourir, ce qui se manifeste, comme on le sait, par la coloration jaune-rougeâtre que prend le cormus par suite de la diffusion du pigment de certaines parties du tube digestif, de l'œsophage notamment.

Or, j'ai fait une observation qui est en contradiction avec cette manière de voir et qui tend à prouver que les cellules lumineuses n'ont nullement perdu leur propriété spécifique quand les ascidiozoïdes commencent à s'altérer.

Le 1<sup>er</sup> janvier 1909, j'avais laissé, sans les utiliser, 4 cormus dans un vase dont l'eau de mer ne se renouvelait pas. Le lendemain, après 24 heures, deux de ces cormus étaient flasques, premier indice d'un mauvais état de santé, et les deux autres étaient même devenus jaunes-rougeâtres. Je les portai dans l'eau de mer additionnée de quelques gouttes d'ammoniaque: ils s'illuminèrent après quelques instants et restèrent lumineux pendant près de 3 heures.

Je n'ai pas étudié la phosphorescence de *Pyrosoma* au point de vue physiologique. Je suis incompetent en la matière et de belles observations ont été faites dans cette direction, par PANCERI (1873) et tout récemment par POLIMANTI (1911). Cependant j'ai cru ne devoir pas passer sous silence un simple fait que j'ai observé. Mes recherches expérimentales avaient uniquement pour but de rechercher si les œufs et les embryons sont luminescents et, dans l'affirmative, si la source de la lumière qu'ils émettent réside bien réellement dans les cellules du testa, dont je connaissais au préalable la distribution topographique aux diverses étapes de l'embryogenèse.

J'ai voulu m'assurer si, le cormus étant débité en tranches minces, les organes lumineux des ascidiozoïdes conservent leur luminescence. C'est dans ce but que j'ai entrepris la 2<sup>ème</sup> série de mes expériences, qui m'a permis en même temps de reconnaître que les œufs et embryons sont luminescents.

II. 2<sup>ème</sup> série d'expériences. Dans ma chambre de travail, à la lumière du jour, le 24 décembre 1908, je sectionne deux cormus en tranches transversales de 2 à 3 millimètres d'épaisseur, que je secoue légèrement dans un cristallisoir contenant de l'eau de mer pure. Il tombe au fond du vase de nombreux embryons pour la plupart avancés dans leur développement et un petit nombre d'embryons plus jeunes parfaitement vivants; il y a même quelques œufs segmentés qui se sont détachés accidentellement, comme cela arrive parfois, mais rarement. Tous ces œufs et embryons sont parfaitement intacts et on sait qu'ils restent sans s'altérer pendant un temps suffisant pour permettre de faire l'expérience.

Grâce à la connaissance que j'ai des divers stades du développement, j'exécute promptement un triage d'une partie de ces matériaux. J'en fais 4 lots, que je sépare dans des cristallisoirs différents contenant de l'eau de mer bien limpide (1 décilitre environ).

Dans le 1<sup>er</sup>, je dépose les œufs dont les disques blastodermiques sont circulaires.

Dans le 2<sup>ème</sup>, j'assemble des œufs de la 3<sup>ème</sup> étape décrite plus haut et correspondant aux stades compris entre celui que représente la Fig. 13 et celui que représente la Fig. 14 de ma Pl. 40.

Dans le 3<sup>ème</sup>, je réunis des colonies tétrazoïdes à des stades les plus divers de la 4<sup>ème</sup> étape que j'ai décrite, stades correspondant aux Figs. 15, 16 et 17 de mes Pls. 40 et 41 ainsi qu'à des stades plus proches de l'éclosion.

Enfin, dans le 4<sup>ème</sup>, je dépose quelques tranches entières du cormus, dans lesquelles se trouvent encore quelques œufs en place.

Tous ces préparatifs durent environ 20 minutes. Je compte les divers objets que contient chaque cristallisoir et je porte le tout dans la chambre noire du laboratoire.

Après quelques minutes de séjour dans cette chambre, ce qui me permet de m'habituer à l'obscurité, j'allume une bougie, j'ajoute, à l'aide d'une tige de verre, une trace d'ammoniaque à l'eau de mer contenant le 1<sup>er</sup> lot et j'agite légèrement l'eau. Puis, je mets l'un des

œufs au point sous le binoculaire de ZEISS. J'éteins la bougie et, après quelques secondes, tous les œufs sont lumineux.

Bien que, à première vue, tous ces œufs apparaissent uniformément couverts de très petits points lumineux sur toute leur surface, cependant j'en compte 6 qui, au grossissement de 30 diamètres environ auquel je fais mes observations, montrent manifestement une zone circulaire dépourvue de points lumineux. Le lot comprenait en tout 9 œufs.

Plus tard, l'expérience achevée et les œufs étant fixés par les réactifs, j'ai pu m'assurer que parmi ces œufs, 6 possédaient un blastoderme montrant les ébauches des premiers organes du cyathozoïde; les 3 autres étaient des œufs à des stades assez avancés de la segmentation.

J'effectue ensuite les mêmes opérations avec les œufs du 2<sup>ème</sup> lot, au nombre de 12: tous montrent nettement une zone équatoriale vivement lumineuse.

J'opère de même pour les œufs du 3<sup>ème</sup> lot, au nombre de 20: tous montrent dans chaque ascidiozoïde primaire deux gros points vivement lumineux, visibles d'ailleurs à l'œil nu, et correspondant, sans le moindre doute, aux organes lumineux.

Cette expérience, si concluante, a été renouvelée plusieurs fois avec le même résultat: pourtant je n'ai pas, chaque fois, eu l'occasion d'obtenir des œufs segmentés.

Dans les œufs et embryons, la luminescence provoquée ne dure jamais plus de 10 à 15 minutes, et pourtant ils sont encore parfaitement en vie quand la lumière cesse de briller.

Enfin, les tranches de cormus du 4<sup>ème</sup> lot sont traitées de la même façon. Après quelques secondes, les organes lumineux des ascidiozoïdes secondaires se mettent à briller. Il n'est donc pas nécessaire que le cormus soit intact pour que ces organes réagissent spécifiquement. Toutefois, tandis que le cormus entier reste parfaitement lumineux pendant 2 à 3 heures dans l'eau de mer ammoniacale, les tranches ne le restent guère que pendant 25 à 30 minutes. Il est probable que, dans le cormus, tous les organes lumineux ne brillent pas à la fois, ou bien qu'après s'être éteints pendant un certain temps, ils s'illuminent de nouveau.

Dans les tranches de cormus rendues lumineuses, j'ai eu souvent l'occasion de voir s'illuminer des œufs segmentés et même de gros œufs ovariens, et la distribution de leurs points lumineux correspondait exactement à celle des cellules du testa.



III. J'ai fait aussi, pour ainsi dire, la contre-épreuve de l'expérience relatée sous le no. II.

Sans les avoir triés au préalable, je recueille, à leur sortie des tranches du cormus, un certain nombre d'œufs à des stades les plus divers de l'embryogenèse. Je les emporte dans un cristalliseur contenant de l'eau de mer pure; puis, dans la chambre noire, je les rends lumineux à l'aide d'une trace d'ammoniaque et alors, au moyen de la pipette, je les trie suivant l'aspect que présente la distribution de leur zone lumineuse la plus intense. Ce triage fait, je contrôle à la lumière du jour et je constate qu'il ne laisse rien à désirer: les œufs que j'ai réunis dans le même lot appartiennent bien à la même étape de l'embryogenèse.

### Table des matières.

	page
Introduction . . . . .	775
Conclusions relatives à l'histoire des cellules du testa . . . . .	777
Méthodes de recherches . . . . .	780
§ 1. Origine et histogenèse des cellules du testa . . . . .	785
Historique . . . . .	785
Observations personnelles . . . . .	786
§ 2. Texture spécifique des cellules du testa et des cellules des organes lumineux . . . . .	788
I. Structure des organes lumineux . . . . .	788
II. Texture des cellules des organes lumineux et des cellules du testa . . . . .	792
A. Historique . . . . .	792
B. Observations personnelles . . . . .	795
§ 3. Répartition des cellules du testa aux diverses étapes de l'em- bryogenèse: origine et développement des organes lumineux des ascidiozoïdes primaires . . . . .	800
I. Historique . . . . .	800
II. Observations personnelles . . . . .	808
1ère étape de l'embryogenèse . . . . .	808
1. Segmentation de l'œuf . . . . .	808
2. Distribution des cellules du testa pendant la 1ère étape	810
2ème étape de l'embryogenèse . . . . .	815
1. Gastrulation: formation des deux feuillets germinatifs primordiaux . . . . .	815
2. Distribution des cellules du testa pendant la 2ème étape	819
3ème étape de l'embryogenèse . . . . .	820
1. Formation des organes du cyathozoïde . . . . .	820
A. Mésenchyme . . . . .	822
B. Pharynx . . . . .	823
C. Système nerveux central . . . . .	823
D. Organe cardio-péricardique . . . . .	825
E. Tubes péribranchiaux et invagination cloacale . . . . .	827

	page
2. Formation du stolon primaire; sa subdivision en les ébauches des 4 ascidiozoïdes et formation des organes de ces derniers jusqu'au moment où leur sac branchial est pourvu de 6 à 7 paires de stigmates branchiaux	829
3. Distribution des cellules du testa pendant la 3 <sup>ème</sup> étape.	834
4 <sup>ème</sup> étape de l'embryogenèse . . . . .	838
1. Développement ultérieur de la colonie tétrazoïde jusqu'à l'éclosion: formation de la cavité cloacale commune et du diaphragme . . . . .	838
2. Circulation des cellules du testa: formation des organes lumineux . . . . .	844
§ 4. Expériences établissant que les cellules du testa sont lumineuses tant dans l'œuf ovarien que pendant toute la durée de l'embryogenèse . . . . .	848

### Index bibliographique.

- HEIDER, K., 1893, Über die Bedeutung der Follikelzellen in der Embryonalentwicklung der Salpen, in: SB. Ges. nat. Fr. Berlin, 1893, No. 9, p. 232 à 242.
- , 1895, Beiträge zur Embryologie von *Salpa fusiformis* CUV. (6 pl.), in: Abh. Senckenbg. naturf. Ges., Vol. 18, p. 367, Frankfurt.
- HUXLEY, TH. H., 1851, On the anatomy and physiology of *Salpa* and *Pyrosoma* (2 pl.), in: Philos. transact., 1851, p. 567.
- , 1860, On the anatomy and development of *Pyrosoma*, in: Transact. Linn. Soc., 1860, Vol. 23, p. 193.
- JOLIET, L., 1888, Etudes anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum*, Paris.
- JULIN, CH., 1904, Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers. — Développement de l'appareil branchial, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76 (4), p. 544.
- , 1909, Les embryons de *Pyrosoma* sont phosphorescents: les cellules du testa (calymmocytes de SALENSKY) constituent les organes lumineux du cyathozoïde, in: CR. Soc. Biol., 16 janv. 1909, Vol. 66, p. 80.
- KEFERSTEIN, W. und E. EHLERS, 1861, Zoologische Beiträge gesammelt im Winter 1859—1860 in Neapel und Messina, p. 72, Leipzig.
- KOROTNEFF, A., 1893, Embryologie der *Salpa democratica* (mucronata) (1 pl.), in: Z. wiss. Zool., Vol. 59.
- , 1896<sub>1</sub>, Zur Embryologie von *Salpa cordiformis zonaria* und *musculosapunctata* (3 pl.), in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, Vol. 12, p. 331.
- , 1896<sub>2</sub>, Zur Embryologie von *Salpa runcinata fusiformis* (2 pl.), in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, p. 395.
- , 1899, Zur Embryologie von *Salpa maxima africana* (3 pl.), in: Z. wiss. Zool., Vol. 66, p. 625.



- KOROTNEFF, A., 1905, Zur Embryologie von *Pyrosoma* (3 pl.), in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 17, p. 295.
- KOWALEVSKY, A., 1868, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten. I. Entw. der *Pyrosoma*, in: Nachr. K. Ges. wiss. Georg-Augusts Univ. Göttingen, p. 401.
- , 1871, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien, in: Arch. mikr. Anat., Vol. 7, p. 103.
- , 1875, Ueber die Entwicklungsgeschichte der *Pyrosoma* (5 pl.), in: Arch. mikr. Anat., Vol. 11, p. 597.
- LEGROS, R., 1907, Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'*Amphioxus*, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 18, p. 440.
- LESUEUR, 1815, Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux recueillis dans la méditerranée près de Nice. Nouveau Bullet. des Sciences, juin 1813, p. 283 et mai 1815, p. 80, in: Journ. Phys., 1815, Soc. phil., Vol. 3, p. 281, fig. 2, Pl. 5.
- MEVES, F., 1907, Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion, in: Arch. mikr. Anat. Entw., Vol. 70, p. 417.
- , 1908, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, in: Arch. mikr. Anat. Entw., Vol. 72, p. 832.
- MEVES, F. und J. DUESBERG, 1908, Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.), in: Arch. mikr. Anat. Entw., Vol. 71, p. 573.
- MEYEN, 1834, Ueber das Leuchten des Meeres, in: Acta Acad. Leopoldino-Carolinae, Vol. 16, Suppl. et Arch. Naturg., Vol. 1, p. 310, 1835.
- NEUMANN, G., 1909—1911, BRONN's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Vol. 3, Suppl. 2. Abt.
- PANCERI, P., 1873, Gli organi luminosi e la luce dei Pirosoni e delle Foladi — 1872. Atti dell' accademia delle scienze fisiche e math. — Societa reale di Napoli, Vol. 5, No. 13 (2 pl.).
- PAVESI, P., 1872, Intorno alla circolazione del sangue nel *Pyrosoma*, studiata specialmente negli embrioni. — Societa reale di Napoli. — Rendiconto dell' acc. d. scienze fis. e math. (1 pl.).
- POLIMANTI, O., 1911, Über das Leuchten von *Pyrosoma elegans* LES., in: Ztschr. Biol., Vol. 55, p. 505.
- SALENSKY, W., 1876, Über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen (3 pl.), in: Z. wiss. Zool., Vol. 27, p. 179.
- , 1881, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen, in: Zool. Anz., Jg. 4, No. 97, p. 597 u. No. 98, p. 613.
- , 1883, *ibid.*, (12 pl.), in: Mitt. zool. Stat. Neapel, Vol. 4, p. 90 u. p. 327.
- , 1885, Folliculäre Knospung der Salpen und die Polyembryonie der Pflanzen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 5, No. 1, p. 6.
- , 1891—1892, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen

- (11 pl.), in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat, 1891, p. 424 u. Vol. 5, 1892, p. 1.
- SAVIGNY, S. C., 1816, Mémoires sur les animaux sans vertèbres, 2. partie, Paris.
- SEELIGER, O., 1889, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 23, 1889.
- , 1892, Ueber die erste Bildung des Zwitterapparates in den jungen Pyrosomenstöcken, in: Festschr. R. LEUCKART, 1892.
- , 1895, Die Pyrosomen der Plankton-Expedition, Kiel und Leipzig.
- VAN BENEDEN, ED. et CH. JULIN, 1884, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles, in: Arch. Biol., Vol. 5, p. 317.
- , 1886, Recherches sur la morphologie des Tuniciers, in: Arch. Biol., Vol. 6.
- VOGT, C., 1854, Sur les animaux nageants de la mer de Nice, in: Mém. Inst. national Genevois, Vol. 2.

## Explication des planches.

## Abréviations générales.

- bd* bande diapharyngienne et sinus diapharyngien  
*cc* cavité cardiaque du cyathozoïde  
*cl* cloaque de l'ascidiozoïde primaire  
*cl. st* cloison stoloniale du tube d'union  
*cp* organe cardio-péricardique du cyathozoïde  
*c. pér* cavité péricardique du cyathozoïde  
*cr* couche de revêtement (Deckschicht de SALENSKY)  
*ct* cellule du testa  
*f* épithélium folliculeux  
*h* organe hémopoïétique  
*ib* invagination buccale de l'ascidiozoïde primaire  
*ic* invagination cloacale du cyathozoïde  
*ld* lèvres dorsales du blastopore  
*m* endoderme des lèvres latérales et ventrale du blastopore (dans les Figs. 11, 11a—11f); mésenchyme (dans les autres figures)  
*m'* réseau des îlots de mésenchyme (Zellenzone) du cyathozoïde  
*mer* mérocyte  
*mr* ébauche d'un des muscles radiaires du diaphragme de la colonie  
*n* système nerveux central du cyathozoïde  
*nv* noyau vitellin  
*n. visc* nerf viscéral du cyathozoïde  
*ol* organe lumineux logé dans le sinus latéral  
*op* orifice péribranchial externe du cyathozoïde  
*ph* pharynx du cyathozoïde  
*pp* paroi postérieure du pharynx du cyathozoïde  
*s* protoplasme du syncytium vitellin  
*sd* sinus dorsal  
*sn* système nerveux central de l'ascidiozoïde primaire  
*tcp* tube cardio-péricardique droit  
*tp* tube péribranchial du cyathozoïde ou du stolon primaire  
*tp'* partie oblitérée du tube péribranchial du cyathozoïde  
*tp''* partie terminale du tube péribranchial du cyathozoïde  
*tu* tube d'union  
*vit* vitellus  
*zd* zone didermique  
*zm* zone monodermique  
*I, II, III, IV* 1er, 2ème, 3e et 4e ascidiozoïde primaire de la chaîne

## Planche 37.

Tous les œufs qui ont servi à faire les préparations représentées par les figures de cette planche ont été fixés par le sublimé acétique; les coupes (5  $\mu$ ) ont été colorées par l'hématoxyline ferrique et l'éosine; seul l'œuf entier (Fig. 9) a été coloré par le carmin boracique.

Fig. 1. Une cellule du testa d'un oocyte I arrivé au terme de la période d'accroissement. — 1500 diam.

Fig. 1a. Fragment du boyau intracytoplasmique de cette cellule, dessiné à un grossissement d'environ 3000 diam.

Fig. 2. Une cellule d'un organe lumineux d'un ascidiozoïde primaire d'une colonie tétrazoïde recueillie au moment de l'éclosion. — 1500 diam.

Fig. 2a. Fragment du boyau intracytoplasmique de cette cellule. — 3000 diam. environ.

Fig. 3. Une cellule d'un organe lumineux d'un ascidiozoïde adulte du cormus. — 1500 diam.

Fig. 3a. Fragment du boyau intracytoplasmique de cette cellule. — 3000 diam. environ.

Fig. 4. Une cellule d'un organe lumineux d'un ascidiozoïde secondaire adulte d'une tranche de cormus qui, soumise à l'expérience de luminescence provoquée, venait d'être lumineuse pendant 30 minutes au moment où elle a été fixée par les réactifs. — 1500 diam.

Fig. 4a. Fragment du boyau intracytoplasmique de cette cellule. — 3000 diam. environ.

Fig. 5a—c. Œuf segmenté en 4. J'ai représenté les deux blastomères résultant de la segmentation de l'un des deux premiers blastomères. Les coupes étant un peu obliques par rapport à la direction du sillon de segmentation, les noyaux des deux blastomères ne sont pas intéressés par la même coupe: l'un d'eux se voit sur la Fig. 5a; l'autre, sur la Fig. 5c. — La Fig. 5b montre le restant du fuseau (fibres unissantes) coupé à peu près longitudinalement. — 240 diam.

Entre la Fig. 5a et la Fig. 5b, de même qu'entre la Fig. 5b et la Fig. 5c une coupe de la série n'a pas été représentée.

Figs. 6a et 6b. Œuf segmenté: 36 blastomères, plus 6 mérocytes; le disque blastodermique est plan-convexe. Coupes perpendiculaires à la surface du disque. — 240 diam. La Fig. 6a passe vers le milieu et 6b près du bord périphérique du disque.

Fig. 7. Disque blastodermique plan-convexe: dans sa partie centrale, la plus épaisse, il présente 4 assises superposées de blastomères. Ce disque était formé par 128 blastomères; il y avait 7 mérocytes. — Coupe perpendiculaire à la surface du disque et passant vers son milieu. — 240 diam.

Fig. 8. Disque blastodermique biconvexe: dans sa partie centrale, la plus épaisse, il présente 8 assises superposées de blastomères. La période de segmentation est presque achevée. Coupe perpendiculaire à la surface du disque et passant vers son milieu. — 240 diam.

Fig. 9. Figure d'ensemble d'un œuf arrivé au dernier terme de la période de segmentation: le disque blastodermique, biconvexe, est vu de profil, c'est-à-dire perpendiculairement à sa surface. Dans sa partie centrale, la plus épaisse, il présente 10 assises superposées de blastomères. — 120 diamètres.

### Planche 38.

Les œufs qui ont servi à faire les préparations que représentent les Figs. 10a, 12a, 12b et 12c ont été fixés par le mélange chromo-osmo-acétique (formule de MEVES); ceux qui ont servi à faire les préparations que représentent les autres figures ont été fixés par le sublimé acétique. Dans l'un comme dans l'autre cas, les coupes figurées ont été colorées par l'hématoxyline ferrique et l'éosine.

Fig. 10a. Coupe médiane et sagittale d'un embryon (gastrula) semblable à celui que montre, *in toto*, la Fig. 10, Pl. 40. — 360 diamètres.

Figs. 11a—f. Coupes sagittales mais un peu obliques intéressant l'embryon et la zone limitrophe d'un œuf semblable à celui que montre, *in toto*, la Fig. 11, Pl. 40. — 300 diam. Ces coupes passent respectivement par les lignes ponctuées *aa*, *bb*, *cc*, *dd*, *ee*, *ff* de cette Fig. 11, Pl. 40.

Figs. 12a—c. Coupes intéressant l'embryon et la zone limitrophe d'un œuf semblable à celui que montre, *in toto*, la Fig. 12, Pl. 40. — 180 diam.

Les coupes 12a et 12b sont sagittales: 12a passe par le plan médian; 12b est latérale et intéresse l'un des tubes péribranchiaux dans toute sa longueur. La Fig. 12c est une coupe transversale intéressant les deux tubes péribranchiaux: elle passe à peu près par le milieu de la longueur de l'embryon.

Figs. 15a—c. Fragments de coupes d'un œuf semblable à celui que représente, *in toto*, la Fig. 15, Pl. 40. — 90 diamètres.

Cet œuf était coupé frontalement. La Fig. 15a montre l'organe cardio-péricardique du cyathozoïde coupé au voisinage de l'orifice distal ou ventral de la cavité cardiaque (*cc*) et de l'extrémité ventrale du pharynx (*ph*). La Fig. 15b montre la cavité cloacale (*lc*) du cyathozoïde coupée frontalement, ainsi que la coupe transversale du tube d'union (*tu*) qui rattache le 2ème au 3ème ascidiozoïde primaire. La Fig. 15c montre le 3ème ascidiozoïde primaire (III) coupé obliquement; la coupe intéresse l'un de ses organes lumineux (*ol*).

Ces figures sont destinées à démontrer qu'à ce stade les cellules du testa (*ct*) circulent dans tous les espaces et sinus sanguins et s'accumulent dans les sinus latéraux pour former les organes lumineux (*ol*) des ascidiozoïdes primaires.



## Planche 39.

Fixation par le sublimé acétique. — Coloration par l'hématoxyliue ferrique et l'éosine.

Fig. 13a. Coupe transversale d'un œuf du même stade que celui représenté par la Fig. 13, Pl. 40. La coupe passe par la partie initiale ou proximale du stolon primaire. — 180 diam.

Fig. 14a. Coupe frontale d'un œuf à peu près du même stade que celui représenté par la Fig. 14, Pl. 40. Le cyathozoïde est coupé transversalement mais obliquement dans sa région ventrale. Les 3 derniers ascidiozoïdes de la chaîne, qui siègent sur la face latérale gauche de l'œuf, sont coupés à peu près sagittalement. — 90 diam.

## Planche 40.

Fixation par le sublimé acétique. Coloration par le carmin boracique.

Fig. 10. Vue d'ensemble, par le pôle animal de l'œuf, du blastoderme, quand la gastrulation est achevée. — 180 diam. — Les cellules du testa n'ont pas été représentées.

Fig. 11. Vue d'ensemble d'un œuf, examiné par son pôle animal et montrant dans l'embryon les ébauches des premiers organes du cyathozoïde: le pharynx, dont la paroi postérieure (*pp*) commence à se former; le système nerveux central (*n*) et l'organe cardio-péricardique (*cp*). L'endoderme (*m*) des lèvres latérales et ventrale du blastopore ne s'est pas encore transformé en mésenchyme. — 120 diam. Les cellules du testa sont figurées: elles sont surtout accumulées dans l'arc ventral de l'anneau pérblastodermique.

Fig. 12. Vue d'ensemble d'un œuf, examiné par son pôle animal et montrant, dans l'embryon, outre les organes que je viens de citer, les deux tubes péribranchiaux (*tp*). Le mésenchyme est formé et ses cellules sont, en partie, mêlées aux cellules du testa. Les cellules du testa sont surtout accumulées suivant l'anneau pérblastodermique. — 120 diam.

Fig. 13. Vue d'ensemble d'un œuf, dont le cyathozoïde a formé son stolon primaire: ce dernier est encore indivis. — 120 diam. La zone équatoriale des cellules du testa est en voie de formation.

Fig. 14. Jeune colonie tétrazoïde dont les ascidiozoïdes primaires sont pourvus de 3 paires de stigmates branchiaux. L'œuf est vu de profil, par sa face latérale droite. — 90 diam. La zone équatoriale des cellules du testa est complètement formée.

Fig. 15. Colonie tétrazoïde du début de la 4ème étape de l'embryogenèse: la chaîne des ascidiozoïdes primaires décrit un demi-tour de spire autour de la moitié gauche de l'équateur de l'œuf. Les ascidiozoïdes primaires sont pourvus de 9 paires de stigmates branchiaux sans barres longitudinales. L'œuf est vu de profil, par sa face latérale gauche. — 90 diam.

Les cellules du testa sont charriées dans le courant sanguin; elles ont commencé à s'accumuler dans les sinus latéraux pour constituer les ébauches des organes lumineux (*ol*) des ascidiozoïdes primaires.

Planche 41.

Fixation par la sublimé acétique. — Coloration par le carmin boracique.

Fig. 16. Colonie tétrazoïde, dont la chaîne des ascidiozoïdes primaires forme les  $\frac{3}{4}$  d'une couronne autour de la région polaire du pôle végétatif de l'œuf. Les ascidiozoïdes sont pourvus de 10 paires de stigmates branchiaux et de 4 barres longitudinales. — 60 diam. L'œuf est vu à peu près de profil, par sa face latérale droite.

Fig. 17. Colonie tétrazoïde dont la chaîne des ascidiozoïdes primaires forme une couronne complète autour de l'hémisphère végétatif de l'œuf et du cyathozoïde. Les ascidiozoïdes sont pourvus de 12 paires de stigmates branchiaux avec 8 barres longitudinales. — 60 diam. L'œuf est vu à peu près par le plan médian de la colonie.

Les cellules du testa ont cessé de circuler: elles sont toutes accumulées dans les sinus péripharyngiens ou péricoronaux, où elles constituent les organes lumineux définitifs (*ol*) des ascidiozoïdes primaires.

---

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.



Fig. 2.

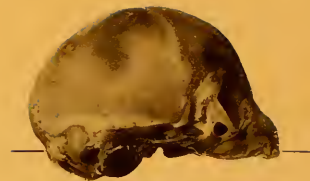


Fig. 4.

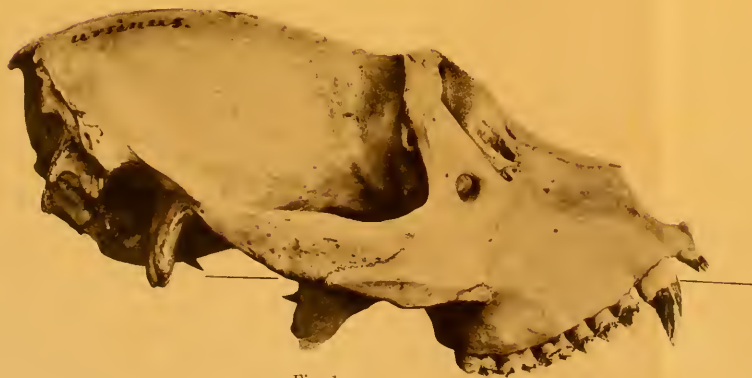


Fig. 1.

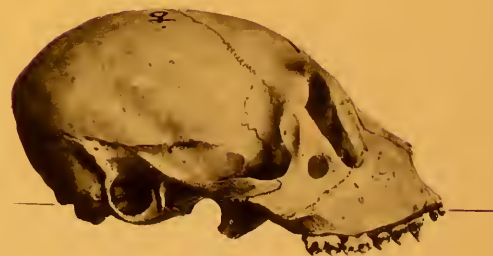


Fig. 3.







Fig. 6.

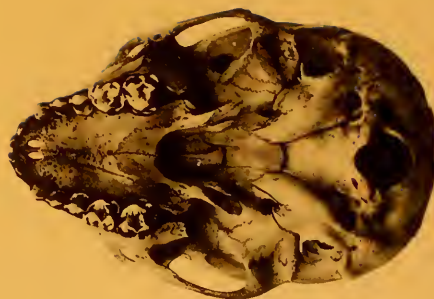


Fig. 7.



Fig. 5.

Leche.



Fig. 8.

Lithdruck der Hofkunstanstalt von Martin Rommel & Co., Stuttgart.





Fig. 11.

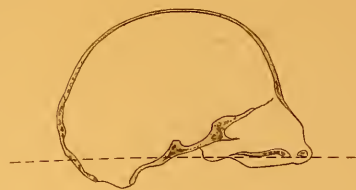


Fig. 12.



Fig. 10.

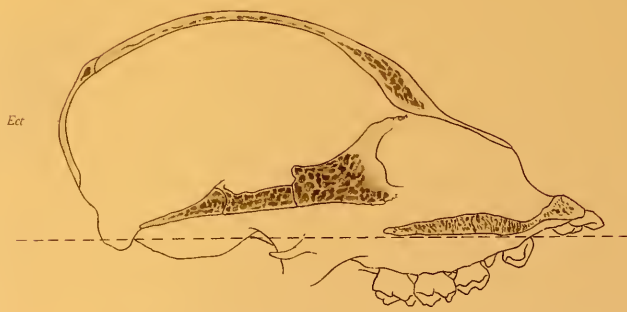


Fig. 14.

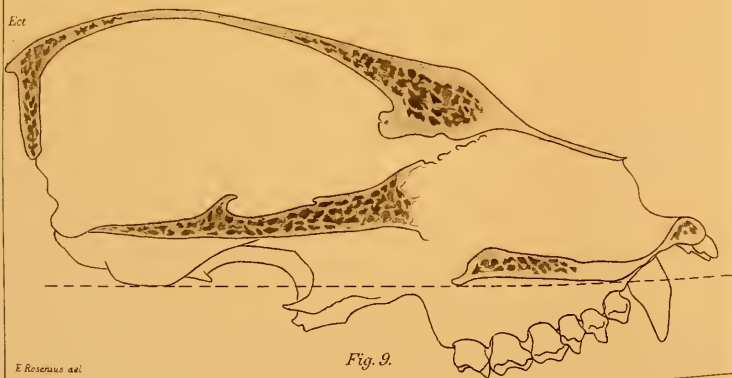


Fig. 9.

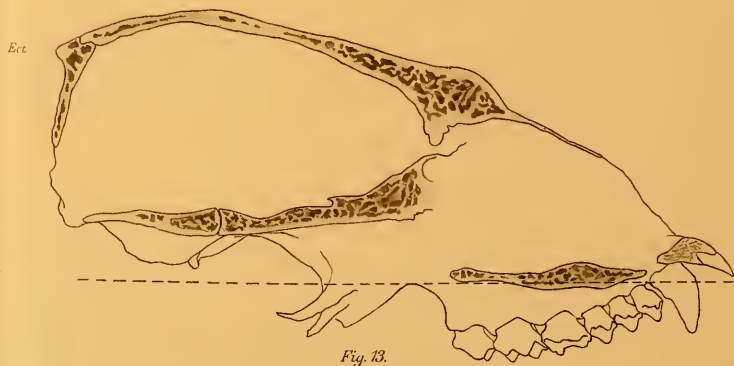


Fig. 13.

E. Rosenau del.

Lecne

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. K. Wessner Jena





Fig. 24.



Fig. 21.



Fig. 18.



Fig. 15.



Fig. 25.



Fig. 22.

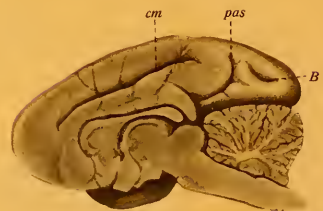


Fig. 19.



Fig. 16.



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 23.

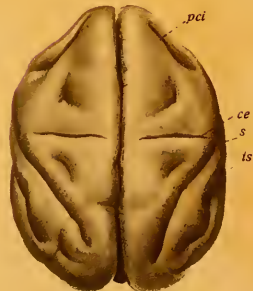


Fig. 20.

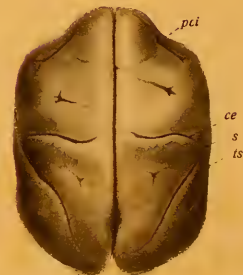


Fig. 17.







Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 18.



Fig. 19.

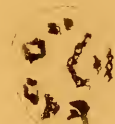


Fig. 21.



Fig. 20.



Fig. 5.



Fig. 6.



a.



b.

Fig. 7.



Fig. 22.

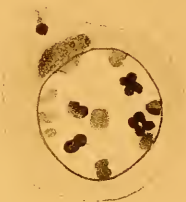


Fig. 23.

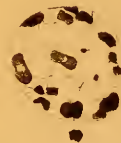


Fig. 24.



Fig. 28.



Fig. 8.



Fig. 9.



a.



b.

Fig. 10.



Fig. 25.

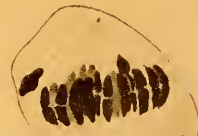


Fig. 26.



Fig. 29.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.

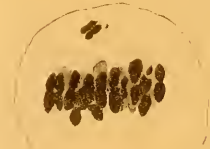


Fig. 27.



Fig. 30.

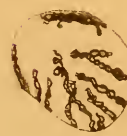


Fig. 14.



Fig. 15.

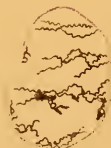


Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 31.

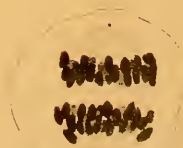
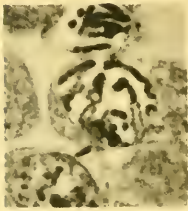


Fig. 32.

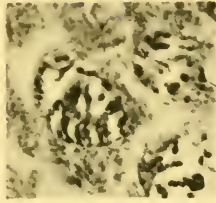


Fig. 33.

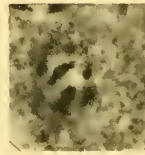




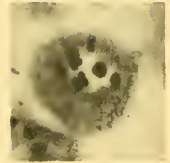
34.



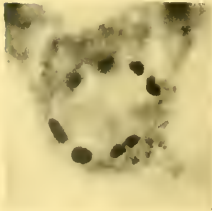
35.



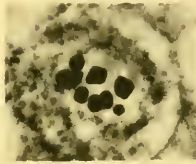
36.



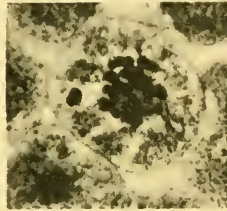
37.



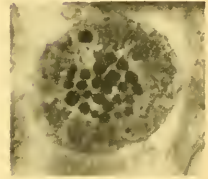
38.



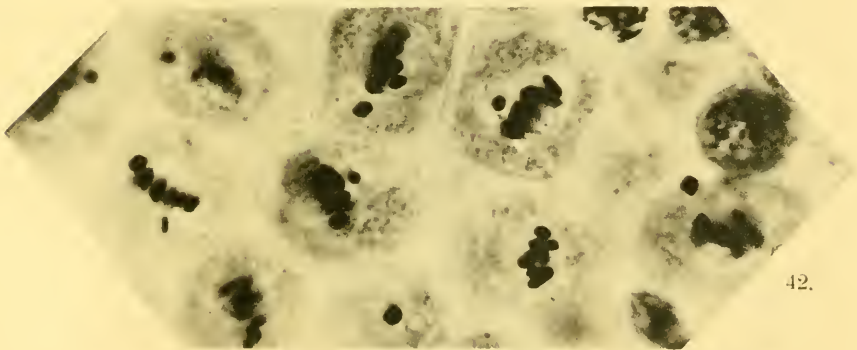
39.



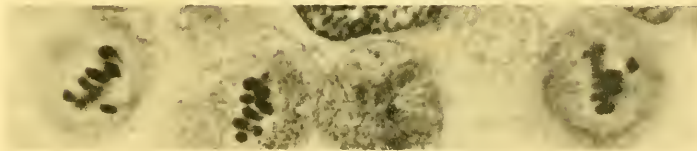
40.



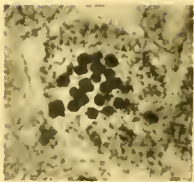
41.



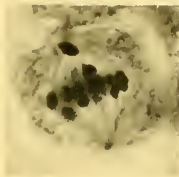
42.



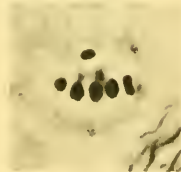
43.



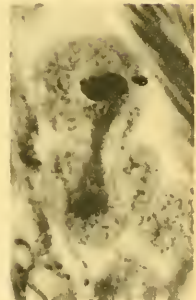
44.



45.



46.



47.

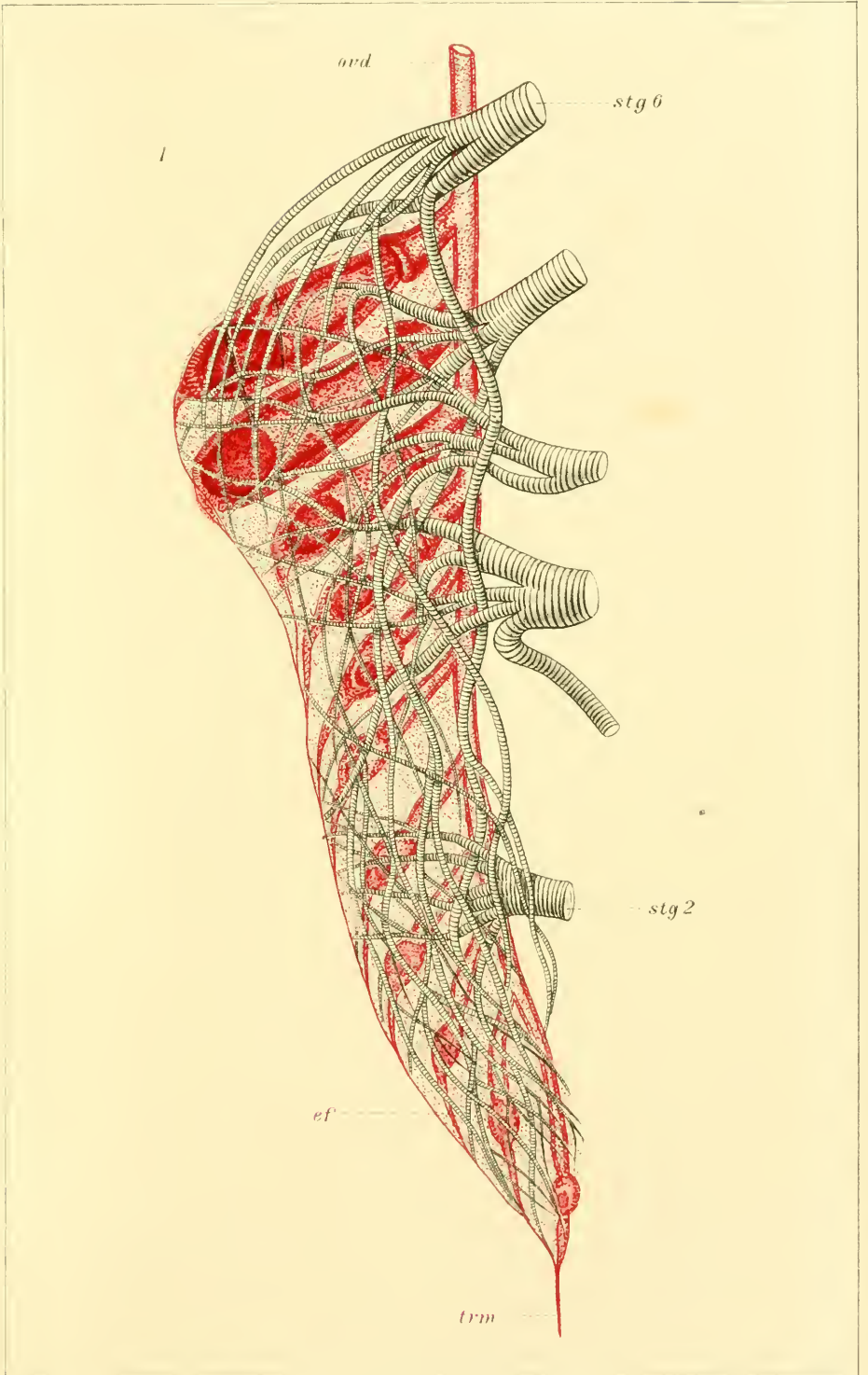
Demoll.

Lichtdruck der Hofkunstanstalt von Martin Rommel & Co., Stuttgart.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.









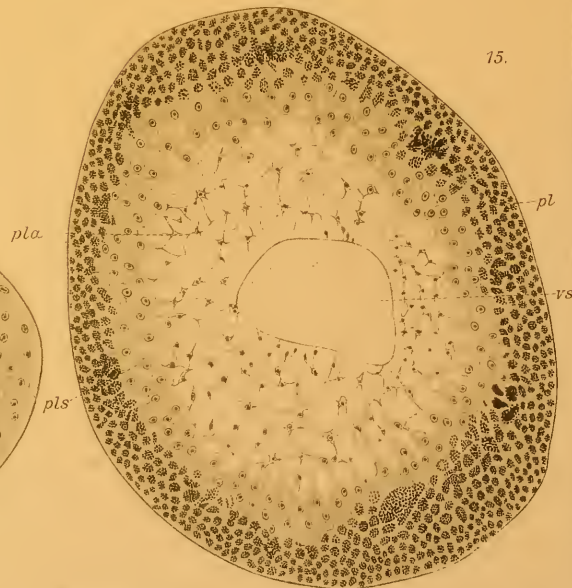
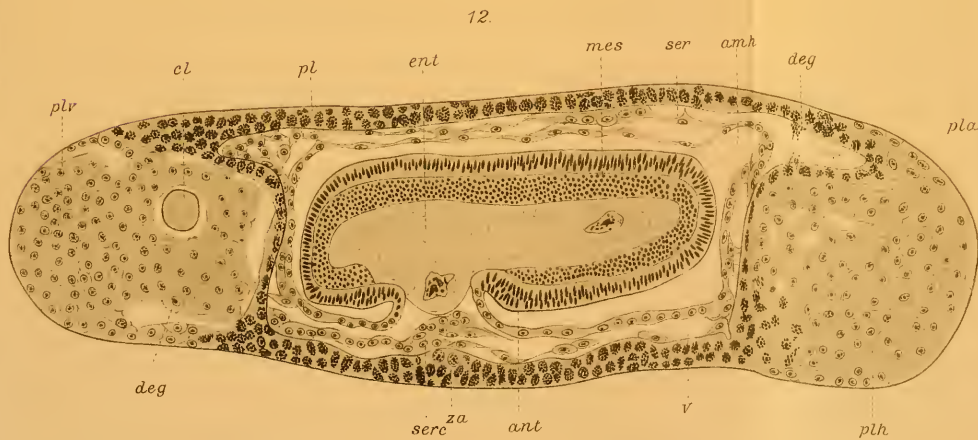
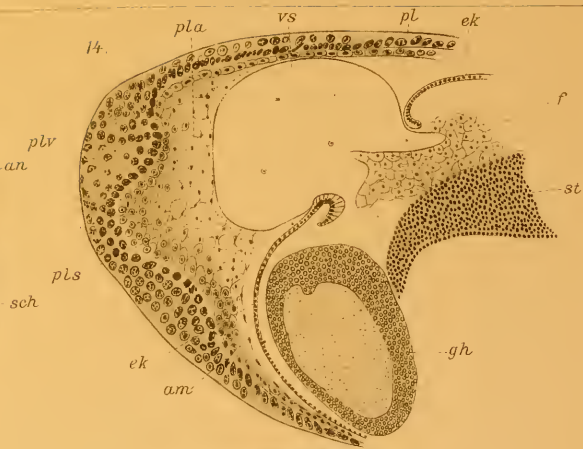




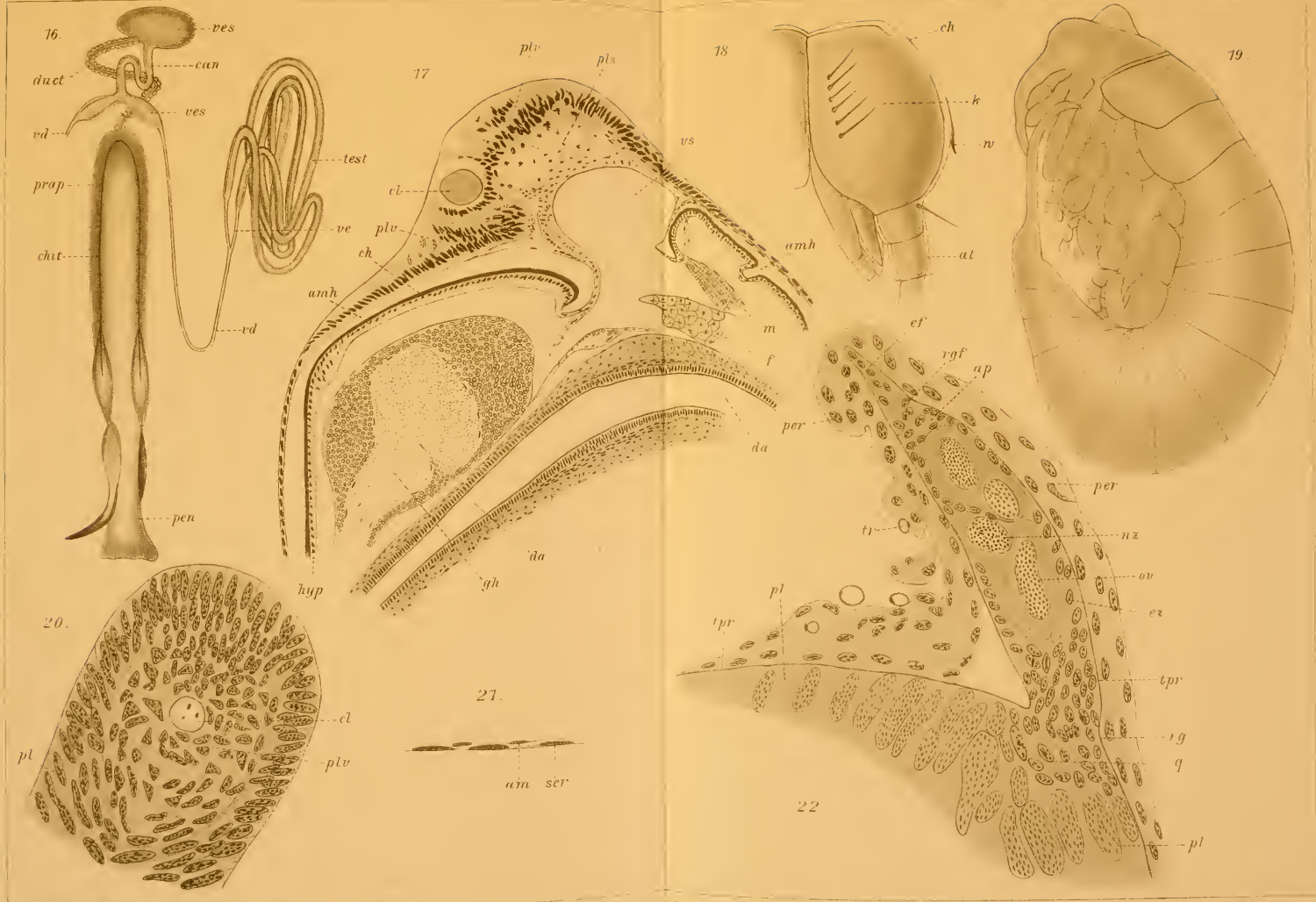






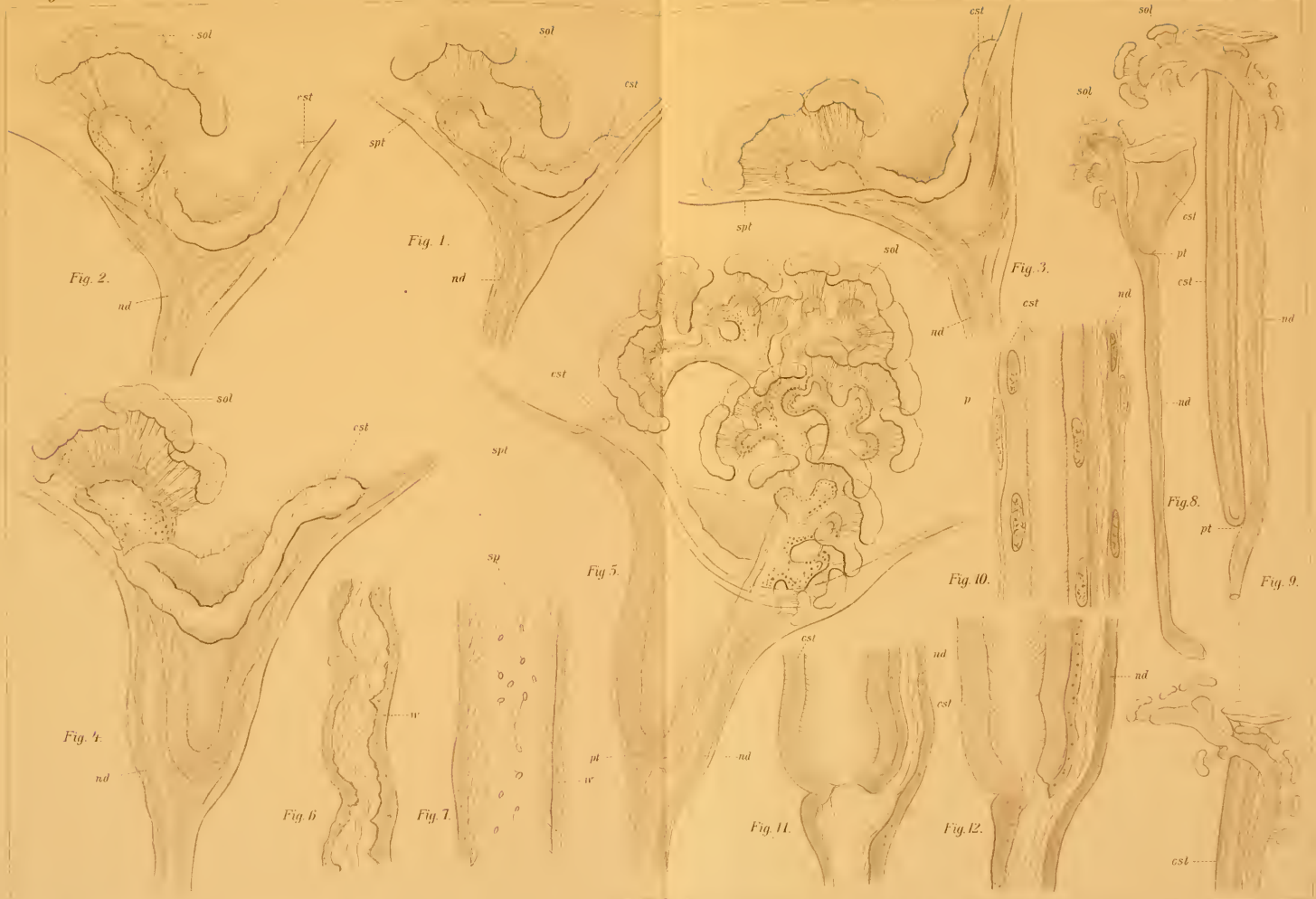
















W. J. Schmidt gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

E. Weise, Lith., Jena.









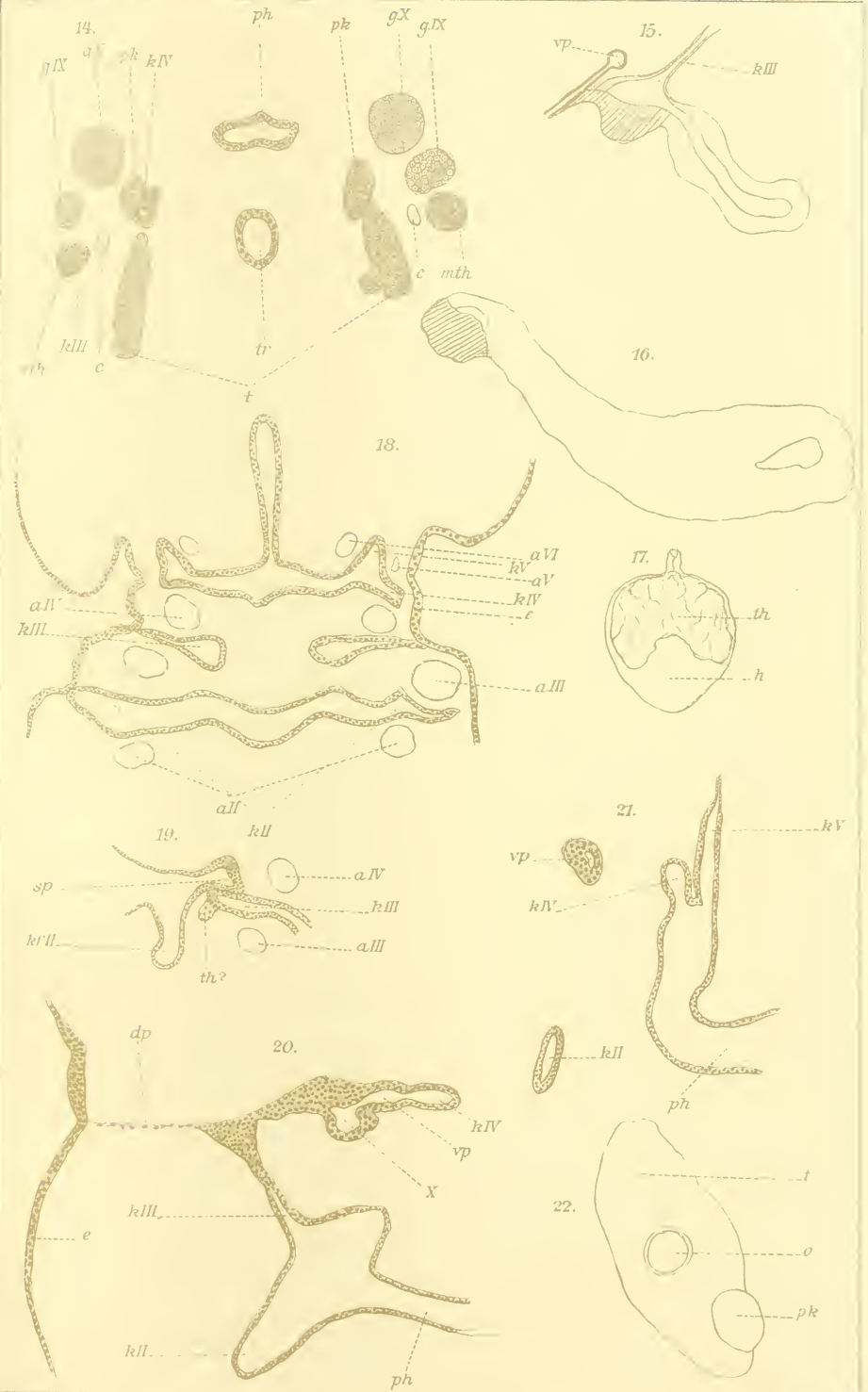






Fig. 1a. ♂<sub>1</sub>



Fig. 1b. ♂<sub>1</sub>

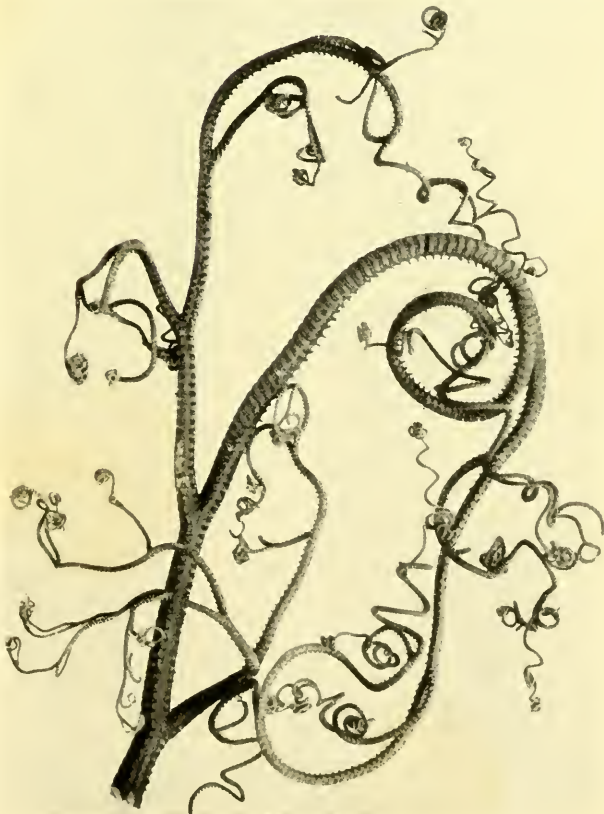


Fig. 2. ♂<sub>1</sub>







Fig. 3.  $\frac{3}{4}$



Fig. 4.  $\frac{1}{4}$



Fig. 5.  $\frac{1}{4}$



Fig. 6.  $\frac{1}{4}$



Fig. 7.  $\frac{1}{4}$





Fig. 9.  $\frac{1}{2}$



Fig. 8.  $\frac{2}{1}$

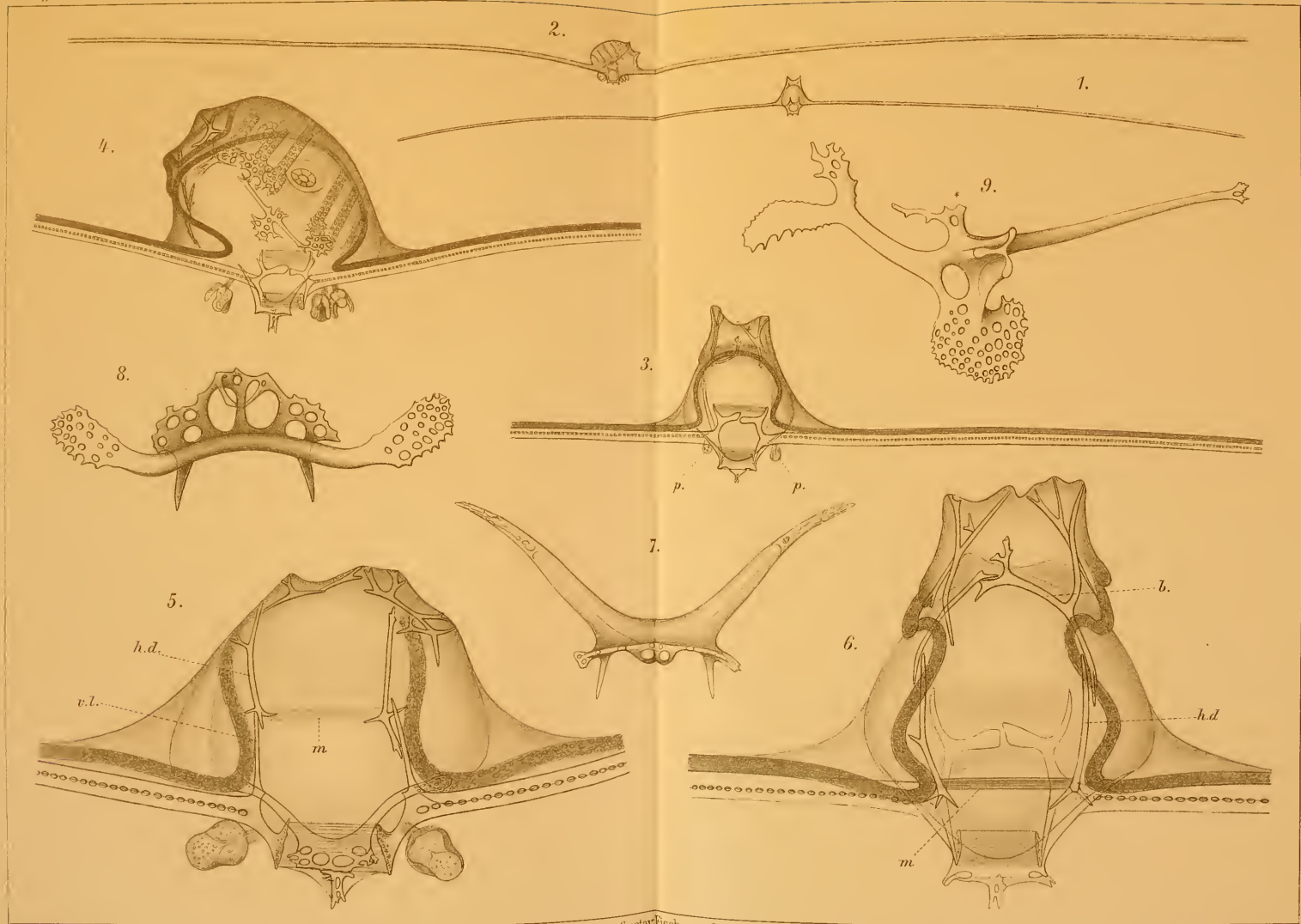


Fig. 10.  $\frac{1}{4}$



Fig. 11.  $\frac{1}{4}$





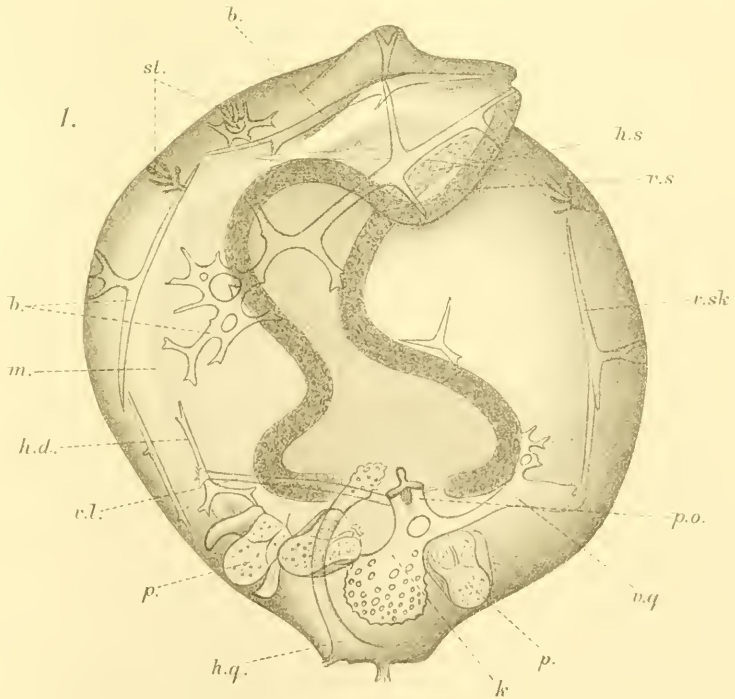
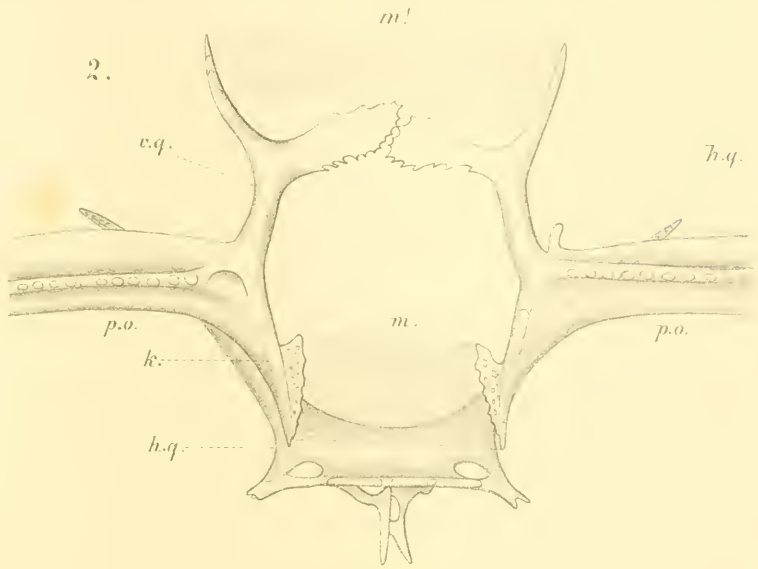
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

*Echinopluteus* v. *Echinometra lucunter* (L.)?

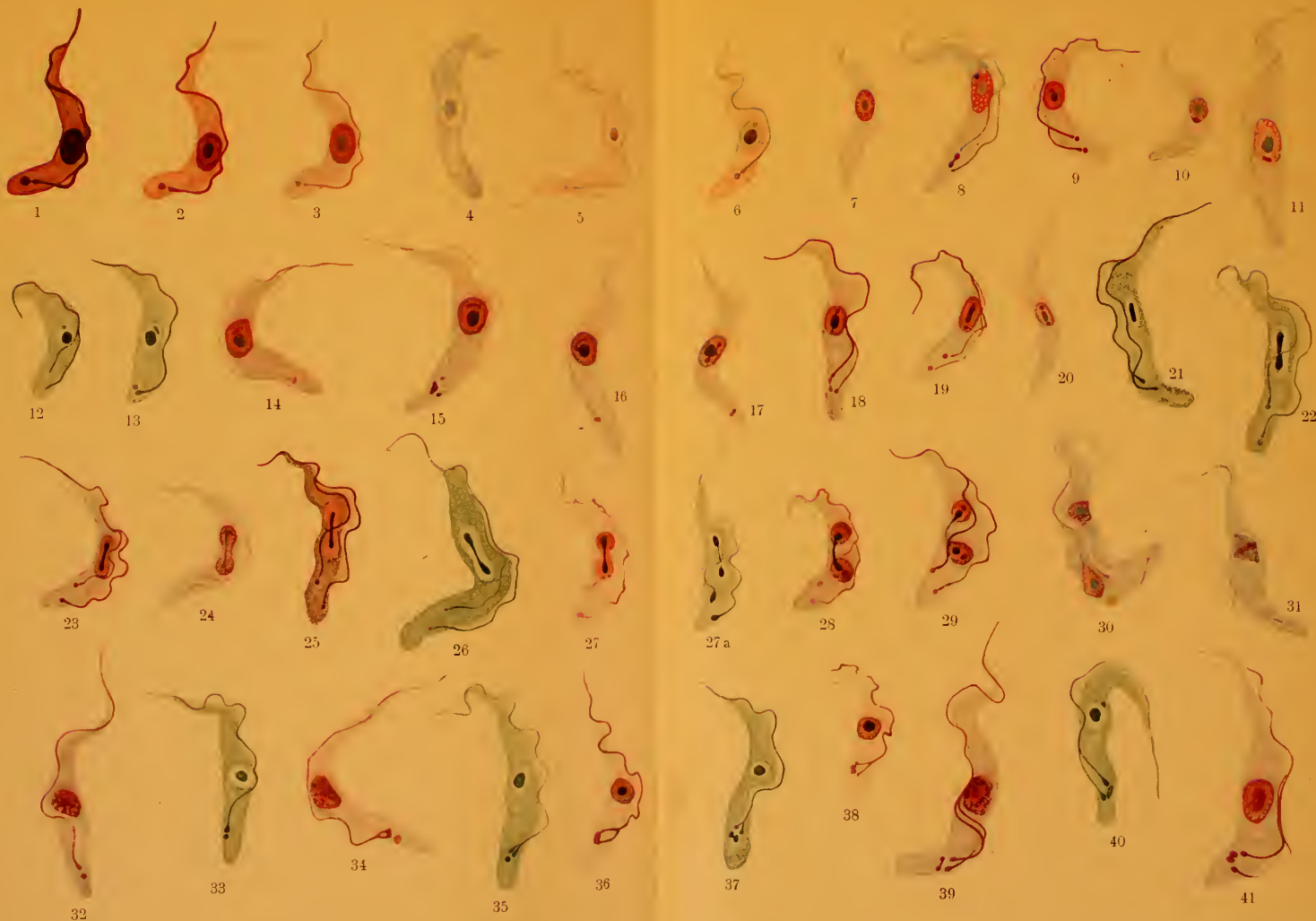
Lith. Anst. v. A. Fricke Leipzig.





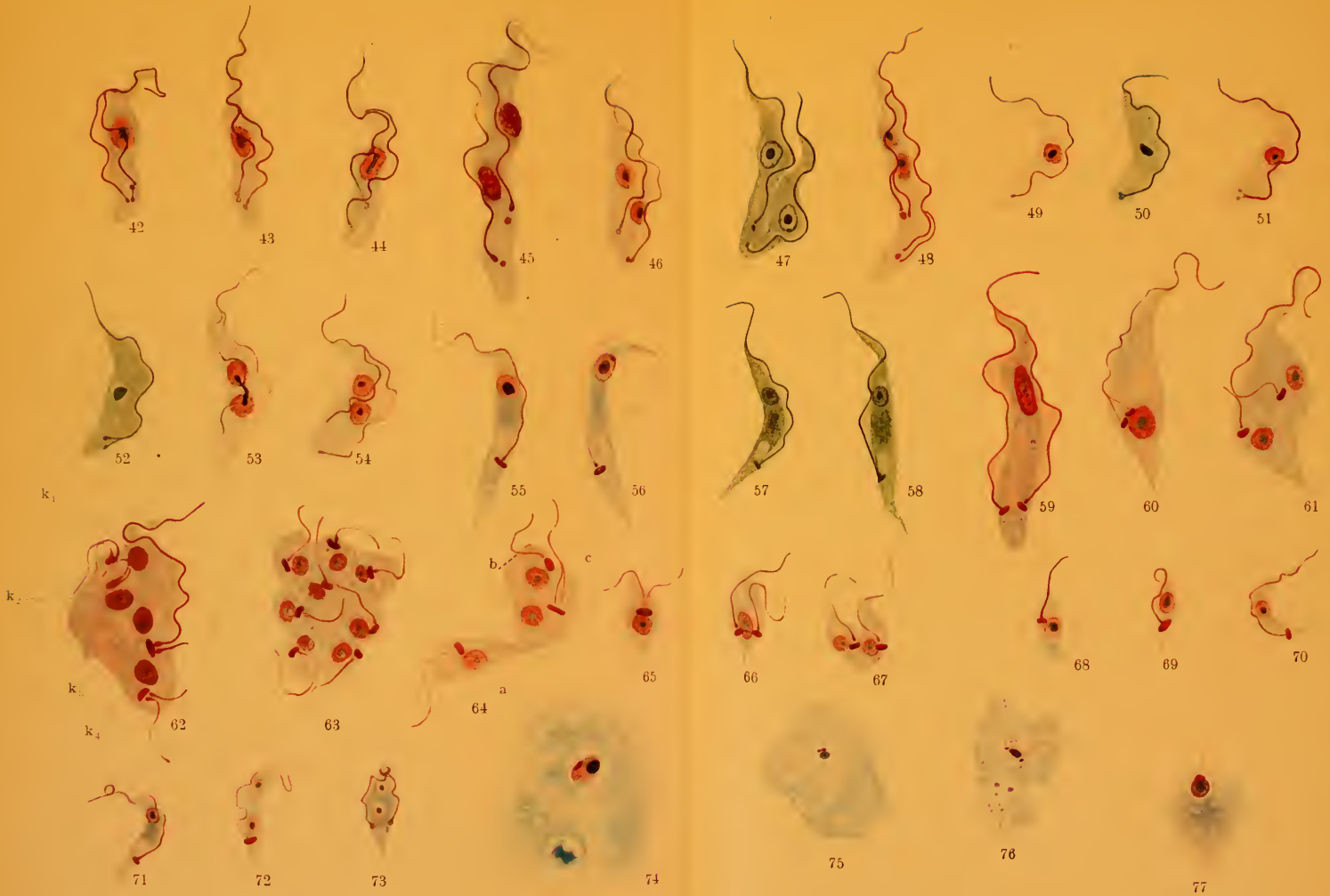








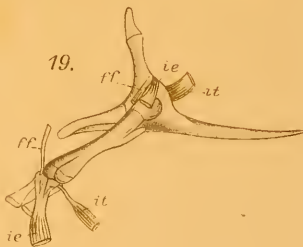
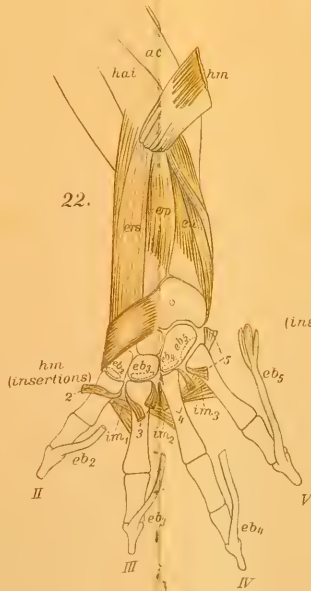
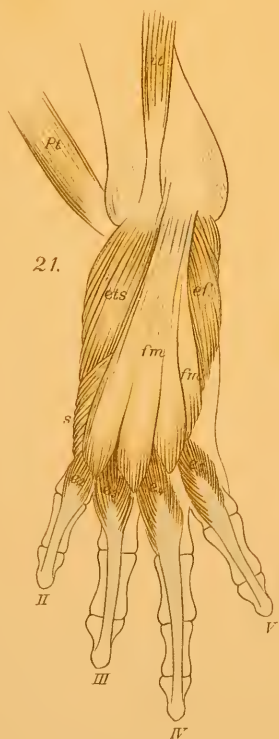
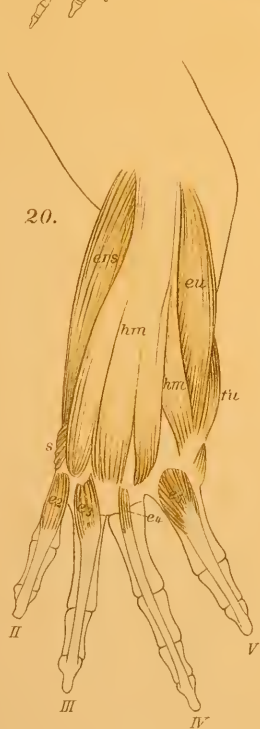
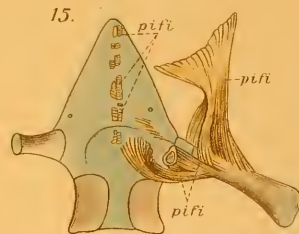
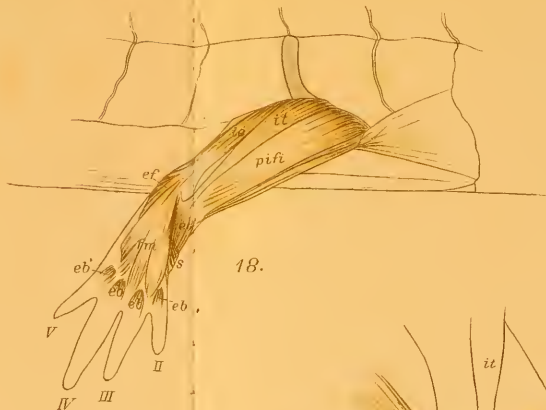
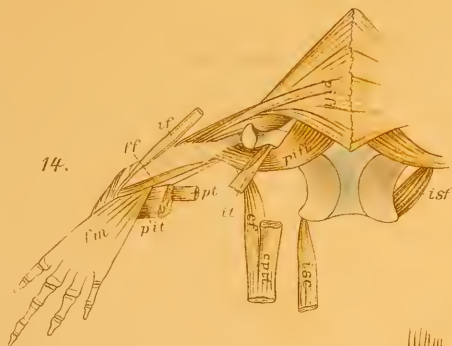








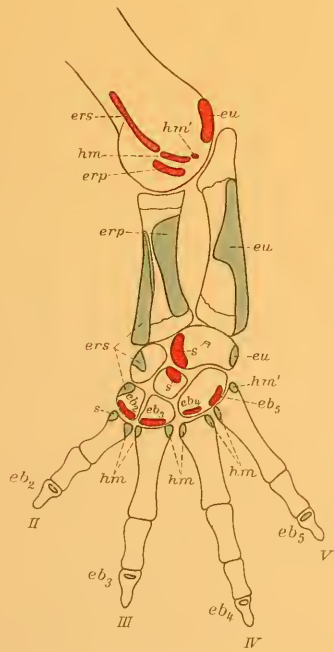




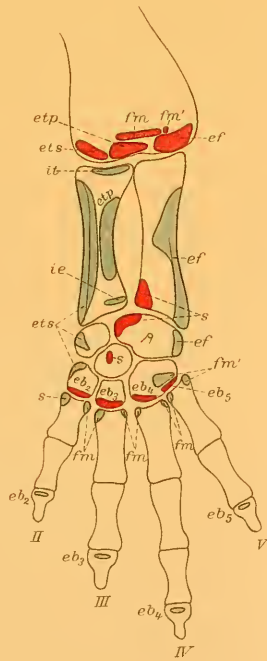




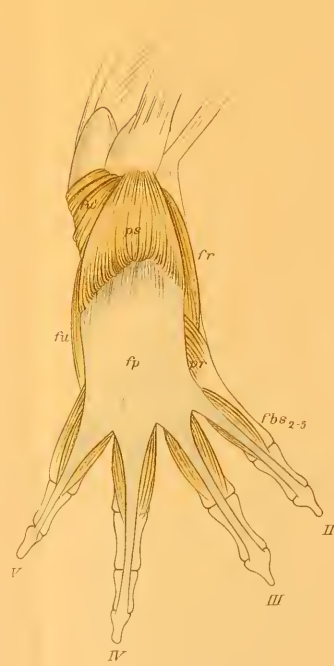
24.



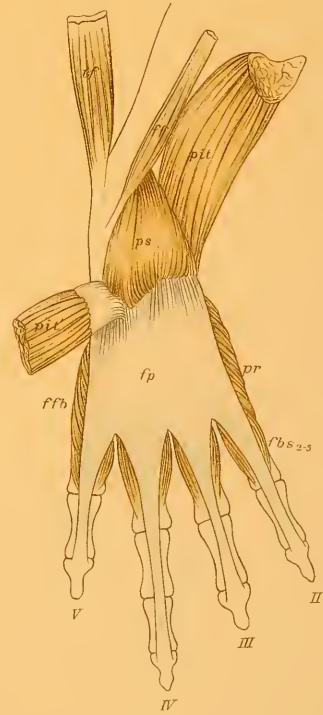
25.



26.



27.

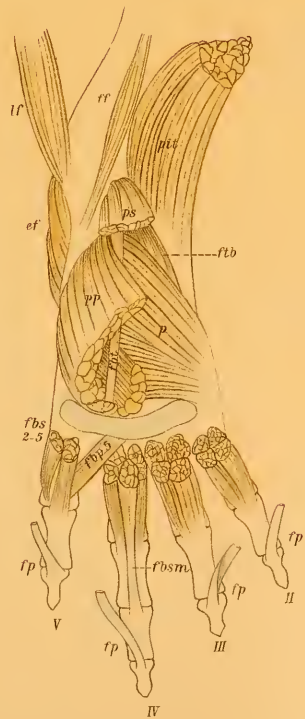




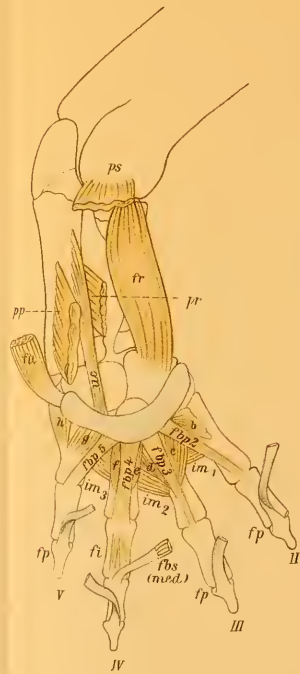
28.



29.



30.



31.

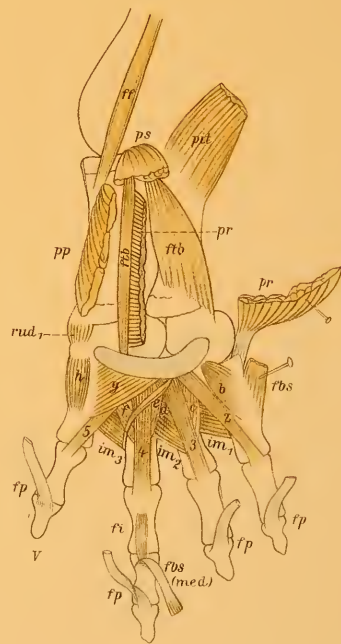










Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3

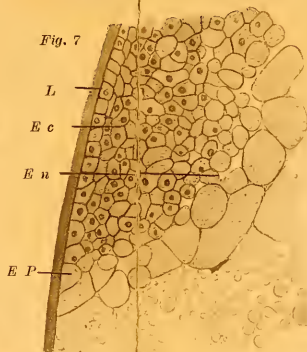


Fig. 4



A. Brachet.

Fig. 7



Bl. r

E P

Fig. 8



L

E c

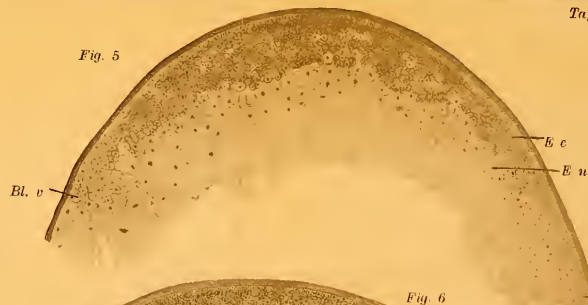
H

A

Bl. r

E P

Fig. 5

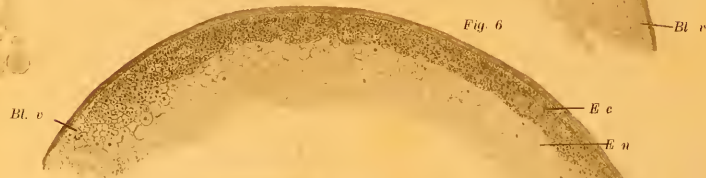


Bl. v

E c

E u

Fig. 6

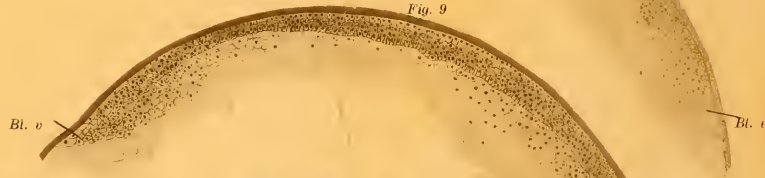


Bl. v

E c

E u

Fig. 9



Bl. v

Bl. r

Fig. 10



E c

E u

L

H

A

Bl. r

E c

E u

H

Bl. r





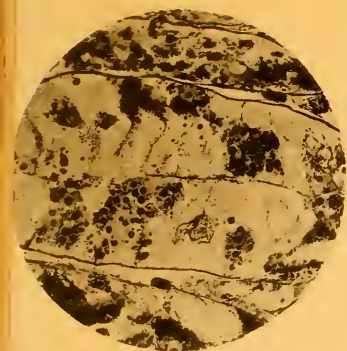
Völker, Mainz, phot. Schmidtgen.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

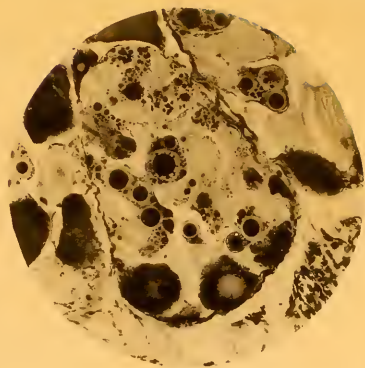
Lithdruck der Hofkunstanstalt von Martin Kommler & Co., Stuttgart.



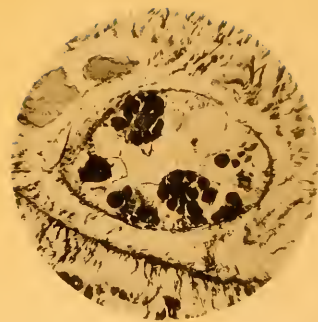




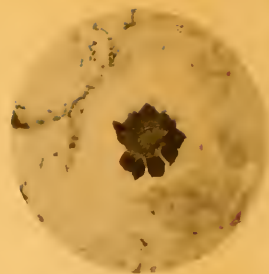
1



2



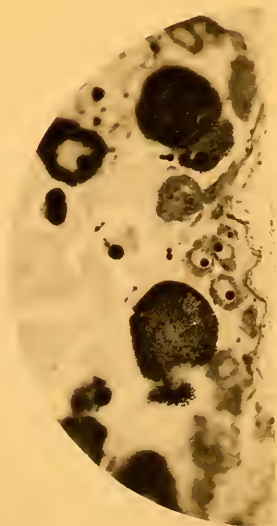
5



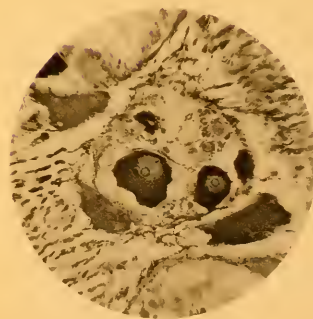
6



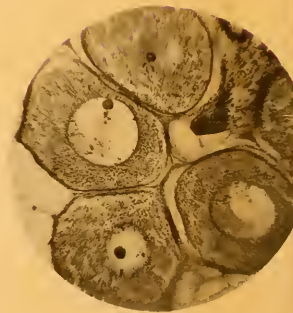
3



4



7



8

Maser.

! B. Obernetter, München, reprodu.



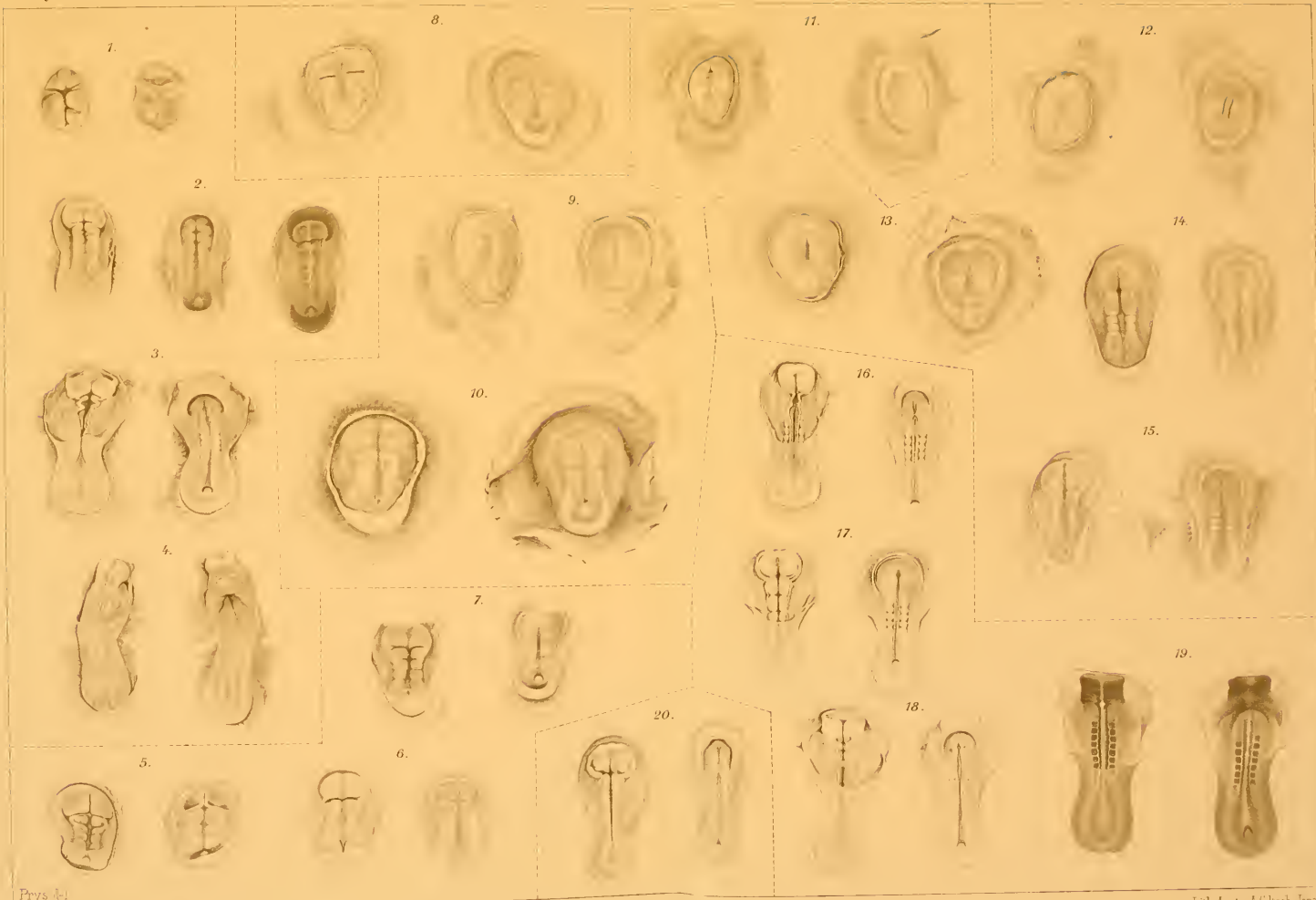












Präp. 4-1

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Gutsch. Jena.











Phys. del.

Hübner

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. A. Giltisch, Jena

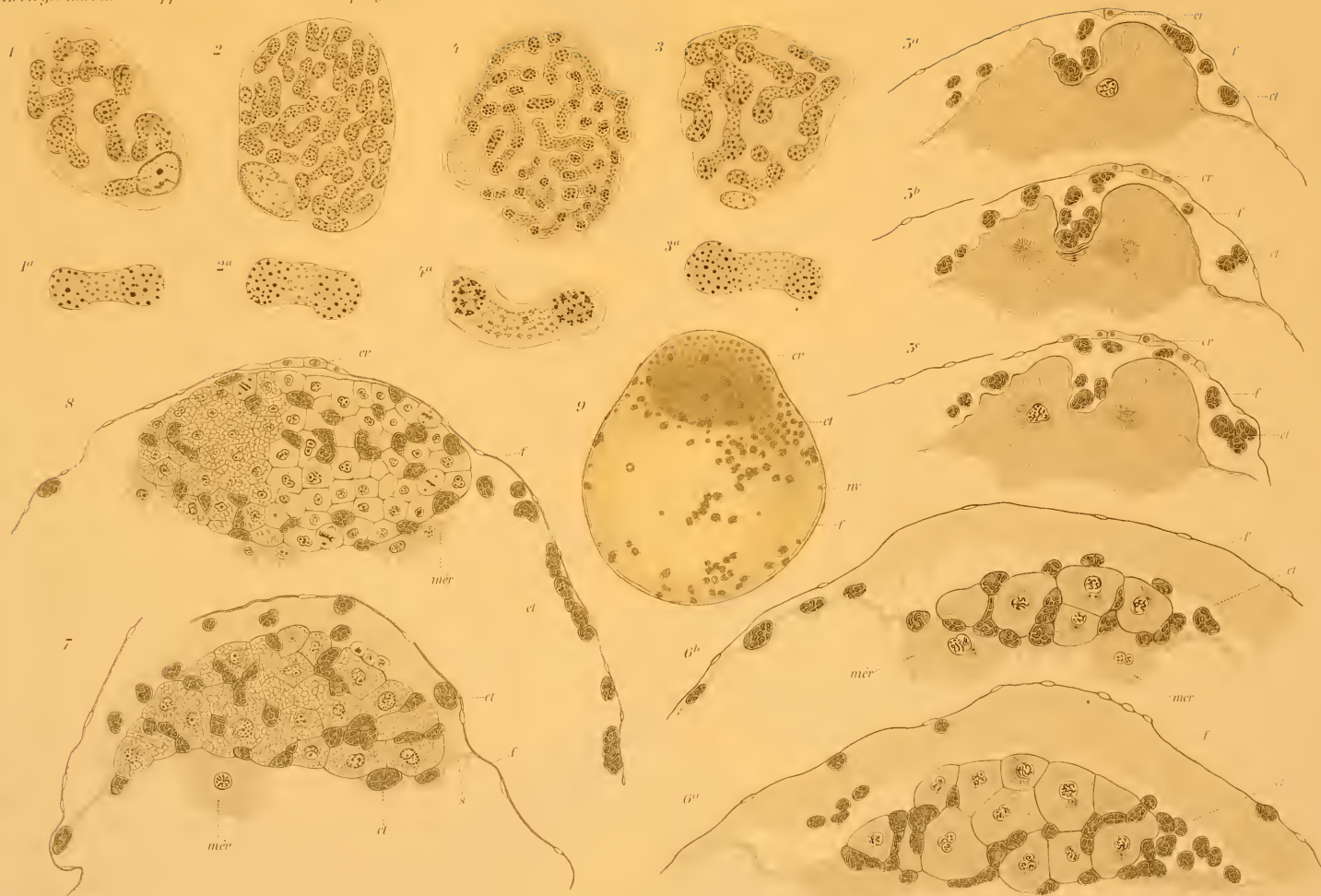














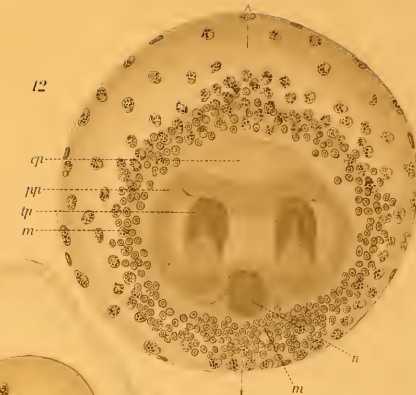
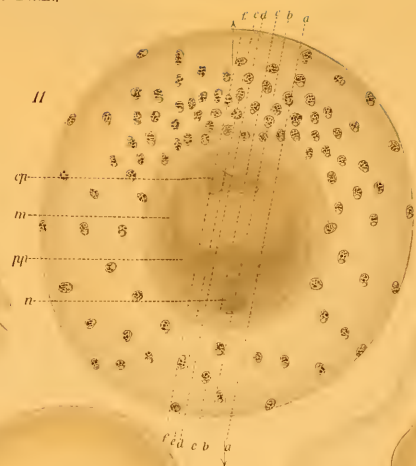
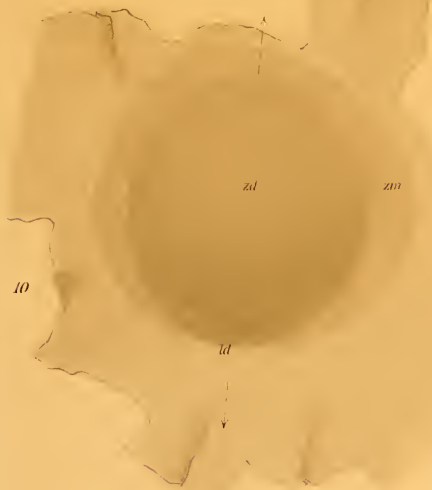
























MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 02853

