



ANATOMISCHER ANZEIGER

CENTRALBLATT

FÜR DIE

GESAMTE WISSENSCHAFTLICHE ANATOMIE

AMTLICHES ORGAN DER ANATOMISCHEN GESELLSCHAFT

HERAUSGEGEBEN

VON

DR. H. VON EGGELING

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

52. BAND

MIT 207 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1919—1920

Inhaltsverzeichnis zum 52. Band, Nr. 1—24.

I. Aufsätze.

- Adloff, Zur Ontogenie des Elefantengebisses. S. 534—540.
- Agduhr, Erik, Über die plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern. Mit 6 Abbildungen. S. 273—291.
- Aichel, Otto, Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform. I. Flossenstachelzähne und Kieferzähne. S. 81—90. — II. Die Rostralzähne der Sägefische und das Prinzip der funktionellen Anpassung. S. 145—152. — III. Funktionelle Anpassung und Entstehung der Zahnform. S. 193—206. — IV. Teleologische Betrachtungsweise des Problems. S. 207—213. — V. Deszendenztheoretisches und die Entstehung der Zahnform. S. 241—260. — VI. „Nicht die Nahrung beeinflusst die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung.“ S. 417—439.
- Ballowitz, E., Zur Kenntnis des Peritonäalpigments bei Knochenfischen. Mit 10 Abbildungen. S. 405—410.
- Berenberg-Gossler †, Herbert von, Das Problem des Todes. Ein Fragment. Eingeleitet von FRANZ KEIBEL. S. 97—115.
- Broman, Ivar, Über bisher unbekannt quergestreifte Muskeln im harten Gaumen der Säugetiere. Mit 5 Abbildungen. S. 1—15.
- Budde, Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Hypoglossusbahn. Mit 2 Abbildungen. S. 158—160.
- Dehoff, E., Über den arteriellen Zufluß des Kapillarsystems in der Nierenrinde. Mit einer Abbildung. S. 129—131.
- Eggeling, H. v., Berichtigung, Zur Phylogenie der Schenkelporen. S. 190.
- Forster, A., Zur Morphogenese des Epicanthus und der Faltenbildungen der Haut in der Nasenwurzelgegend. Mit 2 Abbildungen. S. 49—63.

16327

- Fuchs, Hugo, Über die Verknöcherung des Innenskeletts am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. Mit 24 Abbildungen. S. 353—389, S. 449—479.
- Häggqvist, Gösta, Über die querstreifigen Myofibrillen beim Frosche. Mit 5 Abbildungen. S. 389—404.
- Heidenhain, Martin, Neue Grundlegungen zur Morphologie der Speicheldrüsen. Mit 8 Abbildungen. S. 305—331.
- Herwerden, A. van, Die Fixierung eines Blutpräparates während der amöboiden Bewegung von Leukocyten und Thrombocyten. Mit einer Abbildung. S. 301—304.
- Jacobi, Arnold, Die Nase des Elchs (*Alce alces* L.). Mit 5 Abbildungen. S. 41—46.
- Jonge Cohen, Th. de, Ein Beitrag zur Morphogenese des „Dens in Dente“. Mit einer Tafel. S. 153—157.
- Marcus, H., Über die Struktur und die Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen. Mit 6 Abbildungen. S. 410—416.
- Öhngren, Siri, Über die sog. Episternalbildungen bei den Säugtieren. Mit 20 Abbildungen. S. 161—187.
- Petersen, Hans, Freiläufige Verbände. Mit 16 Abbildungen. S. 16—35.
- Peyer, B., Die Flossenstacheln der Welse. S. 63—64.
- Rauther, M., Notiz über das Integument von *Balistes*. Mit 4 Abbildungen. S. 214—218.
- Roth, Fritz, Über den Bau und die Entwicklung des Hautpanzers von *Gasterosteus aculeatus*. Mit 22 Abbildungen. S. 513—534.
- Sankott, Alfons M., Über eine neue Varietät der Art. *radialis*. Mit 6 Abbildungen. S. 502—511.
- Schmidt, W. J., Sind die Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Haut bei *Rana* ektodermalen Ursprungs? Mit 8 Abbildungen. S. 115—129.
- Schumacher, Siegmund v., Über eine fetale Fellzeichnung beim Feldhasen. Mit 4 Abbildungen. S. 90—95.
- , Der Bürzeldocht. Mit 10 Abbildungen. S. 291—301.
- Stieve, H., Zur Eientwicklung des Grottenolms (*Proteus anguineus* Laur.). S. 481—501.
- , Über das interkinetische Ruhestadium der Prä spermatiden. Mit 23 Abbildungen. S. 540—562.

- Triepel, Hermann, Betrachtungen über Ovulationstermin und Brunst. S. 225—238.
- Voit, Max, Die Abducensbrücke beim Menschen, ein Rest der primären Schädelswand. Mit 3 Abbildungen. S. 36—41.
- Wagenseil, F., Über einen angeborenen doppelseitigen Ulnadefekt. Mit 5 Abbildungen. S. 439—447.
- Zietzschmann, Otto, Beiträge zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren. 7. Die früheste Entwicklung der Sinushaare des Schweines. Mit 7 Abbildungen. S. 332—349.

II. Literatur.

Nr. 3/4, S. 1—16. — Nr. 13, S. 17—32. — Nr. 21, S. 33—48.

III. Nachrufe.

- Corning, Julius Kollmann †. Mit einer Abbildung. S. 65—80.
- Eisler, P., Ludwig Stieda †. Mit einer Abbildung. S. 131—144.
- Göppert, E., Ludwig Edinger †. Mit einer Abbildung. S. 219—223.
- Keibel, Franz, Hermann Adolphi †. S. 188—190.
- v. Waldeyer-Hartz, Gustav Retzius †. Mit einer Abbildung. S. 261—268.

IV. Anatomische Gesellschaft.

- Angemeldete Vorträge und Demonstrationen. S. 512, 570.
- Bericht des Ehrenvorsitzenden. S. 47—48.
- Mitteilungen des Schriftführers. S. 192, 224, 240, 448, 512, 570.
- Quittung über gezahlte Jahresbeiträge. S. 192.
- Vorläufiges Programm für die 29. Tagung in Jena. S. 480.

V. Personalien.

- Boeke, J., S. 80. — Fuchs, Hugo, S. 96. — Merkel, Friedrich; Meves, Friedrich, S. 160. — Göppert, E.; Fuchs, H.; Retzius, Gustaf Magnus, S. 224. — Vonwiller, S. 240. — Bonnet; Sobotta; Keibel, Franz; Berg, Walter; Brodersen, Johannes, S. 272. — Vogt, Walter; Dragendorff, S. 304. — Bluntschli, H.; Kolster, Rudolf; Obersteiner, H.; Berg, W., S. 352. — Pfuhl, Wilhelm, S. 512. — Hermann; Fürbringer, Max; Strahl, Hans; Elze und Petersen, S. 570.

VI. Sonstiges.

An die Herren Mitarbeiter. S. 48.

Berichtigungen, S. 272.

Bücherbesprechungen, S. 95—96, 190—192, 223, 224, 238—240,
268—271, 349—352, 447—448, 480, 511—512, 562—569.

Preisausschreiben. S. 271.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von weil. Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. **H. von Eggeling** in Jena.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 24. April 1919. ✻

No. 1/2.

INHALT. Aufsätze. Ivar Broman, Über bisher unbekannte quergestreifte Muskeln im harten Gaumen der Säugetiere. Mit 5 Abbildungen. S. 1–15. — Hans Petersen, Freiläufige Verbände. Mit 16 Abbildungen. S. 16–35. — Max Voit, Die Abducensbrücke beim Menschen, ein Rest der primären Schädelswand. S. 36–41. — Arnold Jacobi, Die Nase des Elchs (*Alce alces* L.). Mit 5 Abbildungen. S. 41–46.

Anatomische Gesellschaft, S. 47–48.

An die Herren Mitarbeiter, S. 48.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Über bisher unbekannte quergestreifte Muskeln im harten Gaumen der Nagetiere.

Von Prof. Dr. **IVAR BROMAN**, Lund.

Mit 5 Abbildungen.

Morphologische und experimentelle Untersuchungen über das Organon vomero-nasale JACOBSONI, über die ich in einer im Drucke befindlichen Abhandlung¹⁾ ausführlicher berichtet habe, haben mich zu folgenden Hauptergebnissen geführt:

Obwohl das Organon JACOBSONI als ein Geruchsorgan betrachtet werden muß, enthält dasselbe normalerweise nie Luft, sondern nur seröses Drüsensekret.

1) Dieselbe wird Ende September 1918 in der Festschrift zum 250jährigen Jubiläum unserer Universität erscheinen.

Dieses Sekret, das entweder von Orbitaldrüsen, großen Nasendrüsen oder Speicheldrüsen produziert und zeitweise in das Organon JACOBSONI eingesaugt wird, bildet das Medium, welches die Geruchstoffe zu den Sinneszellen des Organs transportiert.

Die Einsaugung des betreffenden Drüsensekrets geschieht unter Vermittelung eines Pumpenmechanismus in der Wand des Organs. Bei den Säugetieren wird der Kolben dieses Pumpenmechanismus von einem kontraktilen Schwellkörper in der lateralen Organwand (innerhalb der Skeletkapsel des Organs) dargestellt.

Je nach der Lage der engen Mündung des Organon JAJOBSONI werden die Geruchstoffe entweder von der betreffenden Nasenhöhle, von der Mundhöhle oder von beiden diesen Höhlen ab geholt. Im ersten Falle ist das Organon JACOBSONI als ein Spürorgan, im zweiten Falle aber als ein Mundgeruchsorgan zu bezeichnen: im dritten Falle kann es selbstverständlich als beides funktionieren.

Wenn das Organon JACOBSONI etwa in der Mitte des Ductus nasopalatinus (*S. incisivus*) mündet und die Riechstoffe ebenso leicht von der Nasenhöhle wie von der Mundhöhle ab holen kann, ist die Bedeutung des Organs als Spürorgan offenbar ebenso groß als die Bedeutung desselben als Mundgeruchsorgan. Wenn aber die Organmündung sich im untersten Teil des Ductus naso-palatinus befindet und dieser Kanal gleichzeitig (wie z. B. beim Rinde) gegen die Nasenhöhle hin abschließbar geworden ist, so ist offenbar die Bedeutung des Organs als Mundgeruchsorgan die wichtigere geworden.

Umgekehrt ist auch anzunehmen, daß, wenn die Organmündung sich (wie z. B. bei den Nagetieren) in der Nasenhöhle selbst und also relativ weit von der Mundhöhle ab befindet, die Bedeutung des Organon JACOBSONI als Spürorgan die wichtigere sein muß.

Wie wir schon seit JACOBSON (1811, 1813)¹⁾ wissen, ist beim Pferde die Verbindung des Organon JACOBSONI mit der Mundhöhle durch die Obliteration des untersten Teils des Ductus naso-palatinus vollständig aufgehoben worden. Bei diesem Tier ist daher das Organon JACOBSONI, obwohl es sich nicht direkt in der Nasenhöhle öffnet, ausschließlich als Spürorgan zu betrachten.

1) JACOBSON, L. (1811): Description anat. d'un organ observé d. l. Mammifères. Ann. d. Mus. d'hist. nat. Paris. Vol. 18, S. 412. — Derselbe (1813): Anatomisk Beskrivelse over et nyt Organ i Huusdyrenes Næse. Veterinair-Selskabets Skrifter, Bd. 2, S. 209.

Da trotz der aufgehobenen Verbindung des Organs mit der Mundhöhle dasselbe beim Pferde sehr mächtig entwickelt ist, so bekommt man leicht den Eindruck, daß es für die Funktion des Organs als Spürorgan vielleicht direkt vorteilhaft sei, wenn dasselbe von der Mundhöhle abgeschlossen wird.

Wenn dieser Gedanke richtig war, war es andererseits auch glaubhaft, daß wenigstens diejenigen Säugetiere, die sich die Riechstoffe für das Organon JACOBSONI meistens via der Nasenhöhle holten, eine Vorrichtung zur temporären Abschließung des Organs von der Mundhöhle ausgebildet hatten.

Auf Grund dieser Erwägungen entschloß ich mich dafür, nach einem solchen Abschlußapparat bei unseren gewöhnlichsten Nagern zu suchen.

Ich untersuchte zuerst eine VAN GIESON-gefärbte Querschnittserie durch den vorderen Teil des harten Gaumens eines erwachsenen Meer-schweinchens. Was ich hierbei fand, war mir eine große Überraschung. Anstatt — wie erwartet — einen unbedeutenden, aus glatten Muskelementen gebildeten Sphinktermuskel um jeden Ductus nasopalatinus herum zu finden, konnte ich sofort die Existenz eines für beide Ductus nasopalatini gemeinsamen, relativ starken und aus quergestreiften Muskelementen gebildeten Verschlußapparates konstatieren.

Der am meisten auffallende Teil dieses Apparates wurde von einem V-förmigen Muskel (vgl. Abb. 1) dargestellt, dessen vorn vereinigte Schenkel von den Unterseiten der Intermaxillaria unmittelbar hinter den Nagezähnen ausgingen. Nach hinten zu divergierten die beiden Schenkel, um unmittelbar lateralwärts von den Ductus nasopalatini passieren zu können, und strahlten hinter der Papilla palatina in die Muskulatur der Backen aus.

Zwischen der Gaumenpapille und den Nagezähnen war außerdem ein mehr oberflächlich gelegener Muskel zu erkennen (Abb. 1). Die Fasern dieses Muskels hatten alle einen queren Verlauf und inserierten jederseits in die Oberlippe. Sie waren mit Fettgewebe gemischt, weshalb dieser Muskel weniger deutlich als der V-Muskel erschien. Ich bezeichne diesen Muskel als den oberflächlichen vorderen Quermuskel des harten Gaumens.

Wenn sich dieser Muskel gleichzeitig mit dem V-Muskel kontrahiert, muß eine Kompression der beiden Ductus nasopalatini statt-

finden. Selbstverständlich wäre aber diese Sphinkterwirkung noch effektiver gewesen, wenn auch hinter der Gaumenpapille ein ähnlicher Quermuskel vorhanden gewesen wäre.

Nach einem solchen hinteren Quermuskel habe ich indessen in der erwähnten Schnittserie vergeblich gesucht. Ich glaubte daher auch, daß ein solcher nicht zur Ausbildung gekommen war. Als ich aber später anfang, den betreffenden Muskelapparat makroskopisch zu präparieren, zeigte es sich sofort, daß ein solcher Muskel doch vorhanden ist¹⁾ (vgl. Abb. 1). Derselbe liegt tiefer als die hinteren Partien des

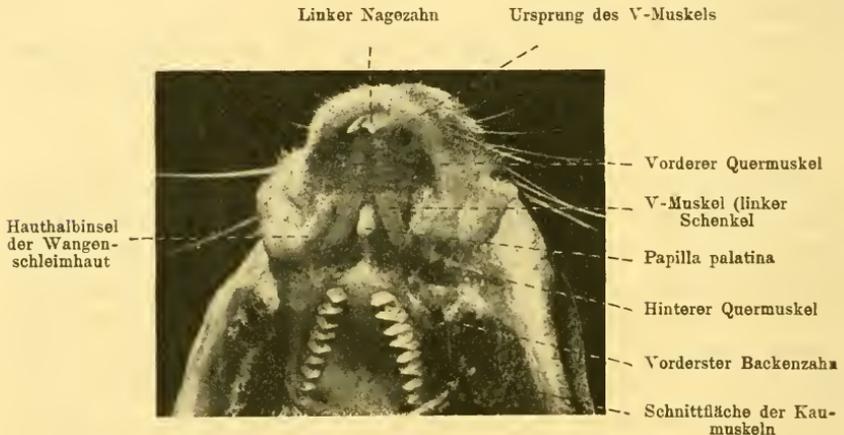


Abb. 1. Mundhöhlendach eines erwachsenen Meerschweinchens. — Die Schleimhaut der vorderen Hälfte des harten Gaumens ist wegpräpariert, um die Gaumenmuskeln zu zeigen.

V-Muskels und geht jederseits zu der haarbesetzten Hauthalbinsel, die sich von dem Mundwinkel ab in die Mundhöhle hineinschiebt.

Ich bezeichne diesen Muskel als den tiefen hinteren Quermuskel des harten Gaumens.

Beim Meerschweinchen ist der Hauptverlauf der Ductus nasopalatini ein fast senkrechter. Jeder Kanal ist sowohl oben wie unten eng; in der Mitte ist er dagegen recht stark erweitert. Diese erweiterte Partie des Kanals ist allseitig von Knorpel umgeben. Unmittelbar peripherwärts vom Knorpel befindet sich die soeben beschriebene Muskulatur. Bei der Kontraktion derselben wird offenbar die obere,

1) Am mikrotomierten Präparat war derselbe offenbar beim Abtrennen des vorderen Gaumentails von dem hinteren weggeschnitten worden.

enge Partie jedes Kanals geschlossen und die mittlere, weite Partie desselben verkleinert.

Bei der Erschlaffung der Muskulatur muß sich der komprimierte Knorpel wieder nach außen federn. Dies hat zur Folge einerseits, daß die obere Mündung jedes Kanals wieder geöffnet wird, und andererseits, daß die mittlere Kanalpartie ihre ursprüngliche Größe zurücknimmt. Hierbei muß selbstverständlich eine Saugung statt-

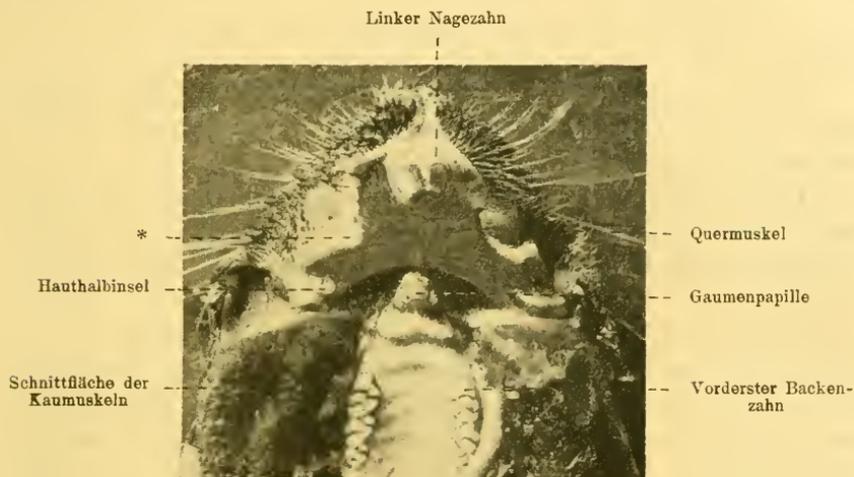


Abb. 2. Mundhöhlendach einer erwachsenen Ratte. — Die Schleimhaut der vorderen Hälfte des harten Gaumens ist wegpräpariert, um die Gaumenmuskulatur zu zeigen. Das mit * bezeichnete helle Dreieck stellt eine haarbesetzte Partie des Oberlippenrandes dar, die beim Nagen bis zur Medianebene herangezogen wird, so daß die zwischen den Nagezähnen und der Gaumenpapille gelegene Gaumenpartie wie von Haut bekleidet und geschützt wird. — Etwas vergrößert.

finden, die sowohl von der Nasen- wie von der Mundhöhle ab Flüssigkeit aspirieren kann.

Daß diese Aspiration der Mundhöhlenflüssigkeit von großer Bedeutung sein muß, wenn das Organon JACOBSONI dieser Tiere als Mundgeruchsorgan funktionieren soll, liegt auf der Hand.

Daß andererseits der Abschluß der Nasenhöhlen von den Ductus naso-palatini wahrscheinlich sehr vorteilhaft ist, wenn die JACOBSONSchen Organe als Spürorgane funktionieren sollen, habe ich schon oben hervorgehoben.

Auch bei der Ratte habe ich durch makroskopische Präparation die Existenz von Muskulatur im vorderen Teil des harten Gaumens

feststellen können. Bei diesem Tier ist aber der betreffende Muskelapparat viel einfacher konstruiert als beim Meerschweinchen.

Bei der Ratte besteht derselbe nämlich nur aus einer einzigen Muskelplatte, die den etwa 6 mm langen Raum zwischen den Nagezähnen und der Gaumenpapille ausfüllt (vgl. Abb. 2). Der Lage nach entspricht dieser Muskel am meisten dem oberflächlichen vorderen Quermuskel des harten Gaumens beim Meerschweinchen. Er ist aber viel stärker ausgebildet, ist nicht mit Fettgewebe gemischt und breitet sich lateralwärts sowohl nach hinten wie nach vorn weiter aus als dieser.

Nur die mittlere Partie des Muskels hat nämlich eine ganz quere Faserrichtung. Die hintere Partie biegt schief nach hinten und die vordere Partie schief nach vorn um.

Die Muskelfasern strahlen also jederseits fächerförmig in die Oberlippe hinaus. Die hinterste Muskelpartie ist außerdem zunächst zur behaarten Hauthalbinsel der inneren Wangenhaut zu verfolgen (vgl. Abb. 2).

Schneidet man bei der Präparation der Muskelplatte ein Loch in dieselbe, so findet man, daß lockeres Fettgewebe aus dem Loche hervorquillt, sobald man den Muskel durch Zug nach beiden Seiten hin in Spannung versetzt. Eine dicke Schicht solchen Fettgewebes, das sich lateralwärts in die Tasthaarwülste hinauf fortsetzt, ist überall zwischen der Muskelplatte und den Ossa intermaxillaria zu finden.

Diese Fettschicht ist, meiner Ansicht nach, als ein wichtiger Hilfsapparat des Muskels zu betrachten. Dank ihrer leichten Verschieblichkeit kann sie nämlich bei der Kontraktion der vorderen und mittleren Muskelpartien nach hinten entweichen und hierbei zu einer Kompression der Ductus naso-palatini beitragen¹⁾.

Nur die hintere Partie des Gaumenquermuskels kann — nach der Faserrichtung zu urteilen — den Verschluß der Ductus naso-palatini direkt bewirken.

Bei der Maus habe ich die betreffende Muskulatur an Querschnittserien von sowohl erwachsenen wie jungen Tieren und Embryonen untersucht.

Bei der erwachsenen Maus finden wir ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der Ratte wieder. Ein stark entwickelter Quer-

1) Diese Verschiebung des Fettpolsters nach hinten setzt voraus, daß derselbe durch den *M. incisivus* (vgl. unten!) verhindert wird, lateralwärts und nach oben auszuweichen.

muskel füllt den Raum zwischen den Nagezähnen und der Gaumenpapille aus. Die hinteren Fasern dieses Muskels biegen schief nach hinten um und setzen sich, lateralwärts von den Ductus naso-palatini verlaufend, zunächst bis zur Hautalbinself der Wangenschleimhaut fort. Von hier ab setzen sie sich bogenförmig nach unten und medialwärts fort, um an der Oberseite des Unterkiefers zu inserieren. Die vorderen und mittleren Muskelpartien inserieren jederseits in der Oberlippe.

Der Muskel besteht aus paarigen Muskelfaserplatten, die in der Medianebene durch eine bindegewebige Raphe miteinander verbunden sind. Diese Raphe ist aber größtenteils so schmal, daß sie makroskopisch wahrscheinlich nicht zu erkennen ist.

Von einem hinteren Quermuskel des harten Gaumens ist keine Spur zu sehen. Dagegen sieht man nach vorn von der Gaumenpapille auch einzelne Muskelfasern, die dem vorderen Quermuskel nicht angehören. Da sie aber relativ sehr unbedeutend sind, gehe ich hier darauf nicht weiter ein.

Mächtige paarige Fettpolster, die in der Schnauzenspitze ganz und gar lateralwärts von der Ossa intermaxillaria (medialwärts von den Spürhaarwurzeln) liegen, schieben sich hinter den Nagezähnen teilweise auch zwischen dem Gaumenquermuskel und den Unterseiten der Intermaxillaria hinein. In der Gegend des Quermuskels findet man im allgemeinen diese Fettpolster etwa zur Hälfte unterhalb der Zwischenkieferknochen und zur anderen Hälfte lateralwärts von diesen (in den Tasthaarwülsten).

Die zwischen dem Quermuskel und dem Zwischenkiefer gelegenen Partien der beiden Fettpolster erreichen sich nicht in der Mittellinie. Da sie indessen hier nur von lockerem Bindegewebe getrennt werden, so finde ich es glaubhaft, daß sie sich unter Umständen hier berühren können. Ich glaube dies um so eher, weil ich jederseits einen senkrecht verlaufenden kräftigen Muskel gefunden habe, der offenbar das Fettpolster daran verhindern kann, bei der Kontraktion des Quermuskels lateralwärts und nach oben (in den Tasthaarwulst hinein) zu entweichen. Dieser Muskel geht von der Lateralseite des Intermaxillare aus, verläuft von hier ab senkrecht nach unten — zuerst das Fettpolster und dann den Quermuskel durchsetzend — und inseriert zuletzt am unteren Rande der Oberlippe. Derselbe ist wohl als ein *M. incisivus* (vgl. Abb. 3) anzusprechen.

Nach hinten zu lassen sich die paarigen Fettpolster bis zu den Lateralseiten der Ductus naso-palatini verfolgen. Hier nehmen sie aber schnell an Masse ab und hören bald vollständig auf.

Um den Einfluß der Fettpolster und des Quermuskels auf die Ductus naso-palatini beurteilen zu können, ist es sehr wichtig zu wissen, daß diese Kanäle bei der Maus nicht wie beim Meerschweinchen allseitig von Knorpel umgeben sind.

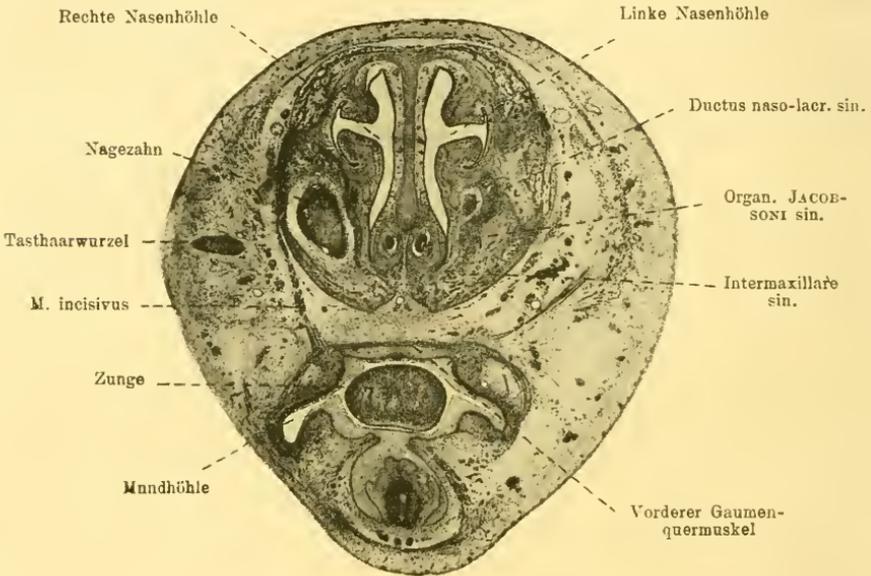


Abb. 3. Querschnitt durch die Schnauze von einem 44 mm langen Meerschweinchenembryo. — Der Schnitt ist an der rechten Seite des Kopfes unmittelbar hinter dem Mundwinkel, an der linken Seite etwas weiter nach hinten gefallen. — Vergrößerung: 10,8:1.

Bei der Maus findet man nur in der Mitte der Gaumenpapille (also zwischen den unteren Mündungspartien der beiden Kanäle) einen kleinen Knorpelkern. Sonst sind die Wände der Ductus naso-palatini nur aus weichem Gewebe gebildet. Sie müssen daher viel leichter zu komprimieren sein als dieselben Kanäle beim Meerschweinchen. Wahrscheinlich genügt bei der Maus schon eine Verschiebung der beiden Fettpolster nach hinten, um die Kanäle zu verschließen. Dieselbe Wirkung hat wahrscheinlich auch die Kontraktion des hinteren Teiles des Quermuskels. Auch läßt es sich denken, daß ein Zungendruck nach oben auf die Gaumenpapille eine ähnliche Wirkung hat.

denn die beiden Kanäle nähern sich einander oberhalb des Knorpelkerns derart, daß eine Verschiebung des letztgenannten nach oben dieselben von der medialen Seite her verdrängen muß.

Betreffs der Entwicklung des uns hier interessierenden Verschlußapparates bei der Maus kann ich folgendes mitteilen:

Bei einem 11 mm langen Mauseribryo waren Muskelanlagen in der Oberlippe schwach zu erkennen. Keine waren dagegen noch im harten Gaumen zu entdecken.

Bei einem 15 mm langen Embryo waren die Muskelanlagen der Oberlippe ganz deutlich geworden. Sowohl der senkrechte Schnauzenmuskel (*M. incisivus*) wie der quere Gaumenmuskel waren mit Sicherheit zu identifizieren. Der letztgenannte befand sich aber mit je einer Hälfte ganz und gar im Bereiche der Oberlippe der betreffenden Seite. Medialwärts endigte — mit anderen Worten — jede Hälfte des Quermuskels etwa an der Grenze zwischen der Oberlippe und dem Gaumen. Die Fettpolster des Gaumens waren noch nicht angelegt. An der Stelle derselben war nur lockeres undifferenziertes Bindegewebe zu sehen.

Bei einem 20 mm langen Mauseribryo hatten die beiden Hälften des Quermuskels angefangen, sich in den Gaumen hinein auszudehnen. Noch lagen sie aber größtenteils im Bereiche der Oberlippe. Die hinterste Partie des Muskels bog lateralwärts nach unten um, ging neben einer mit Haaranlagen versehenen Partie der Wangeninnenhaut vorbei und inserierte zuletzt an der oberen Seite des Unterkiefers. — Der senkrechte Schnauzenmuskel (*M. incisivus*) ging von der Außenseite des Intermaxillare aus, verlief durch den Quermuskel hindurch und inserierte am unteren Rande der Oberlippe. — Die Fettpolster des Gaumens waren noch nicht als solche zu erkennen.

Beinahe dasselbe läßt sich noch von der neugeborenen (etwa 28 mm langen) Maus sagen. Nur waren jetzt die beiden Fettpolster angelegt.

Nach der Geburt müssen sich diese Bildungen sehr schnell entwickeln. Denn bei einer einige Tage alten (etwa 31 mm langen) Maus waren dieselben relativ ebenso kräftig entwickelt wie beim erwachsenen Tier. — Dagegen ist die uns hier interessierende Muskulatur noch relativ viel schwächer entwickelt als bei der erwachsenen Maus. Die beiden Hälften des Quermuskels sind nur noch unvollständig in den Bereich des harten Gaumens hineingewachsen. Die dieselben verbindende bindegewebige Raphe ist nicht nur relativ, sondern sogar absolut breiter als beim erwachsenen Tier.

Aus dieser entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung geht also hervor, daß sich der quere Gaumenmuskel der Maus zunächst aus der Muskulatur der Oberlippe herausdifferenziert und daß er aus paarigen Muskelanlagen entsteht, die sich erst in späten Entwicklungsstadien in den Bereich des harten Gaumens hinein ausdehnen, um sich hier so intim miteinander zu verbinden, daß sie zuletzt als eine unpaare Muskelplatte erscheinen.

Beim Meerschweinchen verläuft die Entwicklung der uns hier interessierenden Muskulatur insofern anders, als dieselbe zur Zeit

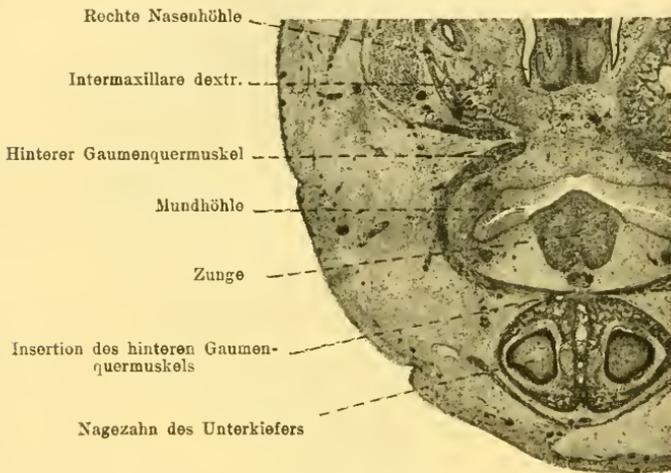


Abb. 4. Querschnitt durch die Schnauze desselben (44 mm langen) Meerschweinchenembryos, etwas weiter nach hinten (im Bereiche der Mundhöhlengänge). — In der Abbildung sind die oberen und linken Partien des Schnittes weggelassen worden. — Vergrößerung: 10,8:1.

der Geburt schon entwickelt ist. Auch die beiden Fettpolster der Schnauze sind schon jetzt relativ viel weiter entwickelt.

Bei einem 44 mm langen Meerschweinchenfetus ist der vordere Quermuskel als unpaarer Muskel schon ausgebildet (vgl. Abb. 3). Dagegen ist der V-Muskel als solcher gar nicht zu erkennen. Die paarigen Anlagen desselben sind nur hinten und unten zu sehen. Sie konvergieren schwach nach oben und vorn und endigen bald, von der Medianebene noch weit entfernt. Nach unten zu gehen sie in die paarigen Anlagen des hinteren Quermuskels über. — Der hintere Quermuskel ist als kräftiger paariger Muskel angelegt,

der im Bereiche des Gaumens noch nicht die Medianebene erreicht. Lateralwärts läßt er sich, zusammen mit der V-Muskelanlage, in großem Bogen zuerst nach unten und dann medialwärts bis zur oberen Seite des Unterkiefers verfolgen (vgl. Abb. 4).

Hier inseriert er in der Mittellinie, und zwar unmittelbar hinter den Nagezähnen bezw. unterhalb der Ausführungsgänge der Glandulae submaxillares und der Glandulae sublinguales majores. Durch diesen Verlauf dokumentiert sich der hintere Quermuskel des Gaumens als Teilstück eines vollständigen inneren Sphinkters der Mundhöhlenenge. Die beiden Fettpolster sind noch nicht angelegt.

Bei einem 33 mm langen Meerschweinchenembryo ist die Anlage des vorderen Quermuskels noch paarig und gerade im Begriff, von der Oberlippe her in den Gaumen hineinzuwachsen. — Die vertikalen Schnauzenmuskeln (= *Mm. incisivi*) haben schon in diesem Stadium ihre definitive Lage. — Der hintere Quermuskel ist als paarige Muskeln zu erkennen, die von der Oberseite des Unterkiefers ausgehen und bogenförmig nach außen und oben verlaufen; sie erreichen die Höhe des Gaumens, dringen aber noch nicht in denselben hinein.

Auch beim Kaninchen habe ich quergestreifte Muskulatur im vorderen Teil des harten Gaumens gefunden (vgl. Abb. 5).

Bei diesem Nager verhält sich aber die betreffende Muskulatur in mehreren Beziehungen ganz anders als bei den untersuchten Simplicidentaten.

Die relativ breite und niedrige Gaumenpapille befindet sich sehr weit nach vorn, und zwar fast unmittelbar hinter den Nagezähnen (vgl. Abb. 5). Zwischen den letztgenannten und der Gaumenpapille wäre also für einen vorderen Quermuskel des Gaumens kaum Raum gewesen. Ein solcher Muskel fehlt auch.

Aber auch der beim Meerschweinchen vorhandene hintere Quermuskel des Gaumens fehlt vollständig beim Kaninchen.

Dagegen habe ich beim Kaninchen einen paarigen schiefen Gaumenmuskel gefunden (vgl. Abb. 5), der mit der V-Muskelanlage des 44 mm langen Meerschweinchenembryos eine gewisse Ähnlichkeit hat.

Dieser schiefe Gaumenmuskel des Kaninchens entspringt jederseits von der Unterseite des Intermaxillare unmittelbar hinter dem Nebennagezahn. Von hier ab strahlen die Muskelfasern (zunächst

lateralwärts und nach hinten) fächerförmig aus. Die vordersten Fasern sind relativ kurz und inserieren im hintersten Teil der Oberlippe. Die mittleren und hinteren Muskelfasern gehen dagegen in großem Bogen zunächst zur Gegend der Hauthalbinsel der Wangenschleimhaut und dann, medialwärts umbiegend, zur Oberseite des Unterkiefers, wo sie (unmittelbar hinter dem Nagezahn) unterhalb der Ausführungsgänge der großen Speicheldrüsen (Gl. submaxillaris bzw. Gl. sublingualis major) inserieren.

An einer Querschnittserie durch die Schnauze eines 63,7 mm langen Kaninchenembryos sieht es so aus, als nähmen einzelne Fasern

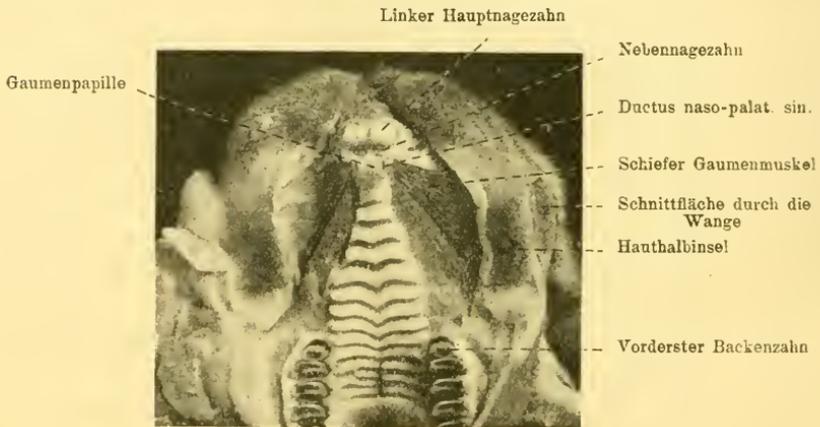


Abb. 5. Mundhöhlendach eines erwachsenen Wildkaninchens. — Die Schleimhaut der lateralen vorderen Partien des harten Gaumens ist wegpräpariert, um die Gaumenmuskulatur zu zeigen.

des soeben beschriebenen Muskels (unter Vermittelung von Bindegewebsfasern) ihren Ursprung von dem in der Lateralwand des Ductus naso-palatinus befindlichen Stützknorpel. Man könnte sich daher vorstellen, daß der erwähnte Kanal beim Kaninchen durch den Stützknorpel verschlossen und durch die betreffenden Muskelfasern wieder geöffnet werde.

Um diese Annahme zu prüfen, habe ich eine Querschnittserie durch die Schnauze eines 6 Tage alten Kaninchenjungen herstellen lassen. Die Untersuchung dieses Stadiums ergab aber ein negatives Resultat. Der schiefe Gaumenmuskel hatte keine Verbindung mit dem Stützknorpel des Ductus naso-palatinus; und der betreffende Knorpel komprimierte nicht den Kanal, sondern schützte ihn eher vor Kompression.

Sollte der schiefe Gaumenmuskel des Kaninchens auf den Ductus naso-palatinus einen Einfluß haben können, müßte er wohl als Kompressor desselben betrachtet werden. Nach dem Verlauf des Muskels zu urteilen, muß ich aber eine solche Funktion als fraglich betrachten. Wahrscheinlich lassen sich die Ductus naso-palatini beim Kaninchen nur durch Zungendruck von der Mundhöhle abschließen.

Betreffs der Funktion der hier beschriebenen Muskulatur des harten Gaumens habe ich mich bisher fast ausschließlich darauf beschränkt, ihre Bedeutung als Schließer der Ductus naso-palatini hervorzuheben.

Die konstanten Beziehungen dieser Muskulatur sowohl zu den Tasthaarwülsten der Oberlippe wie zu den Hauthalbinseln der Wangenschleimhaut lassen aber erschließen, daß sie auch die Funktion haben, diese Bildungen in Bewegung zu versetzen.

Für das Spiel der Spürhaare nach verschiedenen Richtungen hin sind, meiner Ansicht nach, die von mir gefundene Gaumenmuskulatur und die Gaumenfettpolster von großer Bedeutung. Für diese Funktion kommen bei Maus und Ratte die vorderen und mittleren Partien des Gaumenquermuskels, bei Meerschweinchen der vordere oberflächliche Gaumenquermuskel und beim Kaninchen die vordersten Fasern des schiefen Gaumenmuskels in Betracht.

Beweger der Hauthalbinseln der Wangenschleimhaut sind: bei Maus und Ratte der hintere Teil des Gaumenquermuskels; beim Meerschweinchen sowohl der hintere tiefe Quermuskel wie der V-Muskel und beim Kaninchen die Hauptpartie des schiefen Muskels des harten Gaumens.

Die Tatsache, daß die Hauthalbinseln der Wangenschleimhaut durch quergestreifte Muskulatur nach vorn und medialwärts gezogen werden können, ist meiner Ansicht nach geeignet, auf die Bedeutung dieser rätselhaften Bildungen Licht zu werfen.

BRANDT (1903) hat sie als Reste ehemaliger Backentaschen gedeutet¹⁾. Ich finde es aber viel mehr glaubhaft, daß sie keine rudimentären Bildungen darstellen, sondern daß sie noch funktionsfähig sind, und zwar daß sie die Aufgabe haben, bei der Kontraktion des Mundhöhlensphinkters die Kauabteilung der Mundhöhle von der Nageabteilung derselben abzuschließen.

1) Zitiert nach WEBER, Die Säugetiere, S. 191.

Bei der Kontraktion des Mundhöhlen-Sphinkters bleibt wahrscheinlich in der Mundhöhlenenge eine kleine Öffnung bestehen, die durch die (sich hierbei kreuzenden) Haare der beiden Hauthalbinseln der Wangenschleimhaut effektiv geschlossen wird. Abgenagte Holzsplitter u. dgl. können übrigens diese Hauthalbinseln viel weniger leicht (als gewöhnliche Schleimhaut) lädieren¹⁾.

Daß die Mundhöhlenenge der Nagetiere durch Muskulatur bedingt wird, scheint jetzt allgemein bekannt zu sein (vgl. WEBER, Die Säugetiere, 1904, und BREHMS, Tierleben, 1914, Bd. 11, S. 9). Immer wird aber angegeben, daß es eine Abteilung des Masseter sein sollte, die die Mundhöhle hier verengte. Diese letztgenannte Angabe muß wohl indessen auf einem Irrtum beruhen.

Denn bei den von mir mikroskopisch untersuchten Nagern (Maus, Meerschweinchen und Kaninchen) hatte der Masseter zur Mundhöhlenenge keine direkte Beziehung. Dagegen setzte sich konstant der hintere Teil der von mir gefundenen Muskulatur des harten Gaumens in der Wand der Mundhöhlenenge bis zur Oberseite des Unterkiefers fort. Daß diese Muskelzüge zusammen mit den entsprechenden der entgegengesetzten Seite einen sehr effektiven Sphinkter der Mundhöhlenenge bilden müssen, ist schon aus ihrer Lage (vgl. Abb. 4) ersichtlich.

Ursprünglich habe ich die Fähigkeit der betreffenden Muskulatur, die Ductus naso-palatini zu schließen, als ihre Hauptfunktion betrachtet. Gegen diese Auffassung sprechen indessen meine Befunde beim Kaninchen. Ich finde es daher am wahrscheinlichsten, daß die Hauptaufgabe derselben in der Schließung der Mundhöhlenenge und in der Bewegung der Tasthaare zu suchen ist. Hierzu kommt dann bei gewissen Nagern die Funktion, die Ductus naso-palatini zu schließen.

Gewisse der seit alters her bekannten rätselhaften, anscheinend ganz zwecklosen Schnauzenbewegungen der Nagetiere werden durch die Kenntnis der hier beschriebenen Gaumenmuskulatur in einfacher Weise erklärt. Da diese Muskulatur jederseits in die Oberlippe inseriert, kann sie selbstverständlich weder das Schließen der Ductus naso-palatini, noch die Bewegungen der Spürhaarwülste bewirken, ohne daß gleichzeitig die Schnauze in Bewegung gerät.

1) Bei gewissen Nagern (z. B. bei Maus und Ratte) wird die Gaumenschleimhaut beim Nagen durch ähnliche haarbesetzte Hautfalten (der Oberlippe gehörend) geschützt.

Anzunehmen ist wohl daher, daß alle Säugetiere mit ganz ähnlichen¹⁾ Schnauzenbewegungen auch mit ähnlicher Muskulatur des harten Gaumens versehen sind. Bei anderen Säugetieren fehlt dagegen offenbar ähnliche Muskulatur im harten Gaumen. Bei Hund, Rind und Schaf habe ich z. B. vergeblich nach solcher gesucht.

Als notwendige Voraussetzung für das Einwachsen der betreffenden Muskulatur in den Bereich des harten Gaumens hinein betrachte ich eine relativ große Zahnücke zwischen den Vorder- und Backenzähnen.

Von Interesse wäre es natürlich, nicht nur die Existenz und die Morphologie²⁾ der betreffenden Muskulatur bei verschiedenen Säugetieren zu untersuchen, sondern auch ihre Funktion experimentell zu prüfen.

Da mir aber augenblicklich die Zeit fehlt, solche Untersuchungen selbst anzustellen, habe ich es nicht unterlassen wollen, meine bisherigen Befunde kurz mitzuteilen.

Sie scheinen mir nämlich in mehr als einer Beziehung bedeutungsvoll zu sein. Schon die Existenz der betreffenden Muskulatur kann Interesse beanspruchen. Denn soviel ich weiß, waren quergestreifte Muskeln im vorderen Teil des harten Gaumens bisher bei keinem Wirbeltier beobachtet worden. Hierzu kommt noch, daß die betreffenden Muskeln bei Repräsentanten verschiedener Nagerabteilungen ein recht verschiedenes Aussehen zeigen, so daß sie geeignet erscheinen, auf die Systematik der Nagetiere mitbestimmend zu sein. Zuletzt ist nochmals hervorzuheben, daß sie nicht nur gewisse rätselhafte Schnauzenbewegungen, sondern auch die fast ebenso rätselhaften haarbesetzten Hauthalbinseln der Wangenschleimhaut in — wie ich glaube — befriedigender Weise erklären.

Lund, Ende August 1918.

1) Schnauzenbewegungen anderer Art sind natürlich möglich, auch wenn die Muskulatur des harten Gaumens fehlt.

2) Einschließlich der Innervation.

(Eingegangen am 4. September 1918.)

Nachdruck verboten.

Freiläufige Verbände.

(Konstruktive Behandlung tierischer Gelenke.)

Vortrag, gehalten am 12. Juli 1918 im Naturhistor.-Medizin. Verein zu Heidelberg.

VON HANS PETERSEN, Heidelberg.

Mit 16 Abbildungen. Die Zeichnungen, bei denen nichts anderes vermerkt ist, sind von A. Vierling gezeichnet, Abb. 12 ist Photographie einer von eben demselben gezeichneten Tafel.

(Aus dem anatomischen Institut Heidelberg.)

Wenn man einen Menschen bei verschiedenen Tätigkeiten beobachtet, beim Gehen, Stehen, beim Sichhinsetzen oder Aufstehen, so erkennt man bald, daß diese Bewegungen außerordentlich komplizierter Natur sind, so einfach und einheitlich sie auch uns selbst, wenn wir sie selbst ausführen, erscheinen. Es ist jedesmal jeder Körperteil beteiligt, und das gilt schon, wenn wir aus dem Sitzen und Stehen heraus Greifbewegungen, z. B. nach einem Gegenstande, ausführen. Wenn wir Gelegenheit haben, den nackten Körper dabei zu studieren, so sehen wir die mannigfachsten Innervationen und Spannungen die sichtbaren Muskeln und Muskelgruppen durchlaufen.

Und doch haben wir den Wunsch und das Bestreben, diese Dinge mechanisch zu analysieren, d. h. sie, soweit sie Massenverschiebungen sind, aufzuzeigen und zu beschreiben. Diese Aufgabe scheint fast unmöglich zu lösen. Allerdings ist es weder ein mögliches noch ein naturwissenschaftliches Ziel, irgendeine beliebige Bewegung zu erforschen. Nur die typischen Bewegungen und Bewegungsfolgen, z. B. der Gang, das Schwimmen, die sich wiederholen, in bestimmter gleichartiger oder doch ähnlicher Weise ablaufen und — und das ist von nicht minderer Bedeutung — eine biologische Bedeutung haben, können Objekt der biologischen Betrachtung sein. Beides fällt im allgemeinen zusammen. Hier setzt dann auch die Betrachtung über Zweckmäßigkeit ein, die Funktion und funktionierendes Organ in Beziehungen bringt, bei denen Maximum- und Minimeigenschaften der beobachteten oder abgeleiteten Vorgänge das Wesentliche sind.

Aber auch mit der Einschränkung auf die typischen Bewegungen bleibt das Problem, das man als Bewegungsphysiologie bezeichnen kann, noch mannigfaltig genug und ist ohne einen umfangreichen experimentellen und mathematischen Apparat nicht anzugreifen. Ich erinnere an die Arbeiten von O. FISCHER, der mit BRAUNE den menschlichen Gang untersuchte, aufnahm und dann in jahrelanger Rechenarbeit die dabei stattfindenden Massenverschiebungen und Muskelwirkungen zu verfolgen suchte. Dabei wird das Ganze einer typischen Bewegungsfolge untersucht. Es ist aber möglich und wohl auch erforderlich, Teilgebiete herauszugreifen, und mit einem solchen Teilgebiet wollen wir uns im folgenden beschäftigen. Wir können das kurz als das anatomische Problem in der Bewegungsphysiologie bezeichnen, nämlich das Problem zu untersuchen und aufzuzeigen:

Welche Bedeutung der gegebene anatomische Bau beim Zustandekommen von Bewegungen hat.

Wir wollen ja den Körper bei der Bewegung wie eine Maschine funktionierend auffassen, mittels deren und durch deren speziellen Bau bestimmte Bewegungsfolge zustande kommen.

Dabei fällt uns denn ein gewaltiger Unterschied zwischen einem mechanischen Getriebekomplex und einem menschlichen Körperteil — soweit er mechanischer Apparat ist — in die Augen. Mit der Maschine kann ich, wenigstens in den meisten Fällen, nur eine und dieselbe Bewegung ausführen, mit dem menschlichen Arm viele, ja unendlich viele verschiedene. Die Bewegung wird dabei — das gilt für alle unsere Betrachtungen — nur geometrisch analysiert, nur die Gestalt der Punktbahnen wird dabei berücksichtigt. Die Geschwindigkeiten, die auch in einem zwangsläufigen Getriebe verändert werden können, fallen nicht in die Betrachtung. Stellungen und Stellungsfolgen der betrachteten Gebilde zueinander kann man die Tatsachen nennen, auf die wir uns beziehen.

Wir können also den Unterschied so ausdrücken: Die Maschinenkinematik ist Zwanglauflehre, wie sie vor allem von REULEAUX, auf den auch der Ausdruck Zwanglauf zurückgeht, entwickelt wurde. Die tierische Kinematik ist Freilauflehre. Man kann also das engere Begriffssystem der Maschinenkinematik nicht ohne weiteres auf die tierische Kinematik übertragen, wenn auch im Prinzip ein ähnliches Gedankengebäude zu erwarten ist, wie es von REULEAUX im ersten Bande seiner theoretischen Kinematik 1875 entwickelt wurde.

Nun läßt sich aus der Analyse der tatsächlich im menschlichen und tierischen Körper vorgefundenen Bewegungsorgane ein System der freiläufigen Verbände nicht gewinnen. Man muß also synthetisch verfahren, versuchen, sich systematisch freiläufige Verbände von den verschiedensten Arten der Beweglichkeit zu konstruieren und die gewonnenen Erfahrungen auf die vorkommenden Bewegungsapparate etwa des menschlichen Körpers anzuwenden. Das habe ich versucht ¹⁾ und ich möchte Ihnen heute einiges von den gewonnenen Erfahrungen und Betrachtungen vortragen. Als Leitmotiv hat mir dabei vorgeswebt, daß man nur das richtig verstanden und begriffen hat, was man selber in der Lage ist zu machen, was man wenigstens im Prinzip selber frei schaffend, womöglich in größerer Mannigfaltigkeit aufbauen kann.

Es sind also keine neu aufgefundenen Tatsachen, die ich Ihnen mitzuteilen habe, sondern alte Dinge in etwas anderer, hoffentlich klarerer Beleuchtung. Alte Märchen in neuen Kleidern sind es, die ich Ihnen bringen möchte.

Ein tierischer Bewegungsapparat wie das menschliche Skelett, das wir hier sehen, besteht aus vielen Teilen. Denken Sie an einzelne Glieder wie die Hand, die so viele einzelne Knochen enthält. Diese Teile nun — ebenso wie die Metallteile einer Maschine — sind in bestimmter Weise, z. B. durch Gelenke, vereinigt: durch diese Vereinigung kommt erst der Bewegungsapparat oder das Getriebe zustande. Wir reden deshalb von Verbänden. Was solche Verbände nun leisten, wollen wir näher untersuchen.

Nehmen wir wieder die menschliche Hand, etwa unsere eigene, und sehen, wie wir sie aktiv bewegen können. Nehmen wir dann die andere Hand zu Hilfe, so finden wir, daß sie passiv beweglicher ist als aktiv. Wir können unsere Finger etwa dachziegelförmig übereinander legen, oder nehmen wir gar das von Muskeln und Sehnen und der Haut befreite Bänderpräparat, so ist das noch viel beweglicher.

Wir müssen also unterscheiden zwischen der Beweglichkeit, die durch die Konstruktion gegeben ist, und dem, was die Muskulatur mit der gegebenen Konstruktion anzufangen weiß. Ersteres ist das, was wir vorhin als das anatomische Problem der Bewegungsphysiologie bezeichnet hatten. Wir wollen diese beiden Beweglichkeiten die tote

1) Bänderkinematik. Abh. der Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., 1918.

und lebende Beweglichkeit nennen. Die tote können wir auch die anatomische, die lebende auch die physiologische nennen.

Dabei ist die lebende Beweglichkeit im allgemeinen ein Ausschnitt aus der toten Beweglichkeit. Letztere ist umfangreicher. Bei der Hand ist dieser Unterschied wohl zum Teil auf die allgemeine Schlottrigkeit und Wackeligkeit der menschlichen Knochenmaschine, wie A. FICK das einmal genannt hat, zurückzuführen. Es gibt aber auch Fälle, wo dieser Unterschied auf der Art der Muskelverwendung allein beruht, wo die Muskeln nur in einer bestimmten Weise arbeiten, trotzdem sie es ihrer anatomischen Anordnung nach und dem Verbands nach, in dem sie wirken, ganz gut anders könnten. Das bekannteste Beispiel ist das LISTING'sche Gesetz der Augenbewegungen.

Das Auge ist wie der Kopf eines Kugelgelenkes in seine Umgebung eingelassen und an der Leiche wie ein solches beweglich. Auch die Muskulatur ist so angeordnet, daß sie jede an einem Kugelgelenk mögliche Stellung herbeiführen könnte. Das tut sie aber nicht, sondern, wenn ich die Winkel, die die Stellung des Auges in jedem Augenblick bestimmen, Erhebungswinkel, Seitendrehungswinkel und Raddrehungswinkel, wie sie HELMHOLTZ nannte, (α , β , γ) nenne, die an einem Kugelgelenk unabhängig voneinander variabel sind, so sind diese drei Bestimmungsstücke durch eine Gleichung verbunden $\alpha = f(\beta, \gamma)$, deren spezielle Form eben das LISTING'sche Gesetz ausmacht. Die lebende Beweglichkeit ist eingeengt gegenüber der toten. Sie hat zwei Freiheitsgrade gegenüber den drei der toten. Etwas Ähnliches gilt auch für die Beweglichkeit der Finger, außer der des Daumens, gegen die festgedachte Handfläche. Die Form der Gleichung ist nur noch umstritten. O. FISCHER behauptete, sie sei der des LISTING'schen Gesetzes gleich, STRASSER ist anderer Meinung.

Wenn man eine in einem Verbands stattfindende Bewegung betrachten und analysieren will, so bedarf man eines festen Standpunktes. Man fragt: Wer bewegt sich gegen wen? Man kann zu gleicher Zeit immer nur zwei feste Körper in ihrem Verhalten zueinander betrachten, ein Körperpaar oder ein Elementenpaar. Das eine davon ist der Träger des Koordinatensystems, in das ich die Bewegungen des anderen einzeichne, Grundglied und Bewegungsglied.

Solche Paare sind das Konstruktionselement der Maschinenkinematik ebensogut wie der tierischen Kinematik. Wir lösen also das Knochengerüst auf in ein Konglomerat von Paaren, von Paaren gegeneinander beweglicher Skeletteile.

Das einfachste Paar wären zwei nebeneinander liegende lose Klötze. Ich kann sie in jede Lage und Entfernung von einander bringen. Ich kann das als ein vollkommen frei bewegliches Paar bezeichnen. Das ist aber kein Verband. Es fehlt eben eine Vorrichtung, um die Beweglichkeit der beiden festen Körper gegeneinander zu regeln. Bei den beiden losen Klötzen ist die Beweglichkeit ohne Regelung, jede Bewegung geht so vor sich, daß die Bestimmungsmittel der Punktbahnen lediglich in meinen Fingern liegen, wenn ich den einen Klotz gegen den anderen bewege.

Wir vereinigen nun die beiden Klötze durch ein System von Bändern. (Abb. 1.) Dann ist das Bewegungsglied nicht mehr vollkommen frei beweglich. Mache ich eine Bewegung damit, so kommt ein Teil der Bestimmungsmittel der speziellen Art der Bewegung auf Rechnung meiner bewegenden Hand, ein anderer auf Rechnung

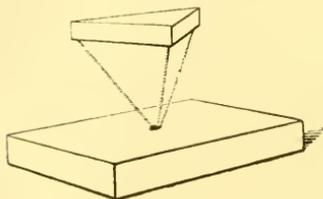


Abb. 1.

Abb. 1. Einfacher Verband aus Bändern. Von einem Punkt des Grundgliedes — im Modell aus einem Loch — laufen drei Bänder zu drei Punkten des Bewegungsgliedes. Sind alle drei Bänder gespannt, so ist der Fußpunkt der Bänder zu beiden Gliedern fest.

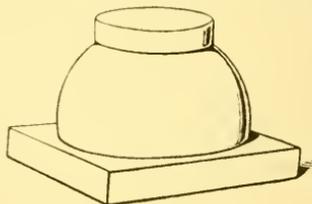


Abb. 2.

Abb. 2. Kugelgelenk. Die Kugel ist fest zur Unterlage zu denken, das Scheibchen, die Pfanne ist beweglich.

der Bänder, die, wie Sie sehen, einen Teil des Bewegungsantriebes, den meine Hand dem Klotz verleiht, umändern.

Setzen Sie an Stelle meiner Hand die Körpermuskulatur, so haben Sie die Verhältnisse, wie Sie bei jeder Bewegung im menschlichen Körper vorliegen. Muskeln und die Mittel des Verbandes führen zusammen den beweglichen Teil relativ zu einem andern in bestimmten Bahnen.

Die Muskeln können wir dabei die Mittel lebender Führung nennen. Die Einrichtung des Verbandes die Mittel toter Führung.

Die Analyse der Mittel toter Führung ist das anatomische Problem, von dem wir vorhin gesprochen hatten. Ein Paar wird durch die Mittel toter Führung zum Verbands.

Zwei prinzipielle Arten von Mitteln, durch die Verbände zustandekommen, können wir in unserem Körper unterscheiden, je nach den Mitteln, die darin zur Anwendung kommen.

Eine Art hatten wir schon erwähnt. Die beiden Glieder des Paares sind durch Bänder vereinigt, das sind Bandpaare.

Die Führung kann auch dadurch zustande kommen, daß sich die beiden Glieder berühren, das sind Berührungspaare oder Gelenke.

Meist sind im Körper beide vereinigt zu gemischten Paaren. Bänder und Berührung sind also die Mittel toter Führung. Daß beide Mittel gleichartig wirken, werden wir später sehen.

Hier haben Sie zwei Paare von derselben Beweglichkeit, ein Bandpaar und ein Kugelgelenk (Abb. 1 u. 2). Es sind sphärisch bewegliche Paare. Das ist die Art von Beweglichkeit, bei der nichts gilt, als daß Grund- und Bewegungsglied einen Punkt gemeinsam haben.

Wenn wir also die Wirkung der Mittel des Verbandes angeben wollen, so werden wir sagen, sie besteht darin, daß die Beweglichkeit des einen gegen das andere eingeschränkt, verringert wird. Damit haben wir einen ganz anderen Standpunkt gegenüber den Gelenkeinrichtungen unseres Körpers gewonnen. Es sind Einrichtungen, nicht um Bewegungen zu ermöglichen, sondern um Bewegungen zu verhindern, d. h. die eine Art zuzulassen und die andere Art zu unterbinden. Wir müßten also die Verbände von der freiesten Beweglichkeit aus betrachten. Aus Gründen der Entwicklung beschreiten wir jedoch hier den umgekehrten Weg und betrachten zuerst einen Verband, der den geringsten Grad von möglicher Bewegung hat, einen zwangsläufigen Verband, an dem wir dann noch einiges weitere erläutern wollen.

Wir betrachten z. B. einen Löwenschädel mit dem dazugehörigen Unterkiefer (Abb. 3). Beide sind durch Gelenke miteinander verbunden; auf jeder Seite spielt ein Kopf des Unterkiefers in einer Pfanne der Schädelbasis. Sie bilden also ein Berührungspaar, von dem wir den Schädel als Grundglied ansehen wollen, relativ zu dem wir die Bewegung des anderen Gliedes verfolgen; den Kiefer betrachten wir dann als das Bewegungsglied.

Im Leben sind beide Teile derart ineinandergefügt, daß die Gelenkfläche des einen mit der des andern ständig in Berührung ist. Nur so wirkt der Verband. Nehme ich die beiden Teile auseinander, so treten die Mittel toter Führung nicht in Wirksamkeit, der Verband besteht sozusagen nicht. Ich muß also eine Bedingung festhalten, wenn

ich einen Verband beschreiben oder analysieren will. Wir nennen das mit REULEAUX den Schluß des Verbandes. In unserem Falle hält im Leben der Muskelzug die beiden Teile aufeinander, in derselben Weise, wie durch das Gewicht des einen Teils oder durch eine Feder an technischen Verbänden der Schluß erhalten wird. Das ist ein Kraftschluß. Werden beide Teile durch die Form der Flächen zusammengehalten, so liegt ein Zwangschluß vor, wie das an dem Kiefergelenk des Dachses der Fall ist.

An einem Kugelgelenk führe ich ebenfalls den Schluß dadurch herbei, daß ich die beiden Flächen zur Berührung bringe. Bei dem

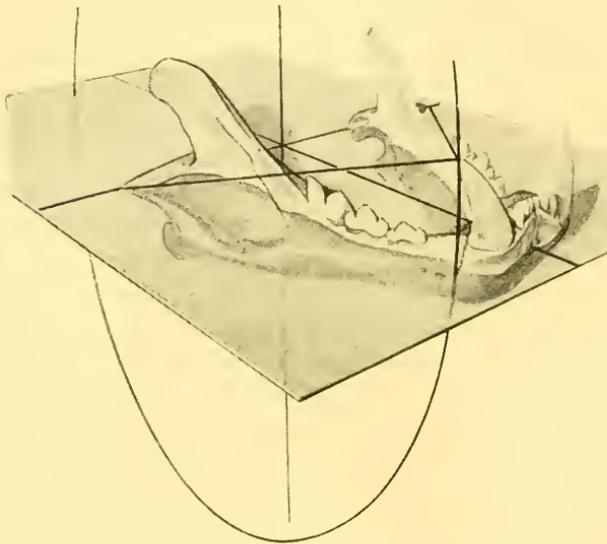


Abb. 3. Unterkiefer eines Löwen in einem zum -- nicht mitgezeichneten -- Schädel festen Koordinatensystem. Die Scharnierachse bildet dessen eine Achse. Ein Punkt des Kiefers, Spitze des Eckzahns, ist auf einem zum Koordinatensystem festen Kreise beweglich. Die kinematische Figur ist das Dreieck, dessen Spitze der Eckzahnspitze, dessen Basis die Gelenkachse ist.

Bandverband erreiche ich dasselbe dadurch, daß ich das Bewegungsglied so weit vom Grundglied entferne, bis die Bänder gespannt werden. Durch beide Handgriffe, einmal Nähern bis zur Flächenberührung, das anderemal Entfernen bis zur Spannung der Bänder, schalte ich den Verband ein; der Verband wird geschlossen.

Das Kiefergelenk des Löwen ist ein einfaches Scharnier, wie ein solches Ihnen von den

Scharnieren der Türen und Fenster her bekannt ist. Auch die Gelenke in den Maschinen sind in den meisten Fällen Scharniere. Das Scharnier ist ein zwangläufiger Verband.

Der Kiefer kann also nur eine Bewegung machen. Der Löwe kann ihn auf- und zumachen. Jedem Punkt des Kiefers kommt dabei eine einzige und allemal dieselbe Bahn zu. Diese Bahn ist ein Kreis, alle

Bahnen der Punkte des Kiefers sind Kreise, die eine gemeinsame Mittelachse haben, eben die Achse des Scharniers (Abb. 3). In welcher Stellung sich ein Punkt, etwa die Spitze des Eckzahns, auch befindet, ich habe ihn auf diesem relativ zum Grundglied festen Kreise zu suchen. Der Kreis ist also sein geometrischer Ort oder sein Verkehrsraum, d. h. dasjenige räumliche Gebilde, in dem er sich bewegt, verkehrt. Dieser Verkehrsraum ist also in unserem Falle eindimensional, ist eine Verkehrslinie. Da kein Punkt des Kiefers einen Verkehrsraum von mehr als einer Dimension hat, so nennen wir den Verband linienläufig oder zwangläufig. Seine Punkte haben die Beweglichkeit 1.

Wir wollen nun versuchen, die Beweglichkeit des Verbandes auf die einfachste Art zu kennzeichnen. Wir erinnern uns zu diesem Zwecke, daß eine feste Achse in dem Verband vorkommt. Die Punkte dieser festen Achse sind zu beiden Gliedern fest, gehören beiden Gliedern an, dem Grund- und dem Bewegungsglied. Zeichnen wir nun in das Bewegungsglied die einfachste Figur, ein Dreieck, hinein, dessen Basis mit der Achse zusammenfällt, dessen Spitze ein beliebiger Punkt des Kiefers ist, etwa ein Punkt der Zahnreihe, geben wir weiter die Beweglichkeit der drei Ecken dieses Dreiecks an, so haben wir alles, was wir brauchen (Abb. 3).

Wir nennen einfach die Dimensionen des Verkehrsraumes der drei Ecken, schreiben diese durch Kommata getrennt hintereinander und haben eine Formel, die wir die Beweglichkeitsformel unseres Verbandes nennen wollen. Die Beweglichkeit der Achsenpunkte ist 0, die des beliebigen Punktes 1, die Formel für das Scharnier heißt also 0,0,1.

Das eingezeichnete Dreieck nennen wir die kinematische Figur des Bewegungsgliedes. Die kinematische Figur des Grundgliedes ist das Koordinatenkreuz. Die Verkehrslinie des Eckzahnpunktes können wir auch fortlassen. Es läßt sich leicht erkennen, daß, wenn wir zwei Ecken eines Dreieckes festhalten, für die andere nur noch ein Kreis als Verkehrsgebilde übrig bleibt. Den ganzen Verband können wir also durch ein solches Figurenpaar darstellen, das aus dem Koordinatenkreuz und dem Dreieck besteht.

Die Wahl der Punkte im Bewegungsglied, die wir durch einen Linienzug zur kinematischen Figur verbinden, ist offenbar nicht willkürlich. Wenn wir das einfachste Schema haben wollen, so müssen wir die besonderen Punkte des Verbandes in diese Figur bringen. Das sind z. B. beim Scharnier die Achsenpunkte, die den beiden

Gliedern gemeinsam sind. Es sind im allgemeinen die Punkte mit der geringsten Beweglichkeit. In unserem Falle haben wir zwei „besondere“ und einen „beliebigen“ Punkt. Unter den „besonderen“ haben wir insofern eine Auswahl, als uns alle Punkte der Achse für die zwei „besonderen“ Ecken unseres kinematischen Dreiecks zur Verfügung stehen.

Alle die Verbände nun, bei denen dieser Linienzug, der die zum Verständnis der Beweglichkeit nötigen Punkte des Bewegungsgliedes verbindet, ein Dreieck ist, nennen wir reguläre Verbände. Die regulären Verbände sind die einfachsten: unser Scharnier ist z. B. ein solcher regulärer Verband.

Sie sehen, es kommt also auf Punkte im Bewegungsgliede an, die zu Linien und Flächen im Grundgliede in bestimmter Beziehung stehen. Hier handelt es sich um eine (durch zwei Punkte bekanntlich bestimmte) Gerade, die zu beiden Gliedern fest ist. Das Scharnier ist ein Verband mit einer festen Geraden. Wir werden nachher je einen Verband mit zwangsläufiger und mit flächenläufiger Geraden kennen lernen.

Wie im übrigen die beiden Glieder um die kinematischen Figuren herum konstruiert sind, ist für das Wesen des Verbandes ohne belang, es ist auch keinesfalls nötig, daß die Figuren innerhalb der empirisch gegebenen festen Glieder liegen, sie müssen nur fest zu ihnen gedacht werden.

Ohne Bedeutung für das Wesen des Verbandes ist es auch, wie ich die Beweglichkeit erreiche. Der Verband ist durch die Beweglichkeit der drei Ecken eines Dreiecks gegeben, es ist eine praktisch konstruktive Aufgabe, diese Beweglichkeit zu erreichen. In manchen Fällen stehen mehrere Wege dazu frei.

An dem Löwenschädel ist das Scharnier in zwei Teile geteilt, wie das auch an Türen und Fenstern der Fall ist. Kinematisch handelt es sich hier um Teile desselben Gelenks. Dieses Gelenk besteht aus zwei Umdrehungsflächen. Eine Umdrehungsfläche kommt zustande, indem ich eine Linie um eine Achse rotieren lasse.

Wie die so gelieferten Flächen bei den im Körper des Menschen vorkommenden Scharnieren gestaltet sind, mögen zwei Beispiele erläutern.

Lasse ich eine Linie, wie sie die Außenkontur der Abb. 4 zeigt, um eine in der Papierebene gelegene Achse rotieren, so erhalte ich eine Fläche, aus der ich die vier im Atlanto-Epistropheal-Gelenk vor-

kommenden Flächen in erster Annäherung ableiten kann. Wie so häufig, sind an diesen Gelenken nur kleine Teile einer solchen Rotationsfläche vorhanden, was die Beurteilung oft erschwert (Abb. 4 zeigt drei der Flächen angedeutet).

Das ist z. B. der Fall an dem zweiten Beispiel, das ich erwähnen möchte. Es handelt sich um das untere Sprunggelenk. Die Gelenkflächen, die der Talus an einem Knochen vereinigt zeigt, sind Teile einer Rotationsfläche (Abb. 5). Es sind nur kleine Teile der komplizierten Fläche ausgebildet. Das hängt damit zusammen, daß die Winkelausschläge bei den in den Gelenken statthabenden Bewegungen nur klein sind, und mit der Tatsache, daß nur wenige Stützpunkte genügen, um einen Körper an unerwünschten Bewegungen zu hindern, wie das die REULEAUX'sche Stützungsgeometrie zeigt¹⁾.

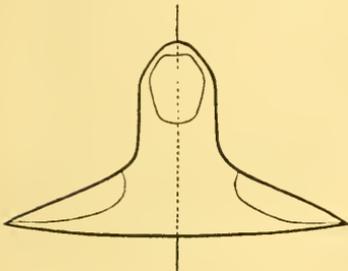


Abb. 4.

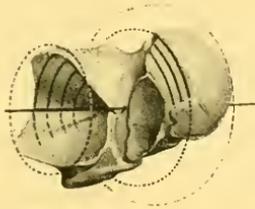


Abb. 5.

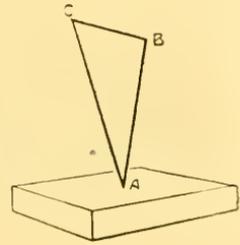


Abb. 6.

Abb. 4. Schema der Gelenkflächen am Epistropheus. Aus einer Rotationsfläche, die durch Rotation der Außenkontur um die eingezeichnete Achse entsteht, sind Flächen herausgeschnitten.

Abb. 5. Taluskopf mit ergänzten Flächen. Nach einer unveröffentlichten Abbildung von BRAUS. Vgl. auch BRAUS, Über das Sprunggelenk. Münch. med. Wochenschr. 1918, Nr. 30, S. 826 u. 827.

Abb. 6. Der Punkt A ist auf dem Grundglied fest. Dann sind B und C auf Kugelflächen beweglich.

Wir wollen damit die Betrachtung der zwangläufigen Verbände abschließen. Ihr Charakteristikum war, daß keinem Punkt des Bewegungsgliedes bei ihnen ein höherer als eindimensionaler Verkehrsraum zukam. Sie waren linienläufig. Die nicht zwangläufigen, die freiläufigen Verbände werden dann eingeteilt in solche, bei denen keinem Punkt ein Verkehrsraum von mehr als zwei Dimensionen zukommt, und solche, bei denen das der Fall ist.

Die ersteren wollen wir flächenläufige Verbände nennen, die letzteren raumläufige.

1) REULEAUX, Theoret. Kinematik, Bd. 1, 1875.

Als Beispiel flächenhafter Beweglichkeit bietet sich uns zunächst die sphärische Beweglichkeit, die wir an zwei Beispielen bereits kennen gelernt hatten. Sie ist erreicht, wenn wir in einem Dreieck (Abb. 6) einen Punkt festhalten. Dann haben die beiden anderen Punkte festen Abstand von diesem, sie sind also auf Kugelflächen beweglich, mit ihnen alle Punkte des Bewegungsgliedes. 0,2,2 ist also die Beweglichkeitsformel.

Wir hatten auf zweierlei Art diese Beweglichkeit zustande gebracht, einmal durch einen Bandverband (Abb. 1), bei dem in einem Fußpunkt im Grundglied drei an verschiedenen Punkten des Bewegungsgliedes befestigte Bänder zusammenliefen, und durch ein Kugelgelenk.

Wenn ich den geschlossenen Verband bewege, so laufen also alle Punkte des Bewegungsgliedes in Kugelflächen. In eine solche Fläche bringe ich einen Punkt, wenn ich den Verband schließe. Bei dem Kugelgelenk kann ich den Punkt dem Gelenkmittelpunkt nicht nähern, bei dem Bandverband ihn nicht weiter davon entfernen. Diese Fläche ist also eine Grenze, die der Punkt nicht überschreiten kann. An einem Bandpaar ist zunächst jeder Bandansatzpunkt P (Abb. 7, linke Seite) und bei dem aus 3 Bändern gebildeten Verband jeder weitere Punkt des Bewegungsgliedes eingeschlossen in eine unsichtbare Kugel. In dem Augenblick, wo der Punkt in die Oberfläche dieser Kugel eintritt, fangen die Mittel toter Führung an zu wirken. Suche ich z. B. den

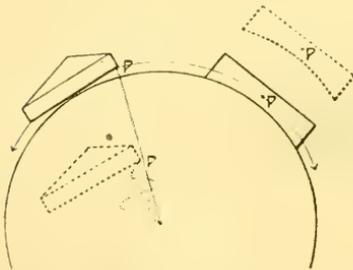


Abb. 7. Die linke Hälfte zeigt einen Punkt P als Bandansatz mit dem Kreise, aus dem er in der Zeichenebene nicht heraus kann; die rechte Seite einen Punkt P an der Pfanne eines Kugelgelenks. Im ersten Fall kann der Punkt vom Kugelmittelpunkt nicht entfernt, im letzteren ihm nicht weiter genähert werden.

Punkt P der Abbildung aus dem dünn gezeichneten Kreise beim Bandverband — linke Seite — nach außen, beim Kugelgelenk — rechte Seite der Abbildung — nach innen herauszudrücken, so entsteht eine zur Kugelfläche senkrechte Gegenkraft, die ich als einen Vektor in meine Zeichnung eintragen könnte. Diese Vektoren sind vergleichbar den Stütznormalen der REULEAUX'schen Stützungsgeometrie. Sie sind in etwas erweitertem Sinne Stütznormalen; sie stehen senkrecht zum Flächenelement dieser Stützfläche des Punktes F , wie wir die Kugelfläche nennen wollen.

Der Schluß besteht also darin, daß ich Punkte in Stützflächen einführe. Also der Bandapparat und das Kugelgelenk verhalten sich in der Hauptsache gleichartig darin, wie die Führung der Punkte zustande kommt und wie der Schluß hergestellt wird. Es werden Stützflächen hergestellt und die Punkte in diese Flächen gebracht.

Bei dem hier gezeichneten Kugelgelenk geschieht dies Hineinbringen von außen, bei dem Bandverband von innen. Drehe ich das Kugelgelenk um, mache ich die Pfanne zum Grundglied, den Kopf zum Bewegungsglied, so fällt auch dieser Unterschied fort.

Um andere flächenläufige Verbände kennen zu lernen, greifen wir wieder auf das Scharnier zurück. Wir begnügen uns aber nicht

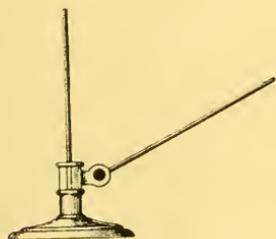


Abb. 8.

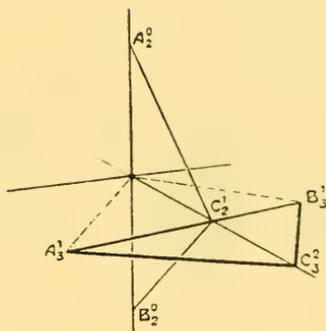


Abb. 9.

Abb. 8. Kinematische Kette aus drei Gliedern, die durch zwei Scharniere verbunden sind. Das schwarz gezeichnete ist das Bewegungsglied, das mit dem Fuß das Grundglied. Aus PETERSEN, „Bänderkinematik“.

Abb. 9. Kinematische Figuren zur Abb. 8. Das Achsenkreuz entspricht dem Grundglied. Aus der Bänderkinematik.

mit einem, sondern fügen zwei Scharniere hintereinander, wir bilden eine Kette, und zwar eine offene Kette von drei Gliedern (Abb. 8). Auch hier können wir nur immer die Beweglichkeit eines Gliedes gegen ein anderes betrachten. Wir wählen das erste zum Grundglied, das dritte zum Bewegungsglied. Das zweite oder Zwischenglied wird also zum Führungsmittel, zum Mittel toter Führung für den Verband, den Grund- und Bewegungsglied miteinander bilden. Um uns die Beweglichkeit des letzten Gliedes gegen das erste Glied klar zu machen, benutzen wir wieder kinematische Figuren. Wir zeichnen in jedes Glied ein Dreieck, dessen eine Seite jedesmal der Scharnierachse entspricht (Abb. 9).

Die beiden Dreiecke nennen wir $A_2B_2C_2$ des zweiten, $A_3B_3C_3$ des dritten Gliedes. A_2B_2 ist im Grund- und Zwischenglied, A_3B_3 im Zwischen- und Bewegungsglied fest.

Die Punkte der Geraden A_3B_3 müssen also relativ zum Grundglied dieselbe Beweglichkeit wie C_2 relativ zu diesem haben, d. h. sie sind zwangläufig.

Das Bewegungsglied besitzt also relativ zum Grundgliede eine zwangläufige Gerade.

Uns fehlt nun noch die Beweglichkeit des Punktes C_3 . Sein geometrischer Ort relativ zum Zwischenglied ist ein Kreis, das Zwischenglied ist relativ zum Grundglied zwangläufig, also besitzt C_3 relativ zum Grundgliede eine Verkehrsfläche, die durch die zwangläufige Bewegung des zum Zwischenglied festen Kreises entsteht.

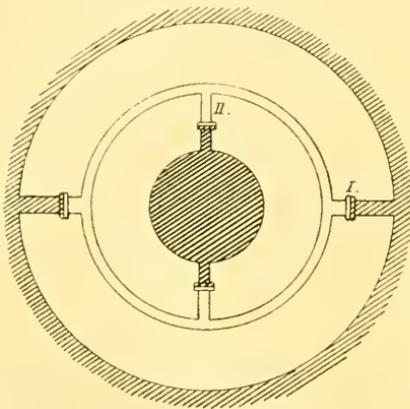


Abb. 10. CARDANI'sche Aufhängung. Das dunkel schraffierte Bewegungsglied ist durch zwei Scharniere *II* und *I* mit dem hell schraffierten Grundglied verbunden. Aus der Bänderkinematik.

gezeichneten Beispiel angenommen hatten, ich kann sie sich schiefwinklig kreuzen und einander parallel laufen lassen.

Ein solcher Verband mit sich schneidenden Achsen ist die CARDANI'sche Aufhängung, von der Abb. 10 eine Konstruktionsskizze zeigt. Wenn die zwangläufige Gerade des Bewegungsgliedes die feste Gerade des Zwischengliedes schneidet, so hat der Schnittpunkt offenbar auch die Beweglichkeit 0.

Die zwangläufige Gerade dreht sich um einen Punkt, der auf ihr liegt. Die Beweglichkeitsformel heißt dann 0,1,2.

Die Beweglichkeit des Endgliedes hat also die Formel 1,1,2. Die Punkte der zwangläufigen Geraden sind besondere Punkte, nur diese sind zwangläufig, C_3 ist ein beliebiger Punkt. Raumläufige Punkte gibt es nicht, deshalb nenne ich den Verband flächenläufig. Welcher Art die Flächen sind, hängt von der relativen Lage der beiden Scharnierachsen ab.

Ich kann diese sich schneiden lassen, sich rechtwinklig kreuzen lassen, wie wir das schon bei dem

Die Abb. 11 zeigt eine Anordnung, in der sich die beiden Achsen schiefwinklig schneiden: Die Flächen, in denen die flächenläufigen Punkte laufen, sind in dem Falle mit der Beweglichkeit $0,1,2$ Kugel­flächen oder Teile von solchen. Es handelt sich ja wieder um ein Dreieck, dessen eine Ecke festgehalten wird, dessen zweite Ecke zwang­läufig ist.

Ein solcher $0,1,2$ -Verband wird auch durch das Ellbogengelenk gebildet.

Durch den Oberarm und Unterarm wird eine dreigliedrige Kette gebildet. Diese Kette ist geschlossen.

Den Humerus betrachten wir als Grundglied, die Speiche mit der dazu fest gedachten Hand als Bewegungsglied (Abb. 12).

Mit dem Humerus ist die Elle verbunden, und zwar durch ein Scharnier. Die Elle besitzt also gegen den Humerus die Beweglichkeit $0,01$. An die Elle

schließt sich die Speiche, wiederum durch ein Scharnier, das aber gerade wie die Scharniere einer Tür in zwei Teile geteilt ist; ein proximaler und ein distaler Teil ist vorhanden. Die Speiche besitzt also gegen die Elle die Beweglichkeit $0,0,1$. Nun

ist die Speiche wieder mit dem Humerus verbunden, und zwar durch ein Kugelgelenk; dieses würde allein also die Beweglichkeit $0,2,2$ ermöglichen. Dieses Gelenk wollen wir einen Augenblick unberücksichtigt lassen.

Die beiden Scharnierachsen schneiden sich. Der Punkt, in dem das geschieht, ist sowohl zur Speiche wie zur Elle, wie zum Humerus fest. Wir betrachten die Speiche, an die wir uns etwa noch die Hand fest und unbeweglich angeschlossen denken können, als Bewegungsglied.

Die Abbildungen (12 a—d) sollen dazu dienen, die zustande kommende Beweglichkeit zu erläutern. In die beiden Knochen Radius und Ulna ist je ein Dreieck eingezeichnet (Abb. 12 a). Eine Seite, die Achse des von Ulna und Radius gebildeten Scharniers, ist beiden Dreiecken gemeinsam. Da diese Seite die Achse des von Ulna und Humerus

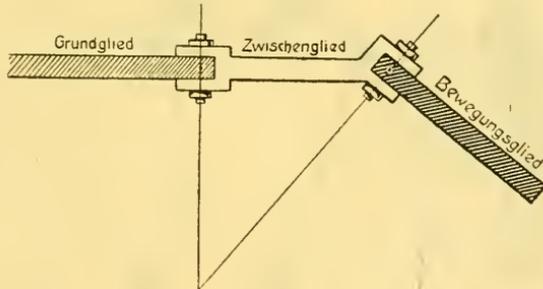


Abb. 11. Kinematische Kette aus drei Gliedern mit sich schneidenden Scharnierachsen. Aus der Bänderkinematik.

gebildeten Scharniers schneidet, so ist die eine Ecke des zum Radius festen Dreiecks auch relativ zum Humerus¹⁾ fest, hat also die Beweglichkeit 0. Die Ecke des zum Radius festen Dreiecks, die dem Radius und der Ulna gemeinsam ist, hat die Beweglichkeit 1, entspricht einem beliebigen Punkt der Ulna, deren Beweglichkeit relativ zum Humerus 0,01 war. Diese Ecke ist also zwangsläufig. Die dritte Ecke endlich hat dann die Beweglichkeit 2, womit 0,1,2 die Beweglichkeit des Radius gegen den Humerus ist. Abb. 12 b zeigt die kinematischen Figuren allein. Diese Beweglichkeit wird ohne das Humero-Radialgelenk erreicht, wie die Modellskizze (Abb. 12 d) zeigt.

Das Kugelgelenk zwischen Radius und Humerus ist aber auch vorhanden. Dieses Gelenk hat die Bedeutung, den Radius unmittelbar gegen den Humerus abzustützen und doch die Beweglichkeit nicht

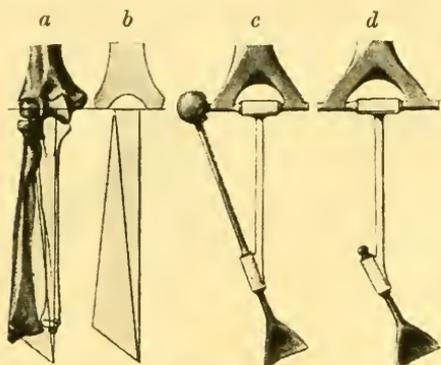


Abb. 12. Die Abbildung soll eine Konstruktionsanalyse des Ellbogengelenks geben. *a* zeigt die Knochen mit eingezeichneten kinematischen Figuren; *b* diese allein; *c* eine freie Nachkonstruktion; *d* eine ebensolche, in der aber das Kugelgelenk weggelassen ist. Das handförmige Bewegungs-glied hat offenbar in *d* dieselbe Beweglichkeit wie in *c*.

einzuengen. Wenn ich einen Druck auf den Radius wirken lasse, entsprechend seiner Längenausdehnung, wie das etwa durch den aufgestützten Handballen geschieht, so wird dieser Druck nur sehr ungünstig auf die Ulna übertragen. Er wirkt nahezu parallel den Berührungsflächen. Er wird auf den Humerus unmittelbar übergeleitet, und das geht, wenn man zwischen beiden Teilen ein Gelenk anbringt, das die Beweglichkeit 0,1,2 zuläßt. 0,2,2 enthält selbstverständlich auch 0,1,2. Wir können diesen Sachverhalt auch so ausdrücken, daß das Humero-Radialgelenk eine statische Bedeutung hat, eine Bedeutung für die Festigkeit. Die Beweglichkeit würde auch erzielt werden, wenn dieses Gelenk nicht bestände, sondern eine lockere Gewebsmasse zwischen den Knochen vorhanden wäre. Die Modellskizze (Abb. 12 c) zeigt den Verband mit dem Kugelgelenk. Vorbedingung der Konstruktion in starren Materialien ist natürlich, daß der Mittelpunkt des Kugelgelenks und der Schnittpunkt der beiden Scharnierachsen zusammenfallen.

1) Zum Radius, zur Ulna und zum Humerus.

Auch Verbände von der Beweglichkeit 1,1,2, bei denen die zwangsläufige Gerade sich nicht um eine sie schneidende Achse dreht, finden wir im menschlichen Körper. Wir wollen dafür als Beispiel zunächst die Vereinigung der beiden Sprunggelenke betrachten. Eines der beiden Gelenke hatten wir schon angeführt. Das untere Sprunggelenk ist ein Scharnier, das obere ebenfalls. Beide Achsen kreuzen sich schief. Betrachte ich den Unterschenkel als Grundglied, den Fuß distal vom Talus als ein einheitliches, in sich unbewegliches Bewegungsglied, so erhält jeder Punkt dieses Gliedes, der außerhalb der Achse des unteren Sprunggelenks liegt, eine Verkehrsfläche. Diese Verkehrsfläche ist eine Wulstfläche, die durch Rotation eines Kreises um eine zu seiner Ebene schiefe Achse entsteht. Schneide ich diese Fläche durch die Bildungsachse, erhalte ich eine Kurve, die in die Gruppen der Lemniskaten gehört. Wenn die Entfernung der beiden Achsen im Verhältnis zur Entfernung des Punktes, dessen Verkehrsfläche ich betrachte, von diesen Achsen verhältnismäßig klein ist, so nähert sich die Fläche sehr einer Kugelfläche. Man macht keinen großen Fehler, sie als solche zu behandeln; dann wird der 1,1,2-Verband als 0,1,2-Verband behandelt¹⁾. Damit wollen wir die Betrachtung der flächenläufigen Verbände abschließen und noch ein Beispiel eines raumläufigen Verbandes betrachten. Wir hatten einen zwangsläufigen Verband betrachtet mit einer festen Geraden, einen flächenläufigen mit einer zwangsläufigen Geraden, als Beispiel der raumläufigen regulären Verbände soll ein Verband mit flächenläufiger Gerader dienen, d. h. ein Verband, bei dem das Bewegungsglied eine feste Gerade enthält, deren Punkte alle in Flächen laufen.



Abb. 13. Ein aus Rolle und Kugel bestehendes Berührungspaar. Die Achse der Rolle ist bei aufrechterhaltenem Schluß relativ zur Kugel flächenläufig.

Ein solcher Verband findet sich im Kiefer des Kabeljau. Die zum Kiefer gehörigen Knochen bilden bei diesem Tier mit dem Schädel zusammen eine fünfgliedrige, geschlossene kinematische Kette, in der drei Scharniere und zwei Gelenke von der gleich näher zu kennzeichnenden Art anzutreffen sind. Die beiden Kiefersuspensorien, speziell das Hyomandibulare und das Palatinum, sind durch Scharniere

1) Diese Vereinfachung wurde von O. FISCHER bei seiner Analyse des Sattel- und Ellipsoidgelenks zuerst eingeführt.

derselben Achse mit dem Schädel verbunden, mit diesem — speziell dem Quadratum — das Articulare durch den raumläufigen Verband und beide Dentalien unter sich durch ein drittes Scharnier.

Das eigentliche Kiefergelenk — das Gelenk zwischen Quadratum und Articulare — besteht aus einer Rolle und einer Fläche, die ein Ausschnitt aus einer Kugelfläche ist. Die Kugelfläche gehört dem Kiefer, die Rolle dem Quadratum an. Beide passen so ineinander, daß der größte Kreis der Kugel der Erzeugungskreis der Rolle ist (Abb. 13).

Nun erhalten wir eine verschiedene Beweglichkeitsformel, je nachdem wir den die Rolle tragenden Teil oder den die Kugelfläche tragenden Teil zum Grund- oder Bewegungsglied wählen.

Wir erklären zunächst die Rolle für fest. Dann herrscht bei einem Schluß, der die beiden Flächen in den größten Kreisen der Achsen- oder Hauptschnitte in Berührung erhält, keine andere Bedingung als die, daß der Kugelmittelpunkt zwangsläufig ist. Die Kugel läuft ja in einer Rinne, die sie stets in einem Kreis berührt! Die zwangsläufige Bahn des Kugelmittelpunktes ist ein Kreis.

Die Beweglichkeitsformel heißt also 1,3,3.

Alle andern Punkte sind raumläufig. Das ergibt sich daraus, daß für jede Lage des Mittelpunktes der Kugel jeder andere Kugelpunkt eine Verkehrsfläche hat, für alle Lagen zusammen also einen Verkehrsraum.

Nun kehre ich das Paar um. Die Kugel wird zum Grundglied, die Rolle zum Bewegungsglied. Dann hat jeder Punkt der Rollachse von dem Kugelmittelpunkt einen konstanten Abstand. Die Punkte der Rollachse sind also flächenläufig, die Beweglichkeit ist 2,2,3.

Verweilen wir noch einen Augenblick bei einem Verbands, der durch zwei sich berührende Kugeln dargestellt wird (Abb. 14). Er würde die Beweglichkeit 2,3,3 haben. Die Berührung ist punkthaft. Die Stabilität des Verbandes ist nicht sehr groß und die Druckübertragung ungünstig, da selbst bei etwas deformierbaren Stoffen die Spannungslinien sich alle auf die kleine Berührungsfläche zusammendrängen würden. Die bezogene Spannung würde hier sehr groß werden. Wenn wir aus dem Paar nun eine Kette bilden, so können wir, ohne die Beweglichkeit zu ändern, zwei Kugelgelenke daraus machen (Abb. 15). Wir erhalten dann nichts anderes als einen Discus interarticularis, eine Gelenkzwischenscheibe, wie wir sie z. B. beim Kiefergelenk des Menschen finden. Nur sind die Dinge hier weitgehend deformierbar.

Die Art, wie ich hier versucht habe, Ihnen die Beweglichkeit von Gelenktypen zu schildern, kann man als die konstruktiv geometrische bezeichnen. Man kann das ganze Problem auch analytisch behandeln, wobei dann der Begriff des Freiheits- oder Mannigfaltigkeitsgrades in seine Rechte tritt.

Ein Punkt hat gegenüber einem Koordinationssystem drei Freiheitsgrade, d. h. seine Lage ist durch drei Angaben bestimmt und ich kann jede dieser Koordinaten unabhängig voneinander verändern.

Verbinde ich nun diese drei Koordinaten durch eine Gleichung $x = f(y, z)$, so behalte ich nur zwei freie Koordinaten. Lasse ich diese Gleichung für die Beweglichkeit des Punktes gegenüber dem Koordinatensystem gelten, so hat der Punkt nur zwei Freiheitsgrade. Diese Gleichung bedeutet eine Fläche, und diese Fläche ist nichts anderes als die Verkehrsfläche des Punktes, der also flächenläufig ist

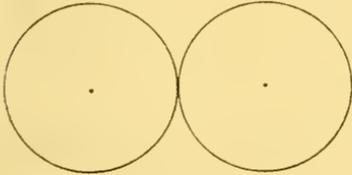


Abb. 14.

Abb. 14. Mittelpunktschnitt durch zwei sich berührende Kugeln.

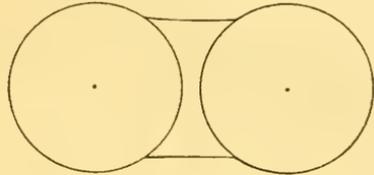


Abb. 15.

Abb. 15. Kette aus drei Gliedern mit zwei Kugelgelenken. Die Doppelpfanne ist ein Discus interarticularis.

und dessen Verkehrsfläche durch die spezielle Form der Gleichung näher bestimmt wird. Bei zwei Gleichungen haben wir Zwanglauf, einen Freiheitsgrad des Punktes relativ zu dem Koordinatensystem vor uns.

Die drei Punkte unserer kinematischen Figur, des Dreiecks, haben zusammen neun Koordinaten. Daß dieses Dreieck und mit ihm der ganze Körper, der durch dieses Dreieck bestimmt wird, starr ist, kommt zum Ausdruck darin, daß die drei Punkte festen Abstand voneinander haben. Zwischen den neun Koordinaten bestehen also drei Gleichungen, wovon jede eine Kugelgleichung ausdrückt. Diese Gleichungen kann man als die Bedingungen der Starrheit des Punktsystems bezeichnen. Es bleiben also sechs freie Koordinate übrig, die die bekannten sechs Freiheitsgrade eines starren Körpers relativ zu einem andern verkörpern.

Die Wirkung eines Verbandes besteht nun darin, neue Bedingungen für die Beweglichkeit zu schaffen, neue Gleichungen zwischen den neun Koordinaten zu liefern. Die Gleichungen kann man als die Wirkungsgleichungen des Verbandes bezeichnen, jede Gleichung schränkt die Beweglichkeit um einen Freiheitsgrad ein. Man sieht, der zunächst etwas inhaltlere Satz, daß Gelenke und andere Verbände Einrichtungen sind, um Bewegungen zu verhindern, die Möglichkeit der Bewegung einzuschränken, gewinnt hier eine neue Beleuchtung. Die Mittel toter Führung liefern Einschränkungsgleichungen der Beweglichkeit.

Machen wir uns das an einem Beispiel klar. Wenn ich an einem Dreieck die drei Eckpunkte flächenläufig mache, z. B. auf exzentrischen Kugelflächen, so erhalte ich drei Flächengleichungen, die außer den Starrheitsgleichungen die neun Koordinate, x_a, y_a, z_a für den Punkt A, x_b, y_b, z_b für den Punkt B und x_c, y_c, z_c für den Punkt C, auf drei freie Koordinaten einschränken. Ein solcher Verband hat also drei Freiheitsgrade.

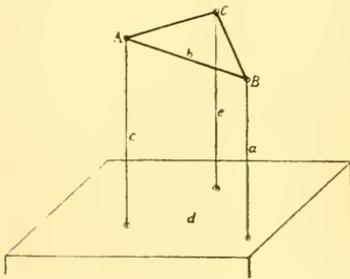
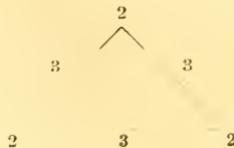


Abb. 16. Das Dreieck ABC ist das Bewegungsglied b , das durch drei Arme a, e, c und sechs Kugelgelenke mit dem Grundglied d verbunden ist. Die Abbildung kann auch einen Bandverband vorstellen, wenn man a, e, c als Bänder betrachtet. Aus der Bänderkinematik.

eines Bandverbandes bin ich nicht an Kugelflächen dabei gebunden. Ersetze ich die Einzelbänder durch konvergierende Systeme, so kann ich die Punkte auf sehr verschieden gestalteten Flächen führen, auf Ellipsoiden usw. Die Beweglichkeitsformel eines solchen Verbandes, den man passend Dreifachkurbel nennen kann, ist komplizierter. Wir müssen sie



schreiben, denn außer den drei Eckpunkten ist kein Punkt flächenläufig, die übrigen sind raumläufig.

Für das Kugelgelenk heißen die drei Gleichungen, wenn A der unbewegliche Punkt und zugleich Mittelpunkt des Koordinatensystems ist, durch das wir das Grundglied darstellen: $x_a = 0$, $y_a = 0$, $z_a = 0$. Setzen wir nun $a = \infty$, so gehen die Kugelflächen, auf denen die Punkte des Verbandes verkehren, über in Ebenen. Und in der Tat läßt sich die ebene Beweglichkeit, bei der alle Punkte des Verbandes zwang- oder flächenläufig in parallelen Ebenen laufen, als Spezialfall der allgemeinen sphärischen Beweglichkeit behandeln. Alle Verbände, zwangläufige Kurbeln, Zahnräder und ähnliches, die in ebener Ausführung möglich sind, lassen sich auch in sphärischer Beweglichkeit ausführen und umgekehrt. 0,2,2 bedeutet also die Beweglichkeit eines Kugelgelenks oder in der Schreibart $0\infty,2,2$ ein ebenes Gelenk, wie es durch zwei aufeinander schleifende ebene Platten geliefert wird.

Beide Gelenke haben drei Freiheitsgrade. Es ist dies der einzige Fall, in dem flächenläufige Verbände mehr als zwei Freiheitsgrade haben, oder daß Verbände von drei Freiheitsgraden nicht raumläufig sind. Erst durch diese Klarstellung der Zusammengehörigkeit ebener und sphärischer Beweglichkeit erhält unsere Betrachtungsart ihre volle Abrundung.

Ich bin am Ende meiner Darlegungen. Ich will nicht verhehlen, daß auch bei der Darstellungsmethode, die ich hier vorzulegen soeben versucht habe, die nicht regulären Verbände bei synthetischer und analytischer Behandlung viele Schwierigkeiten behalten. Man kann sie vielfach als Summen regulärer Verbände auffassen.

Bei den Gelenken des menschlichen Körpers tut man gut, sie immer zunächst als reguläre Verbände aufzufassen, in vielen Fällen, mit Ausnahme des Kniegelenks, vielleicht in allen, kommt man dabei schon zu recht weitgehenden Annäherungen.

So kann man vielleicht systematisch das Gebiet der tierischen Gelenke bearbeiten.

(Eingegangen am 21. August 1918.)

Nachdruck verboten.

Die Abducensbrücke beim Menschen, ein Rest der primären Schädelwand.

Von MAX VOIT.

Mit 3 Abbildungen.

Seit mehreren Jahren mache ich im Präpariersaalunterricht auf eine Bildung aufmerksam, die meines Wissens bisher in der anatomischen Literatur keine Erwähnung gefunden hat, obwohl sie des morphologischen Interesses nicht entbehrt; ich möchte das Gebilde die *Abducensbrücke* nennen.

Der N. abducens tritt bekanntlich an der Seitenwand der hinteren Schädelgrube, etwa 6 mm unterhalb des N. trigeminus in das Gewebe der Dura mater ein, die hier die medial-hintere Fläche der Schläfenpyramide deckt. Er verläuft nun, von der dickeren Masse der harten Hirnhaut überlagert, während eine nur dünne periostale Bindegewebslage ihn vom Knochen trennt, etwa 6 mm lang in der hinteren Schädelgrube nach vorn; dann tritt er über die obere Kante der vorderen Pyramidenspitze ins Gebiet des der mittleren Schädelgrube angehörigen Sinus cavernosus, wo er sich über die Art. carotis int. hinweg auf deren lateral-untere Seite wendet. Hier an der Spitze der Schläfenpyramide ist das den Nerven überdeckende Duralgewebe von ansehnlicher Dicke und enthält unter der derben gegen den Gehirnraum gerichteten Grenzlamelle cavernöse Räume, die sich einerseits in den Sinus cavernosus, anderseits in den Sinus petrosus superior und inferior fortsetzen. Spaltet man also hier von der Schädelhöhle aus die innere Grenzlage der Dura, so sieht man zunächst diese cavernösen Räume und, nach Ausräumung des in ihnen gelegenen Blutgerinnsels und der sie durchsetzenden lockeren und zarten Balken am Grunde der Räume, den sechsten Hirnnerven. In der Mehrzahl der Fälle ist nun der Nerv hier, gerade wo er über die obere Pyramidenkante tritt, von einem derben Bindegewebszuge überbrückt, der sich durch seine feste Beschaffenheit von den zarten Sinusbalken sofort unterscheidet und infolgedessen bei der erwähnten schonenden Ausräumung des Sinus ohne besondere Präparation stehen

bleibt. Das straff gespannte Band erstreckt sich von der oberen Felsenbeinkante lateral vom Abducens über den Nerven hinweg zu der nach dem Proc. clinoides posterior ansteigenden Seitenkante des Dorsum sellae. Ich fand das Band, seitdem ich darauf achtete, in fast allen Fällen, jedoch kann es gelegentlich fehlen; seine Stärke ist

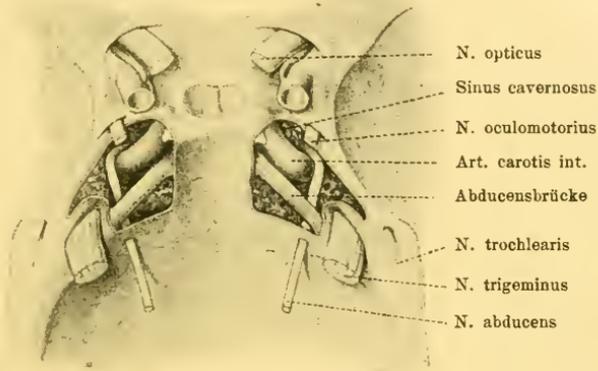


Abb. 1.

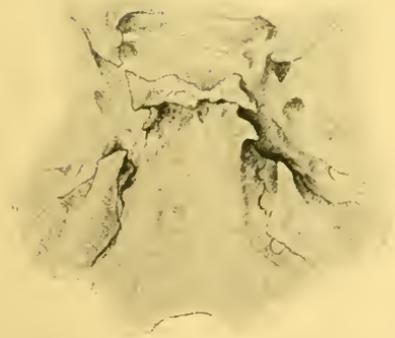


Abb. 2.



Abb. 3.

recht variabel und kann bis zu 2 mm Durchmesser betragen (Abb. 1). Es besteht im allgemeinen aus parallelfaserigem Bindegewebe, hat jedoch die Neigung, von den beiden Ansatzpunkten aus zu verknöchern. Man findet daher häufig an vorsichtig mazerierten Schädeln die beiden sich gegenüberstehenden und entgegenragenden Knochenzacken (Abb. 2); in einem Falle fand ich fast das ganze Band vom hinteren Ansatz-

punkte aus verknöchert (Abb. 3), so daß hier der N. abducens durch einen nahezu vollständig geschlossenen engen Knochenkanal verlief.

Die Lage des so gebildeten Foramen oder Canalis N. abducentis stimmt durchaus überein mit der des primitiven Abducensloches, durch das der sechste Hirnnerv bei den Sauropsiden den Schädelraum verläßt. Betrachtet man etwa das GAUPP'sche Modell des Primordialschädels von *Lacerta*, so sieht man den vordersten Teil der Basalplatte da, wo sich die *Crista sellaris* und die als Teil der Seitenwand aufsteigende *Pila prootica* an sie anfügt, von einer Öffnung durchbohrt, durch welche der N. abducens aus dem Schädelraum in den extrakapsulär über dem Proc. basiptyergoideus gelegenen Raum, das von GAUPP (1900) sog. *Cavum epiptericum*, eintritt. In ganz entsprechender Lage findet sich das Abducensloch an einem von mir gefertigten Modell des Primordialkraniums von *Trionyx ferox*. Beim Säugetier ist nun bekanntlich der bei *Lacerta* vor der Ohrkapsel gelegene Seitenteil der Basalplatte durch Aushöhlung seitens des stärker auswachsenden Schneckenganges in die Pars cochlearis der Ohrkapsel mit einbezogen; es erstreckt sich daher hier die Schneckenkapsel mehr oder minder nahe bis an die der *Crista sellaris* von *Lacerta* entsprechende *Crista transversa*, die Wurzel des *Dorsum sellae*, heran. Die Austrittsstelle des sechsten Hirnnerven aus dem primären Schädelraum in das beim Säuger in den definitiven Schädel mit einbezogene *Cavum epiptericum* muß sich also hier zwischen vorderer Kuppel der Pars cochlearis der Ohrkapsel und Seitenwand des *Dorsum sellae* finden. Jedoch ist hier am Primordialkranium von Säugerembryonen ein allseitig von Knorpel umschlossenes Foramen gewöhnlich nicht vorhanden; es hängt mit der überhaupt beim Säuger in dieser Region aufgetretenen weitgehenden Reduktion der primordialen Seitenwand zusammen, daß die den N. abducens bei den Sauriern überbrückende Knorpelspange hier zumeist unterdrückt wurde. An vielen Primordialschädeln von Säugern, so von *Echidna*, *Talpa*, *Canis*, mehreren Walen u. a., läßt sich die Stelle, an welcher der N. abducens aus dem primären Schädelraum in das *Cavum epiptericum* eintritt, überhaupt nicht mit voller Genauigkeit bestimmen. Besser ist das schon beim Knorpelschädel des Kaninchens der Fall, wo der sechste Hirnnerv in einem von mir beschriebenen Falle (Vort, 1909) zwischen zwei deutlichen Resten der primären Schädelwand, dem „Restknorpel b“ und dem lateralen Pfeiler des *Dorsum sellae* unter einem verdichteten Bindegewebszuge über die seitlichen Teile der *Crista transversa* ins *Cavum*

epiptericum tritt. Ein vollständiges Foramen N. abducentis beschreibt MEAD (1909) beim Schwein. Dieses ist allerdings wesentlich weiter als zum Durchschnitt des Nerven allein nötig wäre; es ist größtenteils mit Bindegewebe erfüllt und MEAD hält es daher nicht für völlig homolog mit dem Abducensloch der Reptilien; immerhin ist sicher die das Loch abschließende, den Abducens überbrückende Knorpelspange, die sich vom Proc. clinoides posterior zum Vorderrand der Ohrkapsel erstreckt, als ein Teil der primitiven reptiloiden Schädelseitenwand aufzufassen: der Nerv tritt unter ihr hindurch ins Cavum epiptericum ein. Bemerkenswert ist, daß nach MEAD in einem späteren Stadium beim Schwein jene Knorpelspange nicht mehr vorhanden ist. In diesem nur vorübergehenden Auftreten kommt die Labilität zum Ausdruck, der die primitive Schädelseitenwand beim Säuger unterworfen ist, bei dem sie ja bestimmt ist, in ihrer den Schädelraum begrenzenden Funktion durch die sekundäre „Alisphenoidwand“ ersetzt zu werden. Es scheint mir sogar nicht ausgeschlossen, daß die von MEAD beobachtete Verschiedenheit in der Abgrenzung des Abducensloches beim Schwein keine zeitliche, sondern eine individuelle ist. Zeigen sich doch auch sonst in der Ausbildung der Reste der primären Seitenwand große individuelle Unterschiede; so sind z. B. die von mir beim Kaninchen beschriebenen „Restknorpel“ in einem Falle vorhanden, in einem anderen des sonst völlig gleichen Alters- und Entwicklungsstadiums fehlen sie völlig; es sind sogar beim gleichen Individuum Unterschiede zwischen links und rechts vorhanden, indem der am weitesten vorn gelegene „Restknorpel“, um dessen vorderen Rand die Art. carotis int. nach innen tritt und der jedenfalls als knorpelige Anlage des Proc. clinoides medius zu deuten ist, nur links ausgebildet ist, rechts völlig fehlt. Auch beim Menschen ist der Proc. clinoides medius und ebenso die Proc. clinoides anterior und posterior und die sie verbindende Interclinoidspange jedenfalls als Reste der primären Seitenwand anzusehen und kommen vermutlich alle diese Bildungen gelegentlich zu knorpeliger Anlage; welche großen Verschiedenheiten der Ausbildung diese Teile aber unterliegen, ist bekannt.

Was speziell das Verhalten des Abducensloches an den bisher zur Darstellung gelangten Knorpelschädeln von Primaten betrifft, so ist besonders der Befund hervorzuheben, den EUGEN FISCHER am Primordialkranium von *Semnopithecus maurus* machte; eine vom Dorsum sellae ausgehende Knorpelspange zieht hier lateralwärts, berührt mit

ihrer Spitze beinahe die vordere Kuppel der Schneckenkapsel, an welche sie schließlich noch durch eine kurze derbe Bindegewebsbrücke angeheftet ist; durch das so gebildete Foramen tritt der N. abducens. FISCHER bemerkt dazu; „Ich zweifle nicht, daß dieser Knorpelzapfen und der ihn ergänzende kurze Strang die Reste der das Reptil-Abducensloch vorn abschließenden Knorpelspange der Eidechse sind.“ Beim *Macacus cynomolgus* fand FISCHER jenen Knorpelfortsatz sowie den Strang viel geringer entwickelt.

Beim Menschen ist am bekannten HERTWIG'schen Modell von einem Abducenskanal nichts zu sehen; der Nerv muß die verhältnismäßig schmale Einsattelung zwischen vorderer Kuppel der Oberkapsel und Seitenwand des Dorsum sellae passieren; eine knorpelige Überbrückung dieses Sulcus ist aber nicht vorhanden. Auch in einer mir vorliegenden Schnittserie durch den Kopf eines etwas älteren menschlichen Embryos als der HERTWIG'sche finde ich keine Andeutung einer solchen Überbrückung.

Trotzdem zweifle ich nicht daran, daß die von mir am erwachsenen menschlichen Schädel gefundene bindegewebige, unter Umständen verknöchernde Abducensbrücke durchaus mit der von FISCHER bei *Semnopithecus* beschriebenen Bildung und damit mit der bei den Reptilien den Abducens überbrückenden Knorpelspange übereinstimmt, da ihre Lage mit jener identisch ist. Ja ich glaube, daß auch beim Menschen hier manche individuelle Verschiedenheit vorkommen und wohl gelegentlich jene Brücke auch im Knorpelstadium angelegt sein wird. Darauf deutet eine Bemerkung, die R. VIRCHOW (1857) in seiner Abhandlung über die Entwicklung des Schädelgrundes macht; nach VIRCHOW findet sich beim dreimonatigen menschlichen Fetus „zuweilen etwas unterhalb der *Processus clinoides posteriores* jederseits noch ein zweiter, lateraler Knorpelfortsatz, der sich etwas schräg nach hinten, seitlich und unten wendet; daraus entsteht der bald größere, bald kleinere *Proc. occipitalis* (LODER) sive *basilaris* (Sue).“ Schon E. FISCHER vermutet, daß dieser von VIRCHOW beschriebene Knorpelfortsatz mit der von ihm bei *Semnopithecus* beschriebenen Bildung identisch sei; das scheint mir durchaus wahrscheinlich.

Ob außer der morphologischen Bedeutung als Rest der ursprünglichen Schädelseitenwand der Abducensbrücke auch eine praktisch-medizinische zukommt, möchte ich nicht ohne weiteres behaupten. Namentlich in den Fällen, wo sie mehr oder minder weitgehend verknöchert ist, der N. abducens also in einem zwar kurzen aber engen

Knochenkanal eingeschlossen wird, ist es wohl denkbar, daß der Nerv ähnlichen Schädlichkeiten ausgesetzt ist, wie andere einen Knochenkanal durchsetzende Nerven, d. h. Druck, Verletzung bei Fraktur des umgebenden Knochens u. dgl. Es empfiehlt sich jedenfalls, auf etwaiges Vorkommen solcher Fälle zu achten.

Literatur.

- FISCHER, EUG., Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 5, H. 3, 1903.
- GAUPP, ERNST, Das Chondrokranium von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte von MERKEL-BONNET Abt. I, Bd. 15, H. 49, 1900.
- MEAD, CH. S., The Chondrocranium of an Embryo Pig, *Sus scrofa*. American Journal of Anatomy Vol. 9, Nr. 2, 1909.
- VIRCHOW, RUD., Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes im gesunden und krankhaften Zustande. Berlin 1857.
- VOIT, MAX, Das Primordialekranium des Kaninchens. Anat. Hefte v. MERKEL-BONNET Abt. I, Bd. 38, 1909.

(Eingegangen am 16. Oktober 1918.)

Nachdruck verboten.

Die Nase des Elchs (*Alce alces L.*).

VON ARNOLD JACOBI.

Mit 5 Abbildungen.

(Aus dem Zoologischen Museum in Dresden.)

Unter den Eigentümlichkeiten, die den Elch oder das Elen vor den anderen Hirschen auszeichnen, ist die Ausdehnung der äußern Nase und der Oberlippe zu einer Art Rüssel nicht die geringste; sie ist es, die samt der mächtigen Größe des Tieres den Vergleich mit einem Pferde immer wieder wachruft. Von vorn gesehen ist die Nase breit mit sehr großen, nach der Seite und nach hinten in eine Windung und tiefe Einkerbung erweiterten Nasenlöchern, dementsprechend die Oberlippe nach den Seiten zu fast viereckiger Form verbreitert, wulstig dick und so lang, daß sie beträchtlich über die Unterlippe hängt. Im Profil ist der ganze Schnauzenteil des Gesichtes nicht in gerader Linie abfallend wie bei den meisten Wiederkäuern, sondern aufgetrieben, so daß der Nasenrücken fast höher liegt als die Stirn, und dann wieder nach der Oberlippe steil abschüssig (Abb. 1). Die Lippen sind sehr beweglich, was dem Elch beim Abreißen der zur Nahrung bevorzugten Zweige und Blätter zustatten kommt.

Der Nasen-Oberlippenteil des Kopfes kann aus Gründen der vergleichenden Morphologie, die an anderem Orte zur Sprache kommen, noch kein Rüssel genannt werden. Über dessen Stütz- und Bewegungsapparat sei einiges mitgeteilt. Das Knochengengerüst der äußeren Nase ist im Verhältnis zur Höhe und Breite des Organs sehr unbedeutend (Abb. 2). Zwar sind die Intermaxillaria distal erheblich verlängert, dafür aber längs der Maxillaria ganz niedrig, und die Nasalia so verkürzt, daß sie sich gar nicht mit den Intermaxillaria berühren. Einigen Ersatz



Abb. 1.

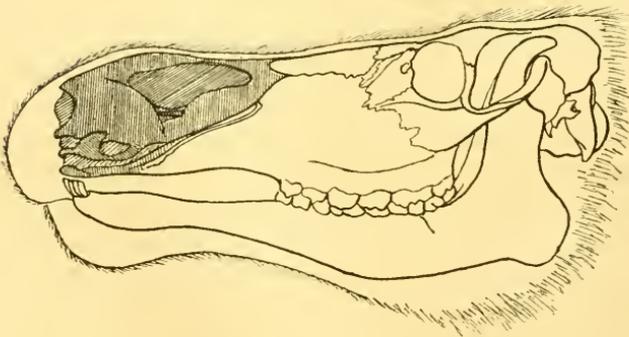


Abb. 2.

Abb. 1. Kopf von *Alce alces* L. ♀. Etwa $\frac{1}{6}$ nat. Größe.

Abb. 2. Kopf von *Alce alces* L. mit eingezeichneten Hartteilen. Die Nasenknorpel sind schraffiert. $\frac{1}{6}$ nat. Größe.

für diese Verkümmerng der Nasenbeine liefern die inneren Nasenknochen, von denen die *Lamina perpendicularis* als verknöchertes Scheidewandknorpel und die *Maxillo-turbinalia* die *Nasalia* um die Hälfte ihrer Länge nach vorn überragen. Gerade umgekehrt zeigt

sich das Knorpelgerüst in einer mächtigen Entwicklung, die meines Wissens von keinem anderen Huftiere erreicht wird und geradezu ein Knorpelskelet als Ersatz für die Rückbildung des knöchernen Nasenrahmens darstellt. In Anlehnung an die am besten untersuchten Verhältnisse bei *Bos taurus*, nach der Wiedergabe von ELLENBERGER und BAUM¹⁾, findet man die knorpelige Nasenscheidewand weit nach vorn angezogen, und zwar dorsal als Widerlager für das Nasenfeld (Muffel), ventral als Verlängerung des Zwischenkiefers und gleichzeitig als dessen Verbreiterung, um der wulstigen Oberlippe eine Stütze zu bieten (Abb. 3 u. 4a). Der dorsal von der Scheidewand abzweigende Seitenwandknorpel (Abb. 3b) ist viel ausgesprochener in eine dorsale und eine ventrale Hälfte geteilt als bei anderen

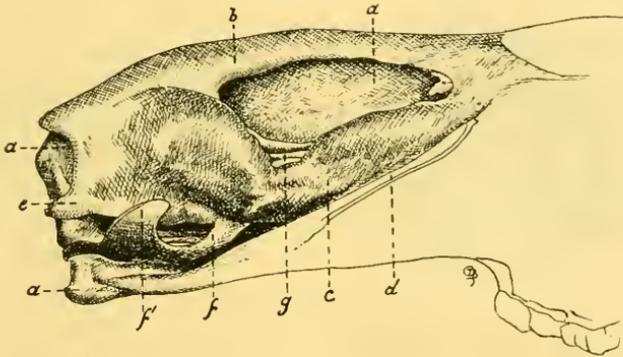


Abb. 3.

Abb. 3. Nasenknorpel von *Alce alces* L. freipräpariert. Etwa $\frac{1}{3}$ nat. Größe. *a* Nasenscheidewand, *b* dorsaler Seitenwandknorpel von links, *c* ventraler Seitenwandknorpel, *d* Intermaxillare, *e* keilförmiger Vorsprung des Seitenwandknorpels, *f* Ansatzknorpel mit seinem Querstück, *g* S-förmiger Knorpel.

Wiederkäuern, und zwar durch die kaudale und besonders vorn auch ventrale Ausdehnung der nur mit Bindegewebe ausgefüllten Lücke, die sich infolgedessen der Spitze des Nasenbeins nähert. In der Mittellinie (wie Abb. 4 zeigt, nicht immer symmetrisch) der Dorsanfläche des dorsalen Seitenwandknorpels zieht sich jene Längsfurche, die auch auf dem äußeren Nasenrücken erkennbar ist. Aus der vorderen Seitenwand springt ein keilförmiger Vorsprung heraus (Abb. 3 u. 4e), der vorn etwas über die Nasenscheidewand herausragt und sich stark nach außen biegt, um dem inneren (medialen) Nasenflügel Halt zu

1) 1915, Handbuch d. vergl. Anat. d. Haustiere, 14. Aufl., S. 503, Abb. 656.

geben. Buccalwärts tritt der dorsale Seitenwandknorpel mit seinem ventralen Gegenstück (Abb. 3c) in Verbindung durch eine dickwandige Aufwölbung, die auch äußerlich die Elchnase hinter dem Nasenloch wie aufgeblasen erscheinen läßt. An der Übergangsstelle beider Hälften, dicht über dem Maxillare, zweigt sich der Ansatzknorpel (Abb. 3 u. 4f) ab, auf den sich der äußere (laterale) Nasenflügel stützt; das ankerförmige Querstück ladet mit seinen Flügeln (f') besonders weit aus, um die proximale Erweiterung des Nasenlochs zu umfassen. Endlich wäre auf das Vorhandensein von Leisten hinzuweisen, die dem sogen. S-förmigen Knorpel entsprechen dürften (Abb. 3g). Bemerkenswert ist auch der Muskelapparat, der die

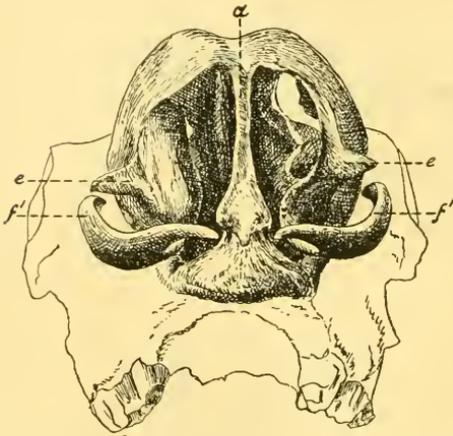


Abb. 4. Nasenknorpel von *Alce alces* L. freipräpariert, von vorn. Etwa $\frac{1}{3}$ nat. Größe. Bezeichnungen wie in Abb. 3.

Bewegungen des umfangreichen Nasenorgans und der schweren Oberlippe regelt¹⁾. Seiner Untersuchung diente der Kopf eines jüngeren Elchhirsches, den einer meiner Konservatoren zum Aufstellen erhielt und mir zum Präparieren der Weichteile überließ. Da die Haut durchaus geschont werden mußte, stand die Erhaltung der oberflächlichen, namentlich der eigentlichen Hautmuskeln, erst an zweiter Stelle. Infolge dessen konnte ich den Verlauf einzelner Züge, namentlich des Nasenlippenhebers, nicht so sicher feststellen, wie es wünschenswert

und bei Spaltung der Kopfhaut auch erreichbar gewesen wäre, und ich habe in den betreffenden Fällen darauf aufmerksam gemacht. Wie bei den anderen Ein- und Spalthufern hat der obengenannte Nasenlippenheber, *M. levator nasolabialis* (Abb. 5a) die größte Ausdehnung und bildet die oberste Muskelschicht, deren unmittelbar

1) Er ist meines Wissens noch nicht genauer untersucht worden, nur in dem alten Werk von PERRAULT, CHARRAS u. DODART, *Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des animaux*, Deutsche Ausgabe 1757, Bd. 1, S. 212 findet sich ein Hinweis auf die Stärke der „Mäuslein“ zum Heben der Oberlippe, die P. bei der Zergliederung feststellte.

mit der Haut verwachsene Fasern viel straffer sind als bei gewöhnlichen Hautmuskeln, namentlich beim Rind und Pferd¹⁾; diese Stärke dürfte mit dem Hervortreten und der Beweglichkeit der äußeren Nase in Verbindung stehen, deren Haut durch den Muskel in Querrunzeln gelegt wird. Er überzieht das ganze knorpelige Nasengerüst wie eine Kapuze und reicht buccal bis zum Oberlippenrande. Soweit ich sehen konnte, zerfällt er deutlich in zwei Hälften für die beiden Kopfseiten, wobei sich die Fasern dorsan in der Längsfurche des Nasenrückens treffen. Der Ursprung des Muskels ist an der freien Kante des Maxillare, zwischen Intermaxillare und Nasale, was im Gegensatz zu dem unselbständigen Ausgang bei den anderen Haustieren steht. Ob er sich wie hier distal in zwei Schenkel spaltet, die den *M. caninus* zwischen sich nehmen, war aus dem erwähnten Grunde nicht festzustellen.

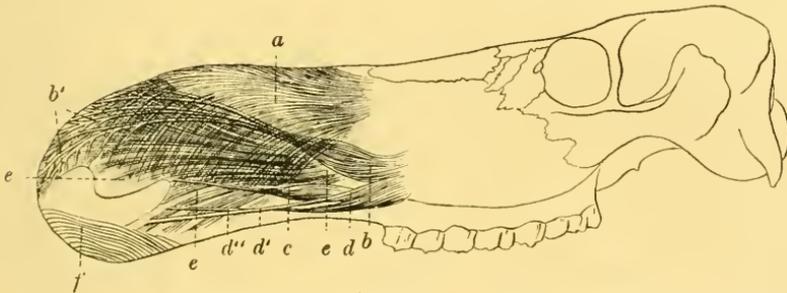


Abb. 5. Nasenmuskeln von *Alce alces* L. Etwa $\frac{1}{5}$ nat. Größe. Die *M. zygomaticus* und *M. buccalis* sind entfernt.

a *M. levator nasolabialis*, *b* *M. levator labii sup. proprius*, *b'* dessen verflochtene Sehnen, *c* *M. caninus*, *d* *M. depressor lab. sup.*, *d'*, *d''* dessen Sehnen, *e* *M. dilatatores naris*, *f* *M. orbicularis oris*.

Es folgt in der tieferen Lage der *M. levator labii sup. proprius* oder Heber der Oberlippe (Abb. 5*b*), der am *Tuber malare* (*Crista zygomatica*) *ossis maxillaris* unter der Wurzel des *M. depressor labii sup.* entspringt und sich schräg nach oben (dorso-orad) auf das vordere Nasenfeld, und proximad bis zur Grenze zwischen der harten und weichen Nase zieht. Schon vor der Hälfte seiner Länge geht er in eine starke Sehne über, die sich alsbald in ein distad verbreitertes Netzwerk von Strängen und Fäden auflöst, im Einklang wiederum mit der Schwere und Verschiebbarkeit der Oberlippe (Abb. 5*b'*). Durch diese Bildung sowohl wie durch die Richtung ähnelt der Muskel viel mehr demselben des Pferdes wie dem der näher verwandten Rinder,

1) Vgl. ELLENBERGER u. BAUM, S. 218, 223, Abb. 298, 302.

in funktioneller Konvergenz. Ihm schließt sich buccad der *M. caninus* (Abb. 5c) an, der zentral am tiefsten von den strangförmigen Gesichtsmuskeln liegt. Anfangs mit dem nächstfolgenden verschmolzen, wird er ebenfalls früh zu einer langen Sehne, die sich an die extero-dorsale Spalte (Sulcus alaris) des Nasenlochs anheftet und es durch Zurückziehen des ersteren erweitert. Als letzter Muskelstrang¹⁾ ist der Herabzieher der Oberlippe, *M. depressor labii sup.* zu nennen. Wie sein Antagonist, der *Depressor l. s. proprius*, hat er seinen Ursprung am *Tuber malare*, spaltet sich aber halbwegs in zwei Stränge, die alsbald in je eine Sehne auslaufen (Abb. 5d). Es ist bemerkenswert, daß sich diese beiden Sehnen kreuzen, so daß die eigentlich dorsale zur ventralen wird und umgekehrt (Abb. 5d' d''); beide bleiben ungeteilt bis zu ihren Ansätzen. Dieser liegt für die nachträglich dorsale Sehne am unteren Rande des Nasenlochs, für die ventrale am Außenrande der Oberlippe in den äußeren Fasern des *M. orbicularis oris* (Abb. 5f).

Die unterste, zentrale Muskelschicht endlich bilden die *M. dilatores naris* (Abb. 5e), deren distale Fasern aber so auseinander weichen und, namentlich dorsal, mit den Sehnenflechten des *Levator labii sup.* verfilzt sind, daß ich diese Grenzzone nicht weiter verfolgt habe.

Die Muskulatur der Nase und Oberlippe beim Elen zeigt also gegenüber den Verhältnissen bei den Boviden und anderen Cerviden, von denen ich *Cervus elaphus* oberflächlich verglichen habe, folgendes Besondere:

1. Die (anscheinend) mediane Halbierung des *M. levator nasolabialis* und der getrennte laterale Ursprung jeder Hälfte.

2. Die Länge der Sehnenabschnitte am *Levator lab. sup. propr. Caninus* und *Depressor lab. sup.* sowie das ausgedehnte Sehnengeflecht, in das sich der erste auf der Muffel auflöst; andererseits bei den beiden anderen die Einheitlichkeit ihrer Sehnen bis zum Ansatzpunkte.

3. Die Überschneidung der beiden Sehnen des *M. depressor lab. sup.* Es läßt sich deutliche Beziehung wahrnehmen zwischen diesen Bildungen und der außerordentlichen Verlängerung der *Intermaxillaria* und der Nasenknorpel, sowie der Aufwulstung und dem Überhängen der Oberlippe.

1) Den *M. zygomaticus* konnte ich nicht verfolgen.

(Eingegangen am 9. November 1918.)

Anatomische Gesellschaft.

Auf der Anatomenversammlung zu Leipzig, 1911, wurden die Herren BONNET, VON EBNER, VON FRORIEP und RÜCKERT zu Vorsitzern der Anatomischen Gesellschaft mit vierjähriger Amtsdauer, und der Unterzeichnete zum Ehrenvorsitzer auf Lebenszeit gewählt. Im Jahre 1915 war demnach das Mandat der vier erstgenannten Vorstandsmitglieder erloschen und die Vertretung der Gesellschaft ging, da keine neue Wahl stattfinden konnte, auf den Ehrenvorsitzer und den gleichfalls auf Lebenszeit gewählten Schriftführer über. (S. die Mitteilungen im Anatomischen Anzeiger Bd. 48, Nr. 1 vom 9. März und Nr. 16 vom 6. November 1915.)

Die letzte Versammlung unserer Gesellschaft, die sicherlich bei allen Teilnehmern in bester Erinnerung bleiben wird, fand im April 1914 in Innsbruck statt. Seither machte der wenige Monate später ausgebrochene Weltkrieg eine Tagung unmöglich. Die wenigen Geschäfte sind in dieser Zeit vom Unterzeichneten und unserem vor kurzem verstorbenen, allseitig betrauten Schriftführer KARL VON BARDELEBEN, der seit Gründung der Gesellschaft, 1886, seines Amtes treu gewaltet hat, wahrgenommen worden.

Die erste Sorge des Unterzeichneten mußte es nun sein, die Geschäfte des Schriftführers bewährten Händen anzuvertrauen; er dankt Herrn Kollegen VON EGGELING, daß er die Güte hatte, einstweilen dieses Mandat zugleich mit der Leitung des Anatomischen Anzeigers zu übernehmen.

Ferner mußte aber Sorge getragen werden, daß die Gesellschaft ihre Arbeiten baldigst wieder aufnehme. Arbeit, und insonderheit wissenschaftliche Arbeit, ist jetzt die vornehmste Aufgabe Deutschlands! Wir werden, sobald der Friede geschlossen ist und die Verkehrs- und Ernährungsverhältnisse gesichert sind, eine Versammlung der Anatomischen Gesellschaft anberaumen. Herr Kollege BONNET hatte seinerzeit die Versammlung 1916 nach Bonn eingeladen, und die Einladung war gern angenommen worden. Der Krieg ließ die Tagung nicht zu, und der gerade jetzt eingetretene Wechsel in der Leitung des Bonner Anatomischen Institutes, abgesehen auch von den gegenwärtig dort bestehenden politischen Verhältnissen, lassen es nicht ratsam erscheinen, noch im Laufe des Jahres 1919 an Bonn als Versammlungsort zu denken.

Der Unterzeichnete möchte nun, da Herr Kollege MAURER bereitwilligst seine Zustimmung erklärt hat, in Rücksicht auf die zentrale Lage und darauf, daß wir damit das Andenken an unseren dahingeschiedenen Schriftführer KARL VON BARDELEBEN betätigen und ehren, Jena in Vorschlag bringen. Wir hoffen, daß etwa Ende September

d. J. ein Zusammentritt der Anatomischen Gesellschaft möglich sein wird, zu der dann, gegebenen Falls, die Einladungen rechtzeitig im Anatomischen Anzeiger ergehen werden.

Der geschäftliche Teil der Versammlung wird sich vorzugsweise mit der Neuwahl des Vorstandes und des Schriftführers, sowie mit einigen wichtigen organisatorischen Fragen zu beschäftigen haben. Der Unterzeichnete wird sich zu diesem Behufe mit den Mitgliedern des 1911 gewählten Vorstandes, unter denen wir Herrn Kollegen VON FRORIEP schmerzlich vermissen werden, in Verbindung setzen.

Gleichzeitig wird an alle Mitglieder, die noch mit der Zahlung ihres Beitrages, der jetzt sechs Mark (6 M) jährlich beträgt, im Rückstande sind, die Bitte gerichtet, den Betrag baldmöglichst an Herrn Professor Dr. VON EGGELING, Jena, Kasernenstr. 5, einsenden zu wollen.

VON WALDEYER-HARTZ.

An die Herren Mitarbeiter.

1. Korrekturen von Satz und Abbildungen sind nicht an den Herausgeber, sondern erstere an die Druckerei, Herrn R. Wagner Sohn in Weimar, letztere an den Verlag zurückzusenden.

2. Seit dem Bande 24 werden nicht mehr ganze Sätze, sondern nur noch, wenn es den Herren Mitarbeitern unbedingt nötig erscheint, einzelne Worte durch den Druck (entweder gesperrt oder fett) hervorgehoben.

Daß man wichtige Dinge ohne Hilfe des Sperrrens durch die Stellung des betreffenden Wortes im Satze hervorheben kann, zeigt z. B. der SCHWALBE'sche Jahresbericht, in dem nicht gesperrt wird. Auch sind bekanntlich viele Leser geneigt, nur gesperrte Stellen zu lesen: das Fehlen solcher wird Anlaß geben, die ganze Arbeit zu lesen.

3. Polemik findet im Anatomischen Anzeiger nur Aufnahme, wenn sie rein sachlich ist, persönliche Polemik ist prinzipiell ausgeschlossen. Die Entscheidung über die bekanntlich schwer zu ziehende Grenze zwischen „sachlich“ und „persönlich“ behält sich der Herausgeber vor.

4. Die Verlagsbuchhandlung liefert bis zu 50 Sonderabdrücken der Beiträge unentgeltlich, weitere Exemplare können, solange die Papierknappheit anhält, nicht hergestellt werden.

5. Nicht oder ungenügend frei gemachte Sendungen werden nicht angenommen.

Der Herausgeber.

Abgeschlossen am 28. März 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. **H. von Eggeling** in Jena.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 15. Mai 1919. ✻

No. 3/4.

INHALT. Aufsätze. A. Forster, Zur Morphogenese des Epicanthus und der Faltenbildungen der Haut in der Nasenwurzelgegend. Mit 2 Abbildungen. S. 49–63. — B. Peyer, Die Flossenstacheln der Welse. S. 63–64. — Corning, JULIUS KOLLMANN †. S. 65–80.

Personalia, S. 80.

Literatur. S. 1–16.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Morphogenese des Epicanthus und der Faltenbildungen der Haut in der Nasenwurzelgegend.

Von Dr. A. FORSTER, Privatdozent und Assistent am Anatomischen Institut der Universität Straßburg i. E.

Mit 2 Abbildungen.

Seit der Beschreibung v. AMMONS, im Jahre 1831¹⁾, welcher als erster das wissenschaftliche Interesse auf eine Formanomalie lenkte, für die er den Begriff Epicanthus aufstellte, wurde der Forschergeist wiederholt zu diesem Gegenstand hingezogen²⁾. Allerdings waren es

1) Fr. A. v. AMMON, Der Epicanthus, ein noch nicht beschriebener, gewöhnlich angeborener Fehler des inneren Augenwinkels. . . . Zeitschr. f. Ophthalmologie, Bd. 1, 1831, S. 533–539.

2) SCHÖNS allererste Beschreibung von GRÄFES Fall war bekanntermaßen gar nicht beachtet worden. M. J. A. SCHÖN, Handbuch der patholog. Anatomie des menschl. Auges, 1828, S. 59/60. — Derselbe, Zur Geschichte des Epicanthus. Zeitschr. f. Ophthalmologie, Bd. 2, 1832, S. 120–122.

meist mehr praktische Rücksichten, welche dabei maßgebend erschienen: die operative Beseitigung der den Gesichtsausdruck und gelegentlich auch das Sehvermögen störenden Hautfalte stand dabei im Vordergrund, so daß BRÜCKNER noch vor wenigen Jahren seine Veröffentlichung über zwei Fälle von angeborenem Epicanthus mit dem Satze begründet: „Da wir noch gar keine nähere Kenntnis über die Ursache des Epicanthus congenitus haben¹⁾, dürfte die Mitteilung von denjenigen Fällen, welche neben dieser Abnormität noch andere Anomalien zeigen, die geeignet sind, wenn auch nur einiges Licht auf diese Frage zu werfen, gerechtfertigt sein.“²⁾ Man gewinnt somit den Eindruck, daß die Epicanthusformation in das Kapitel der Mißbildungen gehöre, und daß erst auf dieser Grundlage eine sachgemäße Erklärung der eigentümlichen Bildung zu finden sei³⁾.

Interessante Erfahrungen, welche ich bei Gelegenheit anderer Untersuchungen machen konnte, veranlaßten mich nun, die Verhältnisse etwas nachzuprüfen, welche beim Epicanthus einhergehen. Dabei war mein Augenmerk hauptsächlich darauf gerichtet, leichte Grade der Faltenbildung nachweisbar zu machen, um deren Entwicklung besser verfolgen zu können, deren Kausalität womöglich in Erfahrung zu bringen. Zunächst sei festgestellt, was auch bei dieser Untersuchung immer wieder zu erkennen war, daß wir keineswegs immer mit gleichartigen Faltenbildungen in der Gegend des Augen-Nasenwinkels und des Nasenrückens zu tun haben.

1) Die gleiche Ansicht vertritt auch v. HIPPEL in E. SCHWALBES Handbuch, Die Morphologie der Mißbildungen . . ., 1909, 3. Teil, S. 61.

2) A. BRÜCKNER, Zur Kenntnis des congenitalen Epicanthus. Arch. f. Augenheilkunde, Bd. 55, 1906, S. 23/24. Das Bestreben, den Epicanthus genetisch in Zusammenhang zu bringen mit weitgehender Mißgestaltung des Sehapparates geht aus anderen vorliegenden Veröffentlichungen hervor: H. KNAPP, Epicanthus und seine Behandlung. Arch. f. Augen- u. Ohrenheilkunde, Bd. 3, 1873, S. 59—65. — v. FORSTER, Blepharoptosis congenita mit Epicanthusbildung. Münch. med. Wochenschr., 36. Jahrg., 1889, S. 386. — H. SCHMIDGALL, Beitrag zur Casuistik der congenitalen Lidanomalien. Epicanthus internus congenitus bilateralis cum blepharoptosi. Inaug.-Diss., Erlangen, 1896. — STEINHEIM, Epicanthus mit Ptosis und die Heredität. Centralbl. f. prakt. Augenheilkunde, 22. Jahrg., 1898 S. 249.

3) Auch E. FISCHER und TH. MOLLISON führen die Erscheinung als Mißbildung an: „Endlich gibt es als Mißbildung eine Art von Verbindung zwischen Ober- und Unterlid, die als Falte über den inneren Augenwinkel weggeht, ihn überbrückend; diese pathologische Bildung wird Epicanthus genannt, kann überall vorkommen.“ Kultur d. Gegenwart. Anthropologie, S. 111.

Bei dieser Gelegenheit wären vor allen Dingen diejenigen Falten-erhebungen zu präzisieren und hier auch gleich auszuschalten, welche, weil bestimmt durch andere, fremde Ursachen erzeugt, nicht hierher gehören. So die Faltung der Haut auf dem Nasensattel und den seitlichen Partien der nasalen Erhebung, welche bei älteren Individuen, dabei häufig sehr ausgesprochen, nachweisbar ist und lediglich einer Folge der Atrophie der Haut und dem Schwunde der Elastizität derselben zuzuschreiben ist. — Natürlich kommen überhaupt dabei ausschließlich die sagittal verlaufenden Altershautfaltungen in Betracht, deren Richtung ja bekanntermaßen gelegentlich auch eine quere sein kann.

Weiterhin sind an dieser Stelle die Falten hervorzuheben, welche durch die Vasa angularia und nach oben zu durch Art. und Vena frontalis bedingt werden. Mag dies vielleicht für viele Fälle noch so natürlich sein, unter manchen Umständen könnte und dürfte demgegenüber doch ohne nähere Kenntnis des ursächlichen Momentes der Hauterhebung eine andere Bedeutung beigelegt werden. Wichtig für die Bestimmung dieser Gefäßfalte, welche gelegentlich sehr ausgeprägt sein kann, erscheint der Umstand, daß sie nach unten und auch nach oben von dem medialen Lidbändchen zunächst einen nahezu rein sagittalen, vertikalen Verlauf einnimmt. Im ganzen zeigt sie über ihrer Kuppe ausgesprochene Abrundung, wobei die Epidermis die Gefäße bläulich durchschimmern läßt. Insofern kommt kaum irgendwelche Verwechslung mit der Epicanthusfalte bei genauer Betrachtung in Frage, um so mehr als weiterhin auch die Richtung nicht gleichwertig ist. Schließlich pflegt die Gefäßfalte nicht bei der Nasenformation vorzukommen, welche die Epicanthusbildung begleitet, nämlich bei dem sehr abgeflachten Nasensattel. Ist die Gefäßfalte zu erkennen, so ist durchgehend auch ein deutliches Hervortreten der Nasenwurzel gleichzeitig bestimmbar. Es liegt, anders ausgedrückt, keine übermäßige Hautentwicklung vor, wie sie von dem Epicanthus vorausgesetzt wird, und welche ihrerseits alle unter der Cutis gelegenen Weichteile äußerlich nicht einzeln hervortreten läßt. Im Gegenteil, erst bei einer gewissen, aber andererseits nicht übermäßigen Dehnung des Integuments können sich die Gefäße von außen her erkennbar machen.

In gewissem Sinne besteht viel Ähnlichkeit mit einer weiteren Faltenbildung an dem Nasenrücken, welche an sich allerdings mit dem Epicanthus wohl sicherlich keinerlei nähere Beziehung haben

kann: Ich meine die Hautfalte, welche auf Grund der Anwesenheit eines formbestimmenden Gebildes, in diesem Falle eines Muskels des Procerus nasi, sich direkt über dem Nasensattel entwickelt. Des öfteren springt nämlich seitlich über die Skelettunterlage hinaus eine Hautvorwulstung vor, wobei median über den Nasalia eine sagittale Rinne besteht¹⁾. Auch hier wird das unter der Haut gelegene, für die Entstehung der Falte ursächlich wirksame muskulöse Element nur dann zur Geltung kommen können, wenn keine zu übermäßige Integumententfaltung besteht (also bei einem gewissen mittleren Vorspringen der Nasenbeine), andererseits aber durch besondere Elevation der Nasenbildung nicht allzuviel Spannung erzeugt ist (vgl. auch weiter unten).

Diesen zwei Faltenbildungen, der Gefäßfalte und der Muskelfalte gegenüber, welche beide eine mäßige Entwicklung der Hautbedeckung des Nasenrückens voraussetzen, ist bei der Epicanthusformation die überaus große Integumententfaltung das typische Moment. Der Epicanthus wird vielfach, wie gesagt, schlechterdings als Mißbildung aufgefaßt; von manchen Autoren jedoch als provisorische Bildung hingestellt [METSCHNIKOFF²⁾, MANZ³⁾, DREWS⁴⁾, RANKE⁵⁾], gehört er in diese Kategorie erst dann, wenn er beim Erwachsenen „voll ausgebildet“⁶⁾ vorhanden erscheint. „Es ist dieses die Faltenbildung, welche . . . eine hypertrophische Form des Mongolenauges darstellt.“⁶⁾ — „Durch die breite Nasenwurzel wird Haut überflüssig, welche sich nun von

1) Daß bei Abmagerung der Haut, welche an sich besondere Faltenbildung ohne Rücksichtnahme auf die Gestaltung der knöchernen Unterlage erzeugt, diese Procerusfalte gelegentlich auftreten kann, sei nur nebenbei bemerkt.

2) E. METSCHNIKOFF, Über die Beschaffenheit der Augenlider bei den Mongolen und Kaukasiern. Zeitschr. f. Ethnologie, 6. Jahrg., 1874, S. 153: „Bei der anthropologischen Untersuchung der Kalmücken . . . fiel mir besonders die Tatsache auf, daß von allen Rassenmerkmalen die Bildung der Augen dasjenige ist, welches im frühesten Alter bedeutend stärker als im reifen ausgesprochen ist.“

3) MANZ, Die Mißbildungen des menschlichen Auges. Handbuch der gesamten Augenheilkunde von A. GRAEFE und Th. SAEMISCH, Bd. 2, 2. T., 1876, S. 108.

4) R. DREWS, Über das Mongolenaugen als provisorische Bildung bei deutschen Kindern und über den Epicanthus. Arch. f. Anthrop., Bd. 18, 1889, S. 231.

5) J. RANKE, Über das Mongolenaugen als provisorische Bildung bei deutschen Kindern. Korrespondenzblatt d. deutsch. Ges. f. Anthropologie, Ethnologie u. Urgeschichte, 19. Jahrg., 1888, S. 117.

6) R. DREWS, l. c., S. 231.

der Nase her über den inneren Augenwinkel schiebt, während die Haut bei mehr aufgerichteten Nasenbeinen und Nasenformen, z. B. der Adlernase, straff gespannt ist¹⁾ [DREWS²⁾]. Wenn auch diese Erklärung sich immer wieder bei den Autoren [v. SIEBOLD, METSCHNIKOFF³⁾, SICHEL⁴⁾, MANZ⁵⁾] vorfindet, so dürfte sie kaum die Frage in richtiger Weise beantworten. Wir müßten denn schon annehmen, daß sämtliche mit Mongolenfalte ausgezeichnete Individuen von vornherein disproportional, und zwar im regressiven Sinne entwickelt seien, insofern, als sie von Vorfahren abstammen, welche, mit höherem Nasensattel ausgestattet, diese für die Weiterentwicklung des menschlichen Typus charakteristische Eigenart ihren Nachkommen nicht in vollem Maße übermitteln hätten. Die bedeckende Haut hätte sich dagegen

1) R. DREWS, l. c., S. 230.

2) Demgegenüber möchte ich es nicht vergessen, eine Bemerkung METSCHNIKOFFS, l. c., S. 154, hier anzuführen, welche, wenn auch nicht in überzeugender Weise, doch eine gewisse Einschränkung der allgemeinen Regel in sich bergen dürfte: „In mehr oder weniger stark entwickeltem Grade habe ich eine solche Augenlidbildung“ — gemeint ist das Mongolenaugenauge — „bei sämtlichen von mir untersuchten Kalmücken beobachtet. Es waren darunter Individuen mit ziemlich hohen Nasenwurzeln, einige sogar mit Adlernasen, andere mit wolligen Haaren.“

3) E. METSCHNIKOFF, l. c., S. 156: „Durch die eingedrückte Nasenwurzel wird zwischen den beiden Augen Haut überflüssig; durch die hervortretenden Wangenknochen wird sie wieder in Anspruch genommen, und während dort Erschlaffung, entsteht hier eine Spannung, wodurch sich die Haut der oberen Augenlider zu einer Falte bildet, welche sich am inneren Augenwinkel über das untere Augenlid schlägt.“

4) SICHEL, Über angeborene Augenwinkelfalte oder den Epicanthus congenitus und hereditarius. Journ. f. Kinderkrankh., Bd. 18, 1852, S. 4. „Diese Konfiguration“ — gemeint ist die Abflachung der Nasenbeine — „ist unseres Erachtens nach die Ursache, durch welche die Hautpartie, ohne eigentlich eine absolute Uppigkeit der Bildung darzubieten, stets welk und üppig erscheint, und eben weil sie nicht nach vorne zu von dem Rücken der Nase unterstützt und gespannt wird, sich nach den Seiten hin ablagert, um die von uns beschriebenen abnormen Augenlidfalten zu bilden.“

5) MANZ, l. c. in A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH, l. c., S. 109: „Eine niedrige Nasenwurzel kann wohl die Unterlage für einen vorübergehenden oder auch bleibenden Hautüberschuß an dieser Stelle geben, es könnte auch ein besonders geringer Abstand der Orbitae unterstützend einwirken, wie vermutet worden ist, aber einmal ist letzterer nicht durch Messungen bestimmt, und dann kommt doch ein niedriger Nasenrücken so gar häufig, der Epicanthus doch gar zu selten vor, als daß man nicht nach einer entfernteren Ursache suchen dürfte.“

in weiterem Umfange erhalten und hätte sich sozusagen sekundär eingefaltet. Ich glaube mich zu diesem Schlusse berechtigt, indem ich in der letzten Zeit an der Hand von zahlenmäßigen Bestimmungen nachgewiesen habe, daß es die Zunahme des Gehirnvolumens ist, welche die Nasenbildung befördert, d. h. die Vortreibung der Nasalia und damit deren Bedeckung bedingt, und dabei den Anthropoiden fehlt¹⁾. Wir hätten, wenn wir auf Grund dieser Erkenntnis trotzdem noch DREWS' Hypothese folgen, anzunehmen, daß die Träger der Mongolenfalte von Vorahnen herzuleiten seien, deren Gehirnvolumen umfangreicher gewesen sei. In anderen Worten: es wäre in der Mongolenfalte ein Rückschritt von höherer Entwicklung zu erblicken, also nicht etwa das äußere Kennzeichen einer gewissen Stufe der natürlichen aufsteigenden Fortentwicklung.

Daß die Verhältnisse nun gerade umgekehrter Auffassung würdig sind, dürfte sich ziemlich zwanglos ergeben. Es erscheint offenkundig, daß unter normalen Umständen die äußere Hautbedeckung in der Nasengegend erst durch das Andrängen der Skelettunterlage von hinten her sich weiterentwickelt²⁾, anderen Falles würden wir bei naturgemäßem vollkommenem Ausbleiben der knöchernen Stütze der äußeren Nase wie bei den Anthropoiden übermäßige Hautbildung in der Gegend antreffen. Anders ausgedrückt, es ist das Integument in dem Mongolentypus nicht deshalb an der Nasenwurzel in besonders starker Formation vertreten, weil das Skelett niedrig geblieben.

Es muß nach einer anderen Ursache für die Formbildung des Epicanthus gefahndet werden. Die Konstitution der Haut, welche dick und fettreich erscheint, genügt auch nicht, um die Faltenentstehung-ursächlich klarzulegen³⁾, wenn auch nicht geleugnet werden

1) Vgl. A. FORSTER, Zur Frage nach der Bildung der äußeren Nase beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt., 1917, S. 163—198.

2) Auf diesen mechanischen Einfluß führt übrigens RANKE wie die anderen Autoren das Verschwinden des provisorischen Epicanthus zurück, ohne die Entstehungsursache dieses letzteren, wie wir gesehen, dafür richtig präzisieren zu können. RANKE sagt l. c., S. 117: „Später erhebt sich der Nasenrücken, und es ist kein Zweifel, daß damit zugleich ein Verbrauch an Gesichtshaut eintritt, welcher dann die Haut, die früher“ — gemeint ist bei flacher, breiter Nase — „zur Bildung der Mongolenfalte diente, für sich mit verbraucht.“

3) Vgl. dazu auch MANZ, l. c. in A. GRAEFE u. TH. SAEMISCH, l. c., S. 108: „Am wenigsten ist wohl an einen einfachen Hautluxus an der betreffenden Stelle zu denken.“ Auch die lockere Beschaffenheit des subkutanen Gewebes kann in keiner Weise das Maßgebende sein. Es wäre sonst die Beschränkung

darf, daß darin ein begünstigendes Moment festzustellen ist. Auch SERAS¹⁾ Erklärung befriedigt in keiner Weise. Von Interesse ist hierbei mehr die ältere Darstellung v. AMMONS, nach welcher eine eigentümliche konische Form des vorderen Schädelabschnittes (des Frontale, der Processus zygomatici, des Sphenoids und des Siebbeines) im dritten bis vierten Schwangerschaftsmonate maßgebend sein soll für die ausgiebige Faltenbildung der Gesichtshaut, für den „exquisiten Epicanthus“²⁾. „Auf dieser Bildungsstufe des knöchernen Gesichtsteiles des menschlichen Fetalkopfes ist die mit Falten reichlich versehene fetale Gesichtshaut bestimmt, die später mehr nach vorn und auswärts wachsenden und dorthin sich wölbenden Gesichtsknochen faltenlos zu überziehen. Auf diese Weise verschwinden dann nach und nach während des allgemeinen und örtlichen Wachstumes die an der inneren Orbitalseite epicanthisch gelegenen Fötalfalten“³⁾, wobei insbesondere dem Ethmoid neben dem Keilbein, den Frontalia und den Ossa nasi wesentliche Bedeutung zukommt, um dem Schädel die „nach dem Gesichte zu mehr ausgewölbte Normalform“³⁾ zu geben. Darnach wäre aber auch bei dieser Auffassung die übermäßige In-

in der Lokalisation der Faltenbildung nicht ohne weiteres verständlich. Vgl. hierzu K. ONISHI, Über die Lidspalte der Japaner. Nihon Gankagakkai Zassi. Berichte der Jap. Ophthalm.-Ges., Bd. 3, 6.—8. H., 1899. Referiert in SCHWALBES Jahresber. über die Fortschr. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 5, N. F., 1900, S. 724: „Die Ursache dieser Faltenbildung sucht der Verf. in der lockeren Beschaffenheit des subkutanen Gewebes.“ Die Originalarbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

1) G. L. SERA, Nota sull' occhio mongolico. Atti Soc. roman. di antropol., Vol. 15, 1910, S. 55—59. Ref. in SCHWALBES Jahresber. über die Fortschr. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 16, N. F., 1912, S. 864: „SERA betont, daß beim Zustandekommen des Mongolenauges von ausschlaggebender Bedeutung die Tatsache sei, daß an Mongolenschädeln die vier Ränder der Augenhöhle je in einer einzigen Ebene liegen, bei den anderen Rassen tun sie das nicht.“ — Die Originalarbeit stand mir leider nicht zu Gebote.

2) Fr. A. v. AMMON, Der Epicanthus und das Epiblepharon. Journ. f. Kinderkrankheiten, Bd. 34, 1860, S. 345. Während dieser Periode „sind in dem Metopion sehr nahe in der Haut auf den inneren Orbitalrändern beiderseits sichelartige Falten vorhanden, die der Richtung derselben folgen. Dieselben bilden sich bereits sehr früh im menschlichen Fötalgesichte, d. h. im Verlaufe des vierten Fötalmonates zu einem hohen Grade des Epicanthus aus.“ — Die leichteren Formen des Epicanthus entstehen nach v. AMMON später in der Mitte der zweiten Hälfte des Uterinlebens infolge besonderer Hautentfaltung zur Zeit der Bildung der Tarsalfalte.

3) v. AMMON, l. c., S. 345/346.

tegumentbildung das primäre Moment bei der Epicanthusformation. Die Hautbedeckung würde sich schneller entfalten als die darunter gelagerten Skeletteile, welche also erst sekundär das Weiterbestehenbleiben bzw. das Verschwinden der Epicanthusformation bedingen: anders ausgedrückt, nach der Auffassung von DREWS' wären es bloß die Nasalia, nach v. AMMON insbesondere die Ethmoidalia mit den angrenzenden knöchernen Elementen (Stirnbeine, Keilbein und Nasenbeine), welche nicht gleichen Schritt hielten mit den darüber gelegenen Weichteilen, die, ihrerseits schneller und unabhängig weitergewachsen, sich sozusagen dann in natürlicher Weise in Falten legen müßten. Gegen die Auffassung v. AMMONS spricht nun aber dasselbe Argument, welches, wie schon oben angeführt, überzeugende Beweiskraft in sich trägt: der Mangel von Epicanthusvorkommen bei den anthropomorphen Affen, deren Vorderschädelbildung ja sicherlich einer niederen Stufe angehört¹⁾.

Wenn ich darnach die Anschauungen v. AMMONS und DREWS' in ihrem Wesen nicht anerkennen kann, so wäre es doch gänzlich unangebracht, das Moment der Dysharmonie in der Gestaltung der einzelnen Schichten in der Stirn-, Nasen-, Augengegend, welche bei den Autoren besonders hervorgehoben wird, zu vernachlässigen bzw. gar abzuleugnen. Es fragt sich nur, in welcher Weise sie aufzufassen ist, insbesondere ob tatsächlich Rückschritt in der Entwicklung des Schädelskelettes des Trägers von Epicanthus bzw. der nächstverwandten Mongolenfalte besteht, wie es hauptsächlich nach DREWS' Hypothese anzunehmen ist. Da müssen wir uns zunächst vergegenwärtigen, daß in allgemeiner Art die Schädelformation der mit Mongolenfalte ausgestatteten Individuen brachycephaler und hyperbrachycephaler Natur ist, und daß die Entwicklung der Arcus superciliares außerordentlich gering ist²⁾. Daß weiterhin die Erhebung der Nasalia zurückgeblieben erscheint, brauche ich nicht nochmals hervorzuheben. Auch in den Fällen, welche bloß die ersten Anlagen von Epicanthus zeigen, finden sich diese Eigentümlichkeiten vor, natürlich in entsprechend vermindertem Grade (Fall I—IV).

1) Auch bei Feten verschiedener Spezies von Hylobates und Siamanga in den differenten Entwicklungsstadien fand ich keinerlei Andeutungen von Epicanthus.

2) Darauf hin deutet auch MARTIN, wenn er sagt: „Infolge der schwachen Ausbildung der Arcus superciliares und der Dicke des Augenlides fehlt beim Japaner die Einsenkung zwischen Stirn und Lidrand . . .“ Lehrbuch der Anthropologie, 1914, S. 424.

Fall I¹⁾. H. E., 29 Jahre alt, geb. in Letmathe (Westfalen), Former.

Kopfmaße: größte Länge = 195 mm; größte Breite = 156 mm; (kleinste Breite = 111 mm).

Länge - Breite - Index: 80 (Mesocephalia).

Nasenmaße: größte Höhe = 56 mm; größte Breite = 35 mm; größte Tiefe = 35 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 62,5 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 100.

Arcus superciliares relativ unauffällig. Nasensattel relativ nieder.

Auf beiden Seiten ist die Deckfalte besonders deutlich und reicht bis über das Niveau des medialen Lidbändchens herab. Links besteht dabei keinerlei Unterbrechung. Es geht die Falte unmittelbar über in die Hautkante, welche das Gebiet des Nasenrückens von der unteren Orbitalgegend abgrenzt, unbekümmert um das Lig. palp. mediale, welches nicht berührt wird: Die Faltenbildung zieht weiter medialwärts und mehr nach vorn. Rechts ist im Prinzip ganz dasselbe Verhalten, doch erscheint die Deckfalte bei ihrem Übergang über den medialen Abschnitt des Lidbändchens mit demselben fest verbunden; da liegt also die eigenartige Faltenformation nicht ganz so medialwärts. Beiderseits besteht eine tiefe Furche zwischen der Falte und dem Margo palpebrae oberhalb des Lidbändchens. Die ganze Bildung ist nicht sehr ausgesprochen, bedeutet aber offenbar die erste Vorstufe des Epicanthus.

Fall II. N. E., 20 Jahre alt, geb. in Berlin, Tischler.

Kopfmaße: größte Länge = 182 mm; größte Breite = 155 mm; (kleinste Breite = 104 mm).

Länge - Breite - Index: 85,1 (Brachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 52 mm; größte Breite = 31 mm; größte Tiefe = 31 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 59,6 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 100.

Arcus superciliares kaum erkennbar. Nasensattel nieder.

Die Deckfalten sind beiderseits sehr deutlich. Sie erscheinen einheitlich rechts und links und sind bis zu der Höhe des Lig. palpebrale med. jeweilig zu verfolgen, dabei nach innen und vorn davon gelegen: also in relativ weitem Abstand von dem Lidrande. Epicanthus als solcher liegt nicht vor, doch ist die Anlage dazu nicht zu verkennen, insofern, als die Deckfalte beiderseits, unterhalb von dem Lidbändchen weiterziehend, kontinuierlich in die Hautkante übergeht, welche den Nasenrücken von der unteren Orbitalgegend abgrenzt.

Fall III. W. W., 19 Jahre alt, geb. in Frankfurt a. M., Kaufmann.

Kopfmaße: größte Länge = 181 mm; größte Breite = 155 mm; (kleinste Breite = 115 mm).

Länge - Breite - Index: 85,6 (Hyperbrachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 52,5 mm; größte Breite = 39 mm; größte Tiefe = 34 mm.

1) Die Fälle sind nach dem steigenden Werte des Länge - Breite - Kopf-Index aufgereiht.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 74,2 (Mesorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 87,1.

Arcus superciliaries kaum erkennbar. Nasensattel nieder.

Auf der linken Seite hört die Deckfalte schon etwas über dem Lidbändchen auf, nähert sich demselben jedoch sehr. Rechts ist die Deckfalte bis jenseits von dem Lig. palp. med. zu verfolgen, wo sie unmittelbar in die Hautkante übergeht, welche Nasenrücken und Orbitalgegend verbindet. Das Ganze stellt einen leichtesten Grad von Epicanthus dar.

Fall IV. R. S., 20 Jahre alt, geb. in Geppingen (Württ.), Klempner.

Kopfmaße: größte Länge = 186 mm; größte Breite = 164 mm; (kleinste Breite = 112 mm).

Länge-Breite-Index: 88,1 (Hyperbrachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 55 mm; größte Breite = 32 mm; größte Tiefe = 30 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 58,1 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 93,7.

Arcus superciliaries kaum erkennbar. Nasensattel nieder.

Die Deckfalte geht links und rechts sehr tief herab. Als eine einheitliche Falte ist dieselbe besonders deutlich rechts; da zieht sie über die Gegend des Lidbändchens um 5 mm herab. Links ist die Deckfalte durch eine schräge Einkerbung etwas oberhalb vom Canthus unterbrochen, zeigt dabei eine stärkere Anheftung an der Kreuzungsstelle mit dem Lig. palp. med., zugleich unter allmählicher Abnahme. Unterhalb vom Lidbändchen ist eine Wiederaufnahme der Deutlichkeit nachweisbar; allmählich verstreicht die Falte in die Hautkante, welche die Grenze zwischen Nasenrücken und Orbitalgegend markiert. Epicanthus liegt nicht vor, doch zeigt der Zustand dessen Grundanlage an.

Nun ist sehr interessant festzustellen, daß in leichten Fällen von Epicanthus, welche im übrigen die gekennzeichneten Eigentümlichkeiten in der Schädelbildung zeigen, die Hautfalte vielfach unabhängig von der Deckfalte auftritt, etwas weiter nach dem Nasenrücken, medialwärts; dabei erkennt man einen leicht schrägen Verlauf von lateral oben nach medial unten, und es wird das Lidbändchen abwärts nicht überragt. Die Fälle V—IX zeigen derartige Verhältnisse in deutlicher Weise. Ich reihe dieselben in den Begriff Epicanthus der Einfachheit halber ein, inwieweit mit Berechtigung, ist zunächst nicht gesagt (vgl. unten). Jedenfalls handelt es sich um eine Hautfaltenbildung, welche meiner Schätzung nach in ihrem inneren Werte auf die gleiche Stufe zu stellen ist mit dem Epicanthus, nämlich was ihre Genese angeht.

Fall V. W. D., 23 Jahre alt, geb. in Posen, Handlungsgehilfe.

Kopfmaße: größte Länge = 190 mm; größte Breite = 155 mm; (kleinste Breite = 119 mm).

Länge-Breite-Index: 81,5 (Brachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 48 mm; größte Breite = 36 mm; größte Tiefe = 30 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 75 (Mesorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 83,3.

Arcus superciliares ganz unauffällig. Nasensattel nieder.

Die Bildung der Deckfalten auf beiden Oberlidern sehr deutlich, doch hören dieselben beiderseits in normal weitem Abstand von dem Lig. palpebr. med. auf. Dagegen findet sich weiter ventral gelegen an dem Grunde des Nasenrückens eine besondere Faltenbildung der Haut, welche leicht schräg lateralwärts und nach oben zieht (Abb. 1). Besonders rechts ist dies ausgeprägt. Hier hat die eigenartige Plica eine maximale Länge von 11 mm, links dagegen beträgt dieselbe bloß 8 mm. Ihren unteren Rand hat sie dicht oberhalb vom medialen Lidbändchen und verstreicht cranialwärts von der Deckfalte in das Integument der Palpebra sup. — Auffallend deutlich wird die geschilderte Falte bei Druck auf den Nasensattel, indem feste Anheftung der dicken Haut auf der Skelettunterlage nicht besteht.

Fall VI. F. P., 23 Jahre alt, geb. in Frankfurt a. O., Kellner.

Kopfmaße: größte Länge = 181 mm; größte Breite = 150 mm; (kleinste Breite = 111 mm).

Länge-Breite-Index: 82,8 (Brachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 54 mm; größte Breite = 33 mm; größte Tiefe = 33 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 61,1 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 100.

Arcus superciliares nur sehr gering. Nasensattel nieder.

Auf beiden Seiten reicht die Deckfalte, welche, gut ausgeprägt, keinerlei weitere Besonderheiten im ganzen bietet, bis zum Lidbändchen. Nach oben davon, von der Deckfalte durch einen verhältnismäßig tiefen Eindruck getrennt, findet sich eine zweite Falte, leicht schräg nach oben und lateralwärts verlaufend, dabei durchaus selbständig. Rechts ist sie im ganzen schwächer entwickelt wie links. Hier ist sie 8,5 mm lang, dort etwa 6 mm. Beiderseits beginnen diese besonderen Integumentbildungen in der Höhe des Lig. palp. med., sind jedoch völlig, auch diesem letzteren gegenüber unabhängig und verstreichen in die äußere Bedeckung des Oberlides. Bei Druck auf den Nasensattel wird die eigenartige Falte beiderseits deutlicher: die lose angeheftete Haut läßt sich gleichsam zusammenschieben.

Fall VII. T. K., 20 Jahre alt, geb. in Magdeburg, Beamter.

Kopfmaße: größte Länge = 190 mm; größte Breite = 160 mm; (kleinste Breite = 105 mm).

Länge-Breite-Index: 84,2 (Brachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 54 mm; größte Breite = 35 mm; größte Tiefe = 32 mm.

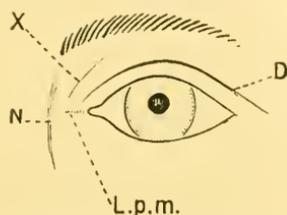


Abb. 1. Schema der Faltenentwicklung der Haut in der Augengegend.

D Deckfalte; *x* Supplementfalte, gleichwertig mit einer Anlage von Epicanthus; *L. p. m.* Ligament. palpebr. med.; *N* Nasenrücken.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 64,8 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 91,4.

Arcus superciliares ganz gering. Nasensattel nieder.

Nach innen und etwas nach oben von der Deckfalte, welche einige Millimeter von dem Lidbändchen aufhört, findet sich rechts und links eine kleine (7 mm lange), schräg verlaufende Hautfalte. Von der Höhe des Lig. palpebr. med. strebt dieselbe lateralwärts auf bis zu einem Punkte, welcher oberhalb des medialen Endes der Deckfalte sich befindet. Bei Senkung der Augen ist sehr gut die Unabhängigkeit der Supplementfalte gegenüber der Deckfalte wahrnehmbar. Beim Heben der Bulbi gehen beide scheinbar ineinander über. Von dem Lidbändchen ist die Supplementfalte jeweilig durch eine seichte, von dem Margo palpebrae durch eine ausgesprochene Vertiefung abgesetzt.

Fall VIII. K. F., 37 Jahre alt, geb. in Ulm a. D., Architekt.

Kopfmaße: größte Länge = 192 mm; größte Breite = 162 mm; (kleinste Breite = 112 mm).

Länge-Breite-Index: 84,3 (Brachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 57 mm; größte Breite = 35 mm; größte Tiefe = 34 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 61,4 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 97,1.

Arcus superciliares äußerst gering. Nasensattel tief.

Die Haut kennzeichnet sich als sehr weich und gut mobil über dem Nasensattel. Es hat die Deckfalte ein sehr deutlich unabhängiges mediales Ende: links besonders weit oberhalb von dem Lidbändchen. Seitlich vom Nasenrücken links und rechts ausgesprochene Hautfalte, die weit absteht von dem Augenlid und dessen Falte. Auch von dem Lidbändchen ist sie durch eine Einsenkung getrennt. Beiderseits 8—9 mm lang, wird die Supplementfalte besonders deutlich bei äußerem Druck auf den Nasenrücken.

Fall IX. Sch. A., 19 Jahre alt, geb. in Schollwitz b. Breslau, Schmied.

Kopfmaße: größte Länge = 185 mm; größte Breite = 160 mm; (kleinste Breite = 112 mm).

Länge-Breite-Index: 86,4 (Hyperbrachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 54 mm; größte Breite = 36 mm; größte Tiefe 36 = mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 66,6 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 100.

Arcus superciliares kaum erkennbar. Nasensattel nieder.

Bei Senkung des Auges ist rechts eine deutliche, 8 mm lange Hautfalte zu erkennen, welche oberhalb und medial von der Deckfalte in schräger Richtung zu derselben verläuft von oben lateral nach unten medial. Diese eigenartige Falte entspringt etwa 2 mm oberhalb von dem Lidbändchen. Die Deckfalte selbst geht am lateralen Ende des Lig. palpebr. med. in den freien Lidrand über. Zwischen der Deckfalte und der Supplementfalte findet sich eine relativ tiefe Einsenkung. Auch auf der linken Seite ist Ähnliches wahrnehmbar, doch weniger deutlich.

Schließlich reihe ich noch zwei Fälle von meiner Untersuchung an, welche zeigen, daß die Hautfalte, welche beim *Epicanthus* die wesentliche Rolle spielt, noch weiter höher nach dem Nasenrücken zu, auf den Nasensattel gleichsam verlegt sein kann. Es springt die Haut in diesen Fällen seitlich über den Nasensattel etwas vor. Es ist dabei diese Falte nicht etwa mit der Procerusfalte (vgl. oben) zu verwechseln. Sofort wird der Unterschied bei näherer Betrachtung klar, insofern, als bei dieser letzteren die Fortsetzung nach der Stirngegend sehr deutlich ist, was bei der einfachen Hautfalte fehlt.

Fall X. R. F., 31 Jahre alt, geb. in Küstrow (Mecklenb.), Dekorateur.

Kopfmaße: größte Länge = 184 mm; größte Breite = 151 mm; (kleinste Breite = 107 mm).

Länge-Breite-Index: 82 (Brachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 51 mm; größte Breite = 33 mm; größte Tiefe = 33 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 64,7 (Leptorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 100.

Arcus superciliares kaum wahrnehmbar. Nasensattel nieder.

Die Augenliderfalten sind ganz normal, in keiner Weise auffällig, dagegen findet sich rechts und links in der allernächsten Nähe der Oberfläche des Nasensattels eine seitlich leicht vorspringende Falte, so daß im inneren Orbitalwinkel eine ausgesprochene Grube zustande kommt.

Fall XI. B. K., 28 Jahre alt, geb. in Hanau, Bürodienner.

Kopfmaße: größte Länge = 187 mm; größte Breite = 155 mm; (kleinste Breite = 106 mm).

Länge-Breite-Index: 82,8 (Brachycephalie).

Nasenmaße: größte Höhe = 50 mm; größte Breite = 35 mm; größte Tiefe = 33 mm.

Höhe-Breite-Index (Nasenindex): 70 (Mesorrhinie); Breite-Tiefe-Index (Elevationsindex): 94,2.

Arcus superciliares kaum erkennbar. Nasensattel nieder.

Die Deckfalte ist beiderseits gut ausgeprägt; sie hört schon weit oberhalb des Lidbändchens auf. Die Haut auf dem Nasenrücken ist sehr locker, weich und verschieblich: sie springt seitlich von dem Nasenrücken vor, besonders bei leichtem Druck von außen her.

Nach dieser Darstellung dürfte der Begriff *Epicanthus* etwas weiter zu fassen sein, und es wären demselben nicht allein die Hautfaltenbildungen bzw. deren Anlagen zuzurechnen, welche in Verbindung mit der Deckfalte den inneren Lidwinkel in verschiedener Stärke überdecken, sondern noch kleine Hautfalten auf der Seite bzw. auf der Höhe des Nasenrückens (unabhängig von der Gefäß- oder der Procerusfalte). Brachy- bzw. Hyperbrachycephalie, geringes bzw. ganz unmerkliches Hervortreten der Arcus superciliares und niedriger Nasen-

sattel kann dabei stets nachgewiesen werden¹⁾. Die Voraussetzungen für die Entstehung dieser Hautfalten sind offenbar dieselben.

Von den genannten Kriterien der Schädelformation hat aber nur das letztere den primitiven Typus bewahrt: die Kurzköpfigkeit zeigt uns die weitere Entwicklung an. Die Abflachung des Stirnbeines in der Supraorbitalgegend muß ihrerseits ebenfalls, als Sekundärformation aus den erstmaligen Stirnwülsten, eine relative Vermehrung der Hautbedeckung erzeugen können, welche nach innen von der Orbitaöffnung, über derselben und auch lateralwärts eine Faltenbildung bedingen mag und als Grundlage für den Epicanthus internus und seine Abarten, für die Mongolenfalte und für den selteneren äußeren Epicanthus dient. Man braucht dabei nur die bei-

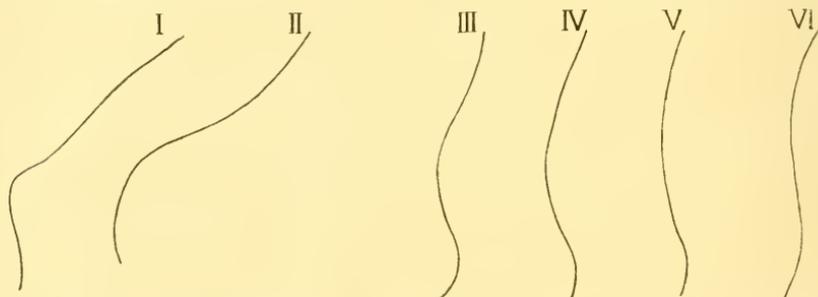


Abb. 2. Schäddiagramme durch den vorspringendsten Teil der Frontalgegend. $\frac{4}{5}$ Naturgröße.

I. Schimpanse, nicht ganz ausgewachsen; *II.* Neanderthaler; *III.* Elsässerschädel, ausgewachsen; *IV.* Chinesenschädel, ausgewachsen; *V.* Elsässerschädel, Kind, 10 Jahre alt, Sammlungsnummer 179; *VI.* Elsässerschädel, Kind, $\frac{4}{4}$ Monate alt, Sammlungsnummer 316.

gegebenen Skizzen (Abb. 2) zu vergleichen, um zu erkennen, inwieweit bei verminderter Ausdehnung der knöchernen Unterlage des Frontale, einhergehend mit der Involution der Arcus superciliares, die bedeckende Haut an Umfang eine relative Zunahme erfahren kann im Falle von Ausbleiben selbständiger Rückbildung. Und zwar muß dies um so mehr stattfinden können dann, wenn zu gleicher Zeit die Nasenerhebung noch keinen besonders hohen Grad angenommen hat, und durch sie die von der Stirne her überflüssig gewordene Integumentpartie nicht in sagittaler Richtung nach vorn durch Vortreibung der Nasalia sekundär ausgedehnt und gewissermaßen verbraucht worden ist. In anderen Worten: die Entwicklung der Mongolenfalte, weiter-

¹⁾ Nur in dem einen Fall, wo die allererste Anlage von Epicanthus anzutreffen war (Fall I), betrug der Länge - Breite - Index bloß 80.

hin des Epicanthus und seiner Abarten (der Hautfalten auf den Seitenteilen des Nasenrückens und auf dem Nasensattel) kennzeichnet sich darnach in keiner Weise als ein Rückschritt in der Entfaltung des Schädels und der Kopfweichteile oder als eine Dysharmonie der einzelnen Schichten in regressivem Sinne, sondern als ein Fortschritt von dem primitiven Entwicklungsstadium, der originären Dolichocephalie zur sekundären Kurzköpfigkeit mit Abflachung der Arcus superciliares bei noch zurückgebliebener Nasenentwicklung. Insofern stimmt denn auch METSCHNIKOFFS Satz: „Aus dem Gesagten kommen wir zu dem Schlusse, daß das Auge der echten Mongolen ein Stehenbleiben in der Entwicklung bezeugt, eine Eigentümlichkeit, welche die mongolische Rasse . . . auch in anderen Punkten auszeichnet“¹⁾, wenn auch die von dem Autor dafür gegebene Erklärung, wie oben auseinandergesetzt, im einzelnen den Tatsachen nicht entspricht.

Straßburg i. E., den 12. August 1918.

(Eingegangen am 16. August 1918.)

Nachdruck verboten.

Die Flossenstacheln der Welse.

Vorläufige Mitteilung.

Von B. PEYER, Zürich.

Im Archiv für Anatomie, Jahrgang 1915, Supplementband (Leipzig 1916) hat O. AICHEL, Kiel, in einer längeren Arbeit, betitelt: „Das Problem der Entstehung der Zahnform“ seine Anschauungen in dieser Frage ausgesprochen und die Ergebnisse am Schluß in 34 Thesen zusammengefaßt. Diese Thesen führten zu einer lebhaften Kontroverse (s. ADLOFF in der Zahnärztl. Rundsch., Jg. 25, Nr. 31 u. 36, AICHEL ebenda Nr. 34 u. 42 [Berlin 1916]; GREVE, H. CH. in der Deutschen Monatsschr. f. Zahnheilk. 1917, H. 3 [Berlin 1917], schließlich ADLOFF im Anat. Anz. Bd. 50, S. 348 f. [Jena 1917]). Bei all diesen Erörterungen wurden die tatsächlichen Befunde, auf welche sich AICHELs theoretische Erwägungen hauptsächlich stützen, nämlich seine Angaben über das Verhalten der Zähne an den Flossenstacheln der Welsgattung *Doras*, nicht in Zweifel gezogen deswegen, weil AICHEL mit aller Bestimmtheit versichert, daß es sich bei den in Frage stehenden Gebilden um echte Hautzähne handle (AICHEL, l. c. S. 82): „Vielmehr handelt es sich hier um fest eingekeilte Zähne, welche von einer persistierenden Pulpa aus wachsen. Es sind also Hautzähne, die zu einem

1) E. METSCHNIKOFF, l. c., S. 158.

Vergleich mit den Kieferzähnen höherer Tiere weit mehr berechtigen, als die Haifischzähne. Diese Auffassung wird noch dadurch unterstützt, daß die Zähne der Flossenstacheln sich wie die Kieferzähne in der Tiefe nach Einsenkung des Schmelzkeimes, umgeben von den Knochenmassen des Stachels, entwickeln und spät durchbrechen, während die Zähne der Selachier durch Verknöcherung freistehender Hautpapillen entstehen.“ — S. 97: „Die Zahnkeime sind im Knochen junger Exemplare mikroskopisch nachweisbar.“ — S. 117: „Die Zahnbildungen an Flossenstacheln sind ebenfalls Abkömmlinge von Hautpapillen, es sind wirkliche Zähne.“ (Im Original gesperrt.)

Es dürfte daher etwas überraschen, wenn der Nachweis geführt werden wird, daß die kegelzahnförmigen Zacken an den Flossenstacheln von Doras lediglich aus Knochen bestehen, nicht etwa aus osteoidem Gewebe, sondern aus konzentrisch geschichteten Lagen (Kegelmänteln) von Knochengewebe mit entsprechend angeordneten Knochenhöhlen, Knochenkörperchen. Alle die von AICHEL beschriebenen und zu weitgehender theoretischer Spekulation verwendeten Vorgänge, wie Bildung von trituberkulären Zahnformen, Spaltung von Zahnkeimen usw. lassen sich vollständig aus der Wachstumsweise des knöchernen Flossenstachels verstehen. Es handelt sich nicht um Zähne, sondern nur um Knochen. Die knöchernen, spitz kegelförmigen Zacken an den Flossenstacheln von Doras dürfen nicht verwechselt werden mit den von WILLIAMSON (Philos. Transact. Vol. 141, London 1851) und O. HERTWIG, Morphol. Jahrb. Bd. 2, Leipzig 1876) beschriebenen echten Hautzähnen der Panzerwelse.

Den ausführlichen Nachweis an Hand von Zeichnungen werde ich in einer schon vor mehr als Jahresfrist abgeschlossenen Arbeit erbringen, deren Drucklegung infolge der gegenwärtigen Verhältnisse bisher nicht möglich war. Schon bevor ich den Bau der Flossenstacheln bei rezenten Welsen eingehender untersuchte, hatte sich Prof. STROMER v. REICHENBACH mittels eines Dünnschliffs davon überzeugt, daß die Zäckchen an den Flossenstacheln einer anderen Welsgattung (*Synodontis*) aus dem Pliocaen des Natrontales, Ägypten, nur aus Knochen bestehen.

Obwohl in AICHEL'S Arbeit „Das Problem der Entstehung der Zahnform“ noch verschiedene Einzelheiten der Berichtigung bedürften, so halte ich es doch für zwecklos, auf seine Hypothesen näher einzugehen, deswegen, weil die hauptsächlichsten Beobachtungen, auf welchen seine theoretischen Erwägungen beruhen, nicht richtig sind.

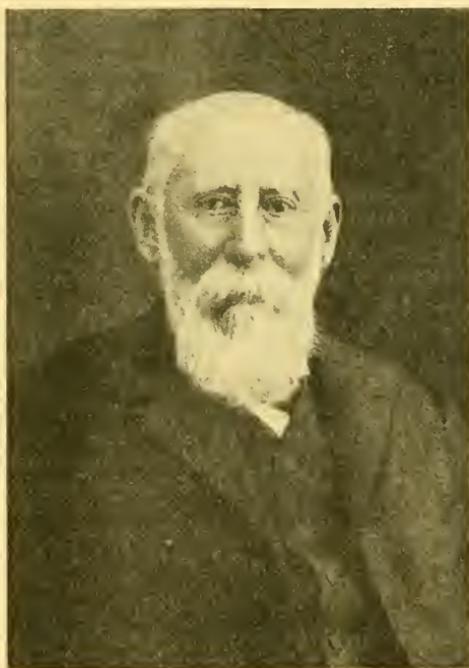
(Eingegangen am 20. November 1918.)

Nachdruck verboten.

JULIUS KOLLMANN.

† 24. Juni 1918.

JULIUS KOLLMANN wurde am 24. Februar 1834 in Holzheim geboren, einem Dorfe unweit der Donau bei Dillingen in Bayern. Sein Vater war ein höherer Forstbeamter, der sich durch besondere Erfolge in der Waldkultur rühmlich ausgezeichnet hatte. Auch hatte derselbe die Welt gesehen, denn als Soldat der bayerischen Armee war er manchen Zügen gefolgt, welche die napoleonischen Kriege veranlaßt hatten. Klaren Verstandes und lebhaften Geistes hatte er die mannigfaltigen Erlebnisse jener bewegten Zeit gewissermaßen als Ergänzung seiner kurzen Schulbildung verwertet. Von ihm hat der Sohn wohl eine gewisse Leichtigkeit in der Aufnahme neuer Ideen und auch das lebhafte Interesse für fremde Länder und Völker und für internationale Fragen geerbt, das vielfach in der Form seiner wissenschaftlichen Tätigkeit zutage trat.



Der Knabe wuchs mit sechs anderen Geschwistern in steter Berührung mit der Natur, die ihn umgab, auf. Kaum 8 Jahre alt trat er in die Lateinschule zu Dillingen ein, um nach regelrecht absolviertem Gymnasialstudium im Jahre 1854 die Universität München zu beziehen. Das rege Interesse für die Medizin, welches ihm schon in früher Jugend eigen war, führte ihn dem Studium dieser Disziplin zu, wobei ihn die naturwissenschaftlichen Fächer am meisten fesselten. Dabei kam jedoch das studentische Leben nicht zu kurz; KOLLMANN war ein fröhlicher Student und die gesellschaftlichen Beziehungen, welche er in dem Korps der Suevia anknüpfen durfte, waren für ihn eine Quelle des Genusses und der Erholung. Er dürfte, wie er sich mir gegenüber kurz vor seinem Tode äußerte, wohl der letzte seiner gleichalterigen Corpsbrüder gewesen sein.

Im Sommer 1858 bezog er, nach Abschluß seiner medizinischen Studien, die Universität Berlin, um bei JOHANNES MÜLLER, DU BOIS-REYMOND, EHRENBURG und RUDOLF VIRCHOW Vorlesungen und Kurse zu besuchen. JOHANNES MÜLLER hat ihn mächtig angezogen, obgleich das Interesse für vergleichende Anatomie, welches er auf den Besuch von MÜLLERS Vorlesungen zurückführte, erst viel später durch den Einfluß von GEGENBAURS Schriften in seiner wissenschaftlichen Denkungsart zur vollen Entfaltung kam. Daß er schon damals von RUD. VIRCHOW auf anthropologische Fragen hingewiesen wurde, halte ich für zweifelhaft; erst nach der Gründung der Deutschen anthropologischen Gesellschaft im Jahre 1869 scheint er sich mit diesem Zweige der anatomischen Wissenschaft abgegeben zu haben. Die Vorlesungen und Kurse VIRCHOWS über pathologische Anatomie scheinen bei dem jungen Mediziner, dessen Interesse sich weit mehr der normalen Anatomie zuwandten, keinen bleibenden Eindruck hinterlassen zu haben und mit praktisch-medizinischen Studien hat er sich während seiner Berliner Zeit nicht abgegeben.

Für seine spätere Laufbahn entscheidend war für ihn die Möglichkeit, eine Assistentenstelle bei dem Münchener Anatomen TH. L. W. BISCHOFF zu übernehmen, welche ihm noch während seines Aufenthaltes in Berlin angeboten wurde. Er übernahm die Stelle im Herbst 1859.

BISCHOFFS Richtung war die der deskriptiven Anatomie, wie sie an den meisten deutschen Hochschulen um die Mitte des letzten Jahrhunderts gelehrt wurde. Freilich hatte sich BISCHOFF sehr eingehend mit Entwicklungsgeschichte beschäftigt und vom Jahre 1842 an eine Reihe von sehr verdienstvollen und grundlegenden Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Säugetiere (Kaninchen, Hund, Reh) veröffentlicht, aber bei aller Genauigkeit der Beobachtung und Beschreibung, welche diese Abhandlungen heute noch lesenswert macht, nimmt doch die reine Aufzählung der Ergebnisse den breitesten Raum ein, und eine Verwertung des Geschilderten für die allgemeine Auffassung des Entwicklungsvorgangs fehlt gänzlich. Von einer Vergleichung der einzelnen Tierformen war keine Rede, obwohl schon in den Schriften H. RATHKES aus den dreißiger und vierziger Jahren wichtige Hinweise auf die Bedeutung der vergleichenden Methode enthalten waren. Ebenso wenig waren in den anatomischen Arbeiten BISCHOFFS Anzeigen einer neuen Richtung vorhanden, höchstens wurde der physiologischen Bedeutung des Geschilderten gedacht, niemals des Zusammenhanges der Tatsachen; es fehlte der Versuch, dieselben untereinander zu verknüpfen und durch andere Formgestaltung zu erklären. Aus dieser Schule hervorgegangen, hat sich KOLLMANN erst allmählich und sozusagen selbständig zu freierer Auffassung seiner Wissenschaft emporgerungen. Er hat es oft beklagt, von seinem Lehrer nur spärliche wissenschaftliche Förderung erhalten zu haben; nicht einmal eine Anregung zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen hat er von BISCHOFF empfangen. Die Schulung in der systematischen Anatomie war dagegen eine gute und KOLLMANN hat zeitlebens die Vorzüge derselben hochgeschätzt. Sie bestanden nicht zum mindesten in einer Wertschätzung der groben, makroskopischen Anatomie, soweit sie sich für die Praxis verwerten läßt; auch die Präparationsmethode, welche im Seziersaale geübt wurde, hat diesem Umstande

Rechnung getragen und wurde später von KOLLMANN im Baseler Seziersaale eingeführt. ✓

Im Jahre 1861 unternahm KOLLMANN eine für ihn äußerst bedeutungsvolle Reise nach England und Frankreich. In London lernte er OWEN, HUXLEY, CARPENTER, BUSK und CHARPEY kennen; in Paris trat er zu CLAUDE BERNARD und FLOURENS in Beziehung. Mit den englischen und französischen Naturforschern und Anatomen hat er auch später, besonders nach seiner Übersiedelung nach Basel, die Beziehungen aufrecht erhalten und bei weiteren Besuchen in London und Paris erneuert. Er hat nicht bloß für seine wissenschaftlichen Arbeiten und Anschauungen daraus Nutzen gezogen, sondern auch manches für die Methodik des Unterrichtes sowie für die Technik der Herstellung der verschiedenartigsten Präparate nach Hause gebracht. Er war solchen Anregungen immer außerordentlich zugänglich und gern geneigt, neue Methoden auszuprobieren und zu verwerten, sogar bis in sein hohes Alter die Fortschritte der anatomischen Technik für seine eigenen Arbeiten heranzuziehen. So bewahrt die Baseler anatomische Anstalt eine ganze Reihe von gut aufgestellten Präparaten der Knochenentwicklung auf, die er im Jahre 1907 zu eigener Belehrung angefertigt hatte.

So vorbereitet habilitierte er sich im Sommersemester 1861 an der Universität München für das Fach der Anatomie mit einer Schrift „Über die Entwicklung der Adergeflechte, ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns“. Er gab Kurse über mikroskopische Anatomie und hielt auch Vorlesungen über diesen Gegenstand. Ferner war er auf dem Seziersaale tätig. Später las er einzelne Kapitel der systematischen Anatomie, ferner chirurgische Anatomie, sowie im Auftrage der Akademie der bildenden Künste auch Anatomie für Künstler, ein Stoff, der ihn früh anzog und den er später in seinem Lehrbuche der plastischen Anatomie für Künstler vorzüglich bearbeitet hat. Der Lehrauftrag an der Akademie der bildenden Künste brachte ihn zu einer größeren Anzahl von Künstlern in Beziehung, denen er manche Anregung verdankte. In jener Zeit hat er wohl auch die Fertigkeit im Zeichnen erworben, die später in den Vorlesungen über systematische Anatomie und über Entwicklungsgeschichte wertvolle Verwendung fand.

Im Jahre 1870 wurde er zum außerordentlichen Professor an der Universität München ernannt; im Herbst des Jahres 1878 erhielt er einen Ruf auf den Lehrstuhl der Anatomie an der Universität Basel, den er bis zu seinem Rücktritt im Herbst 1913 innehatte.

In München verließ KOLLMANN einen Wirkungskreis, der trotz mancher Einschränkung doch in hohem Grade Befriedigung und Anregung darbot. Im Frühjahr 1872 hatte er sich durch seine Verhehlungung mit Fräulein Anna Maria Canton, der Tochter eines angesehenen Kaufmannes in Mainz, seinen eigenen Hausstand begründet. Sie brachte ihm ein reiches Gemüt und ein Herz voll hingebender Treue entgegen. Anspruchslos, tätig, ebenso gut wie verständig, lebte sie einzig und allein für ihre Familie. Aus der 46 jährigen Ehe entstammen zwei Söhne und zwei Töchter. KOLLMANN führte seine junge Frau in einen großen Kreis Münchener Freunde ein. Im Mittelpunkt des geselligen Verkehrs standen damals noch LIEBIG und Prof. VON SIEBOLD, sowie HORNSTEIN. Zu intimen Freunden KOLLMANNS gehörten ADOLF WILBRANDT,

HANS HOPFEN, VIKTOR MÜLLER, PIXIS, WILLICH, ZITTEL, BOLLINGER, der Schweizer Dichter LEUTHOLD, SEITZ und WILHELM HERZ. Der Beziehungen zu den Künstlern ist soeben gedacht worden, es wären hier noch zu nennen: MAKART, PILOTY, HANS THOMA, KAULBACH, BÖCKLIN. Mit PAUL HEYSE bestand ebenfalls ein Verkehr, und im befreundeten Hause DÖNNIGES kam er viel mit GEIBEL und BODENSTEDT zusammen. Wer KOLLMANNS lebhaftes Naturell kennen gelernt, kann sich leicht vorstellen, wie überaus wohl er sich in diesem Freundeskreise gefühlt hat. Noch jahrelang nach seiner Übersiedelung nach Basel hat es ihn immer wieder nach München gezogen, bis der Freundeskreis durch den Tod oder den Wegzug seiner Mitglieder sich aufgelöst hatte.

In Basel fand KOLLMANN reichlich Arbeit vor. Die anatomische Anstalt befand sich damals mit der pathologisch-anatomischen, der zoologischen und der physiologischen Anstalt zusammen in den Räumlichkeiten des Universitätsgebäudes, welche jetzt das zoologische Institut allein beherbergen. Schon daraus geht hervor, daß die Einrichtungen äußerst primitiver Art waren. Man kann sich heutzutage schwer eine Vorstellung machen von der äußersten Kompression, die dort über die vier genannten Disziplinen verhängt war. Nur mit besonderer Geschicklichkeit konnte man sich zurechtfinden, wobei zwei Diener sich in seltener Verschränkung aneinander vorbeischieben. Anatomie und vergleichende Anatomie wurden von KOLLMANN und RÜTIMEYER in demselben Auditorium gelesen, und es gehörte eine besondere Gewandtheit dazu, die für den Anschauungsunterricht bestimmten Präparate während der akademischen Viertelstunde wegzutragen oder aufzustellen.

Die Lage gestaltete sich etwas günstiger, als schon nach zwei Jahren die pathologische Anatomie ein selbständiges Gebäude im Spitalgarten erhielt. Aber eine wirkliche Besserung wurde erst durch die Errichtung des für die Aufnahme der anatomischen und physiologischen Anstalt bestimmten Vesalianums geschaffen, welches im Herbst 1885 bezogen werden konnte.

Die Pläne für das neue Gebäude wurden von KOLLMANN und seinem Kollegen, dem Ordinarius für Physiologie, FR. MIESCHER gemeinsam ausgearbeitet. Zwar gelang es nicht, den Plan in seinem ganzen Umfange auszuführen; da die bewilligten Geldmittel nicht ausreichten, mußte eine ziemlich weitgehende Beschränkung eintreten, allein der Plan und die Anordnung der Räume erwiesen sich als zweckmäßig und genügten den Anforderungen während einer langen Reihe von Jahren. Erst mit der Zunahme des medizinischen Studiums gegen das Jahr 1905 wurde die Raumnot in beiden Anstalten wieder empfindlich, so daß im Jahre 1913, als KOLLMANN seine Professur niederlegte, die Frage eines abermaligen Neubaus, zunächst für die anatomische Anstalt allein, prinzipiell beschlossen wurde. Zu demselben wurde im Juli 1918, kurz nach KOLLMANNS Tod, der erste Spatenstich getan.

Im Vesalianum verblieb KOLLMANN auch nach seinem Rücktritt, bis ihn zunehmende Altersbeschwerden im Herbst des Jahres 1916 zwangen, auf eine Fortsetzung seiner wissenschaftlichen Tätigkeit zu verzichten. Er hatte in den letzten drei Jahren über Anthropologie Vorträge gehalten, zum letzten Male Ende Juni 1916. Seit 1861, also während 55 Jahren, hatte er als akademischer Lehrer gewirkt.

Neben der Hebung der anatomischen Anstalt war die damit zusammenhängende Ausbildung des Unterrichtes eine der ersten Aufgaben, an welche KOLLMANN in Basel heranging. Er hatte laut seinem Anstellungsdekret das ganze Fach der menschlichen Anatomie zu vertreten; so las er während 35 Jahren die systematische menschliche Anatomie, mit Ausschluß der Osteologie und Syndesmologie, daneben in der ersten Zeit auch noch topographische Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte. Ferner hielt er den histologischen Kurs ab und leitete die Sezierübungen. In den letzten zehn Jahren seiner Tätigkeit, als er sich mit der Abfassung eines Lehrbuches der Anthropologie beschäftigte, übernahm er die bis dahin vom Prosektor gehaltene Vorlesung über Osteologie und Syndesmologie und überwies diesem die Vorlesung über Entwicklungsgeschichte. Der Prosektor las vom Jahre 1890 an topographische Anatomie, und Dr. HERMANN GRIESBACH aus Mülhausen übernahm im Jahre 1884 die Vorlesung über allgemeine und spezielle Histologie.

KOLLMANN besaß als Lehrer ganz ausgezeichnete Eigenschaften. Sein Vortrag war fließend, lebhaft und anregend. Er bereitete seine Vorlesungen sorgfältig vor, indem er vor allem darauf bedacht war, etwas Vollständiges zu liefern und doch, auf der anderen Seite, der Erschöpfung sowohl des Gegenstandes als auch des Hörers aus dem Wege zu gehen. Im Wintersemester wurden, wohl nach dem von BISCHOFF herstammenden Usus, drei Leichen für die Vorlesung präpariert; die erste für die Muskellehre, die zweite, arteriell injizierte, für die Gefäßlehre und die dritte für die Venen, insbesondere diejenigen der großen Körperhöhlen und der Eingeweide. Auf diese Weise erhielt der Student ein weit anschaulicheres Bild des Verhaltens der Teile zueinander, als dasjenige sein kann, welches von einem getrockneten oder in Alkohol aufbewahrten Präparate geboten wird. KOLLMANN legte immer großen Wert auf Demonstrationen: er beschränkte sich dabei immer auf das wichtigste, verlor sich niemals in Einzelheiten. Er begrüßte jeden Zuwachs an Hilfsmitteln für den Unterricht; so hat er mit der Zeit eine fast vollständige Sammlung aller Wachsmodelle zusammengebracht, welche die verschiedenen Entwicklungsvorgänge veranschaulichen. Er hat sich schon früh mit der Projektion von Diapositiven und mikroskopischen Präparaten abgegeben, aber auch hierin hütete er sich, zu weit zu gehen; er legte sich in all' diesen Dingen eine weise Beschränkung auf.

Das gilt auch für die Aufnahme neuer Tatsachen und Anschauungen in den anatomischen Lehrstoff; denn trotz seines sanguinischen Temperamentes und seines weitgehenden Interesses für die Ergebnisse der neueren Forschung war KOLLMANN in dieser Beziehung sehr kritisch. Zwar verfolgte er die neuere Literatur nicht bloß mit Hinblick auf seine wissenschaftlichen Arbeiten, sondern auch von dem Gesichtspunkte des akademischen Lehrers aus; auch besaß er bis in sein höheres Alter die seltene Eigenschaft, umlernen und neue Anschauungen, auch wenn sie manchem Festgewurzelten widersprachen, in sich aufnehmen zu können. So hat er, von der systematischen Anatomie ausgehend, doch auch die von GEGENBAUR vertretene morphologische Richtung in ihrer Bedeutung für den Unterricht sehr hoch eingeschätzt; er zog die vergleichende Anatomie und die Entwicklungsgeschichte häufig zur Erklärung

heran, aber er war damit, wie in allem vorsichtig und vergaß nie, daß er angehende Mediziner und nicht etwa Zoologen vor sich hatte. Die entwicklungsmechanischen Betrachtungen blieben ihm dagegen fremd, obgleich er ihre Bedeutung für die Lösung mancher Fragen nicht verkannte und nicht selten auch auf die Zukunft hinwies, welche ihnen, besonders im Hinblick auf Fragen der Praxis, vorbehalten sei. Für letztere hatte er aus seiner Münchener Zeit ein lebhaftes Interesse bewahrt, schon damals hatte er chirurgische Anatomie gelesen, ja sogar, von der Persönlichkeit NUSSBAUMS angezogen, sich eine Zeit lang mit dem Gedanken getragen, zur Chirurgie überzugehen.

Um die Baseler Universität und um seine neue Heimat hat sich KOLLMANN in mancher Hinsicht große Verdienste erworben. Er brachte aus München einen Sinn für die verschiedenartigsten gemeinsamen Bestrebungen mit, der gerade hier in glücklicher Weise sich äußern konnte. In der medizinischen Fakultät genoß er großes Ansehen; auch den Angelegenheiten der Universität als Ganzes brachte er Interesse entgegen, und schon vier Jahre nach der Übernahme der anatomischen Professur (1882) übertrug ihm das Vertrauen seiner Kollegen die Rektorwürde. Er war kurz darauf Dekan der medizinischen Fakultät, an deren Verhandlungen er bis an sein Lebensende lebhaften Anteil nahm. Er saß in zahlreichen Kommissionen, so in derjenigen für die ethnographische Sammlung, deren tätiger Präsident er während einiger Jahre war, ferner in der Kommission für die populären Vorträge und war auch zeitweilig Vorsitzender der naturforschenden und der medizinischen Gesellschaft, immer mit Wort und Tat für die Wissenschaft wirkend; in beiden hielt er zahlreiche Vorträge. Er war ein eifriger Besucher der Versammlungen der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft.

KOLLMANN war persönlich mit einem sehr weiten Kreise von Anatomen, Anthropologen, Medizinern und Naturforschern, nicht nur der Schweiz und Deutschlands, sondern auch des Auslandes bekannt. Es war ihm die persönliche Aussprache mit Menschen ein Bedürfnis, und so kam es, daß er als ein regelmäßiger Besucher der verschiedensten Kongresse und wissenschaftlichen Versammlungen mit vielen Fachgenossen in Verkehr trat. Zur Zeit, da er Privatdozent in München war, bildeten die Versammlungen deutscher Naturforscher und Ärzte fast die einzige wissenschaftliche Veranstaltung dieser Art in Deutschland. Später, vom Jahre 1869 an, kamen die Versammlungen der anthropologischen Gesellschaft dazu. KOLLMANN war in beiden tätig, er war auch längere Zeit hindurch Sekretär der deutschen anthropologischen Gesellschaft und Herausgeber des anthropologischen Korrespondenzblattes. Auch die internationalen medizinischen Kongresse hat er mehrmals besucht, so diejenigen von Berlin, Rom und London, ferner die Versammlungen der British Association of Science und der Association française pour l'avancement des sciences. Besonders waren es aber die Versammlungen der Anatomischen Gesellschaft, welche ihn in den letzten 30 Jahren seines Lebens anzogen, hier hat er zahlreiche Vorträge gehalten, sich über manche Fragen wissenschaftlicher und technischer Natur Belehrung geholt und viele Verbindungen, besonders auch mit der jüngeren Generation von Anatomen angeknüpft. Bis gegen sein 75. Lebensjahr ist er nur selten den Versammlungen der Anato-

mischen Gesellschaft ferngeblieben. Er hat derselben nicht unerhebliche Dienste geleistet, bei der Revision der anatomischen Nomenklatur, deren Ergebnisse im Jahre 1895 von der Versammlung in Basel gutgeheißen wurden und in demselben Jahre, von W. His herausgegeben, im Druck erschienen. KOLLMANN war auch sonst ein wertvolles, für jede gemeinnützige Bestrebung leicht zu gewinnendes Mitglied der Gesellschaft; so hat er z. B. an dem Plane von W. His, ein Institut für Hirnforschung zu errichten, lebhaften Anteil genommen. Sein leicht sanguinisches Naturell und seine angenehmen Umgangsformen machten ihn bei allen Kollegen beliebt, und manche freundschaftliche Beziehung wurde auf den Versammlungen der Gesellschaft angeknüpft.

KOLLMANN'S erste Publikation erschien im Jahre 1860 unter dem Titel: Über den Verlauf der Lungenmagennerven in der Bauchhöhle mit 2 lithographischen Tafeln, in dem 5. Bande der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, als eine von der Münchener medizinischen Fakultät gekrönte Preisschrift. Die letzte Arbeit aus dem Jahre 1915 handelte von Termitengängen im Schädeldache zweier amerikanischer Pygmäen. Zwischen beiden Arbeiten liegt ein Zeitraum von 55 Jahren und eine reiche wissenschaftliche Tätigkeit auf den verschiedensten Gebieten.

Als KOLLMANN im Jahre 1858 seine akademische Laufbahn an der Münchener anatomischen Anstalt antrat, war die mächtige Anregung zur Um- und Neugestaltung der anatomischen Wissenschaft, welche das erst im Jahre 1859 erschienene Werk Darwins: *On the origin of species* brachte, noch nicht erfolgt. Wir können uns heutzutage nur schwer in den Zustand der Wissenschaft von damals hineindenken. Wohl hatten JOHANNES MÜLLER und auch HEINRICH RATHKE die Wege gewiesen, auf welchen GEGENBAUR die vergleichende Morphologie zu Ehren brachte, aber erst 1859 erschien des letzteren Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, in welchem gewissermaßen das Programm der neuen Schule aufgestellt wurde. Erst erheblich später, in der ersten Hälfte der siebziger Jahre, griff der Einfluß GEGENBAURS unter den jüngeren Anatomen um sich. An den meisten deutschen Universitäten wurde die menschliche Anatomie rein deskriptiv systematisch behandelt, etwa so wie sie uns in der ersten Auflage von HENLES Handbuch überliefert ist, höchstens belebt mit Ausblicken auf die Physiologie der Organe oder auf die praktische Bedeutung gewisser Verhältnisse. In eine solche Schule war KOLLMANN bei BISCHOFF eingetreten. Die Tatsachen hatten vor allem Wert: auf ihre Verknüpfung und Bedeutung kam es erst in zweiter Linie oder auch gar nicht an. So ist es durchaus begreiflich, wenn KOLLMANN'S Erstlingswerk eine genaue Darstellung des Verlaufes und der Verbreitung der N. vagus brachte. Bemerkenswert ist der Nachweis, daß der linke Vagus, die Chorda oesophagei post. gewisser Autoren, im Speiseröhrengestlecht eine große Anzahl Fasern vom vorn gelegenen rechten Vagus aufnimmt und bloß den kleineren Teil seiner Äste an den Magen, die meisten dagegen an die Leber, die Milz, die Niere und Nebenniere entsendet und außerdem den ganzen Dünndarm versorgt. Die Innervation des Dünndarms durch den Vagus wird in den meisten Lehrbüchern der Anatomie nicht erwähnt (ein Hinweis fehlt bei GEGENBAUR, KRAUSE, POIRIER und CHARPEY, GRAY, CUNNINGHAM). Erst vor kurzem ist die Tatsache sowohl für Affen als für den Menschen von P. DONKER (*Anat. Anz.*

Bd. 51, 1918), allerdings ohne Anführung der KOLLMANN'schen Abhandlung, wieder aufgedeckt worden,

Im Jahre 1861 erschien die Habilitationsschrift „Über die Entwicklung der Adergeflechte, welche zum ersten Male diese Bildungen als entstanden durch Einstülpung der noch epithelialen Hirnwandung nachgewiesen hat, wie das heute an jedem Querschnitt durch ein frühfetales Gehirn zu erkennen ist.

Aus der ersten Münchener Zeit stammen eine ganze Reihe von Abhandlungen histologischen Inhaltes. So behandelt die Arbeit: „Zur Anatomie der Niere“, 1864, die Verhältnisse der feineren Gefäßverzweigung in der Niere, besonders des Kapillarnetz der Rinde und den Verlauf und die Verzweigung der Gefäße der Marksubstanz. — Der Aufsatz „Über die Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne“ (1869) stellt die erste von einer Reihe Untersuchungen über die Zahngelbte dar, die auch heutzutage noch lesenswert sind. KOLLMANN hat darin zum ersten Male versucht, eine ganze Anzahl von Zahnanomalien durch die normale Entwicklungsgeschichte der Zahnleiste und der einzelnen Zähne zu erklären. Er behandelte dabei die erste Anlage der Milchzähne, die Anlage der Keime für die Ersatzzähne, die Varietäten der Zähne und der Zahnbildung, das Schmelzoberhäutchen, die Konturlinien im Zahnbein. Die Arbeit KOLLMANN'S hat definitiv die von französischen Autoren (ROBIN, MAGITOT u. a.) vertretene Ansicht widerlegt, daß die Zähne mit all ihren Teilen sich in der Tiefe der Schleimhaut von freien Stücken und unabhängig von der oberen Schleimhautlage und ihrem Epithel entstehen und die von KOELLIKER, WALDEYER und HERTZ vertretene Ansicht der Entstehung aller Zahngelbte aus einer epithelialen und mesodermalen Anlage als richtig erwiesen. Als Ergänzung zu der größeren Arbeit erschienen eine Reihe von kleineren Mitteilungen über die Struktur der Zähne, während der Jahre 1869—1872 in den Sitzungsberichten der Münchener Akademie der Wissenschaften. Die Anregung zur Beschäftigung mit der Histologie scheint KOLLMANN von HESSLING erhalten zu haben, welcher seit den fünfziger Jahren in München auf diesem Gebiete tätig war. KOLLMANN hatte sich mit der von THIERSCH eingeführten und vervollkommneten Technik der Gefäßinjektion vertraut gemacht und dieselbe schon in seiner Arbeit über den feineren Bau der Niere in Anwendung gebracht, dann bei den Untersuchungen über das Gefäßsystem der Mollusken, welche er im Jahre 1874 in der zoologischen Station zu Neapel anstellte. In das Jahr 1877 fällt auch die Arbeit über die Bindesubstanz der Acalephen, in welcher KOLLMANN über die Entstehung der leimgebenden Fibrillen Ansichten äußert, die den landläufigen Vorstellungen der damaligen Zeit widersprechen, aber der neueren Lehre in vielen Punkten sich nähern. Weitere histologische Arbeiten handeln von Häutchenzellen und Myxom (1876), von strukturlosen Membranen (1876), von dem Bau der roten Blutkörperchen (1873), von der Unterbrechung des Kreislaufes in der Spongiosa der Knochen und von der Bedeutung der Arachnoidealzotten (1880), über tierisches Proto-plasma (1882). Mit der Abgabe der Vorlesung über Histologie an Professor GRIESBACH aus Mülhausen im Jahre 1884 scheint KOLLMANN'S Interesse an der histologischen Forschung erlahmt zu sein; er wandte sich von nun an besonders zwei Gebieten zu, einerseits der Entwicklungsgeschichte bzw. der vergleichenden Anatomie, andererseits der somatischen Anthropologie, von

denen das letztgenannte ihn bis an sein Lebensende beschäftigte. (Seine letzte Publikation aus dem Jahre 1915 war anthropologischen Inhalts.)

KOLLMANN hatte sich schon in München mit embryologischen Untersuchungen abgegeben, wie seine Abhandlung über die Entwicklung der Zähne beweist. Auch hatte er sich schon vor seiner Übersiedlung nach Basel mit der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens vertraut gemacht. Es lag das eben im Zuge der damaligen Zeit, als die Schriften DARWINS, die Anthropogenie und die Generelle Morphologie von HAECKEL die neue Richtung der tierischen Morphologie zu bestimmen begannen. KOLLMANN hat oft geschildert, welche Wirkung die Schriften DARWINS schon in den sechziger Jahren auf ihn ausgeübt hatten; es „sei ihm wie Schuppen von den Augen gefallen“ und seit jener Zeit war der Deszendenzgedanke in seinem wissenschaftlichen Denken und Arbeiten der vorherrschende. In mehreren populären Schriften hat er sich mit der Deszendenztheorie beschäftigt, obgleich er allerdings an dem eigentlichen Kern der DARWIN'schen Lehre, der Selektionstheorie, stillschweigend vorbeigegangen ist. An der späteren Entwicklung der Deszendenzlehre durch WEISMANN, den Angriffen auf die Selektionstheorie, die mit dem Anfang der neunziger Jahre aufeinander folgten, hat er nicht mehr teilgenommen; aber seine entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten fußten auf der Deszendenztheorie und wiesen immer wieder auf dieselbe hin. Die Reihe dieser Arbeiten begann mit der im Jahre 1879 erschienenen Schrift über die menschlichen Eier von 6 mm Größe, es folgten Arbeiten über die Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium, über Muskelvarietäten (1883), über das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonenlarven und die Umwandlung der mexikanischen Axolotls (1883), über den Randwulst und den Ursprung der Stützsubstanz (1884), über Körperform und Bauchstiel eines menschlichen Embryos von 2,5 mm Länge (1890), über Furchung des Selachiereies, (1886), die Entwicklung der Chorda dorsalis des Menschen (1890), über die Körperform menschlicher normaler und pathologischer Embryonen (1889), über die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen (1891), Beiträge zur Embryologie der Affen (1892), Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen (1898), die Entwicklung der Lymphknoten im Blinddarm und im Processus vermiformis (1900), Kreislauf der Placenta, Zotten und Telegonie (1901), Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen, 2 Bände (1907).

Die Arbeiten über menschliche Entwicklungsgeschichte schlossen sich an diejenigen von HIS an, welcher in der Entwicklungsgeschichte menschlicher Embryonen (1880—1885) das Gebiet zusammenfassend bearbeitet hatte. Die Arbeit über das Überwintern der Frosch- und Tritonlarven bildete den Ausgangspunkt für die spätere Forschung über diesen Gegenstand; die Erscheinung der Persistenz der Larvenform wurde später von BOAS mit der Bezeichnung Neotenie belegt. Die Mannigfaltigkeit der Arbeiten legt wohl Zeugnis ab für die verschiedene Richtung von KOLLMANN'S Interesse auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte.

Im Jahre 1869 war die deutsche anthropologische Gesellschaft gegründet worden. KOLLMANN, der sich schon in den sechziger Jahren mit anthropologischen Studien abgegeben hatte, schloß sich sofort der Gesellschaft an, deren Versammlungen er während einer langen Reihe von Jahren regelmäßig be-

suchte. Die Übernahme der Stelle des Sekretärs der Gesellschaft und des Herausgebers des anthropologischen Korrespondenzblattes brachten ihn in Beziehungen zu den deutschen und zu vielen ausländischen Anthropologen. Seine früheste anthropologische Arbeit stammt aber erst aus dem Jahre 1873; sie handelt von altgermanischen Gräbern in der Umgebung des Starnberger Sees. Im Jahre 1877 folgt eine Arbeit über Schädel aus alten Grabstätten Bayerns, in welcher sämtliche in München vorhandenen Gräberschädel Bayerns einer rassenanatomischen Untersuchung unterworfen wurden. Von 1880—1915 verging fast kein Jahr, in welchem KOLLMANN sich nicht publizistisch mit der Anthropologie beschäftigt hätte. Ich führe folgende Arbeiten besonders auf: Beiträge zu einer Kraniologie der europäischen Völker (1882 u. 1883) und zahlreiche weitere Abhandlungen über die europäischen Menschenformen, die er aus allen Perioden untersuchte, um ein Gesamtbild der europäischen Menschheit und ihrer körperlichen Entwicklung zu gewinnen. Ein Hauptergebnis dieser Untersuchungen lag in dem Nachweis zweier typischer Formen in der Schädel- und Gesichtsgestaltung, für welche er die Bezeichnung Lepto- und Chamaeprosopie (Lang- und Breitgesichter) einführte. Eine große Überraschung brachte die Schrift: Der Mensch vom Schweizersbild aus Nuesch: Das Schweizersbild, eine Niederlassung aus palaeolithischer und neolithischer Zeit (1895, zweite Auflage 1901), in welcher zum erstenmal das Vorkommen eines Pygmäenvolkes unter der Urbevölkerung Europas nachgewiesen wurde an Hand der zahlreichen in Schweizersbild (Kanton Schaffhausen) gefundenen, im Schweiz. Landesmuseum zu Zürich aufbewahrten Knochenresten. Durch seine Abhandlung hat KOLLMANN die Kenntnis der normalen Zwergformen stark gefördert; er hat zuerst auf die weite Verbreitung der Pygmäen über den ganzen Erdball hingewiesen, sowie auf ihre Verschiedenheit von den hochgewachsenen Formen. Er nimmt an, daß sie als Formen aufzufassen seien, welche einer früheren Schöpfungsgeschichte des Menschen angehören als die hochgewachsenen Varietäten. Im ganzen Bereiche der Säugerwelt zeigt sich, daß im allgemeinen die großen Formen von kleinen abstammen. Die Vorläufer der großen Varietäten waren nach KOLLMANN also wohl zunächst Pygmäen.

Endlich sei auch der mit dem Künstler W. BÜCHLY zusammen durchgeführten Arbeit „Über die Persistenz der Rassen und die Rekonstruktion der Physiognomie prähistorischer Schädel“ hingewiesen, aus dem Jahre 1898. KOLLMANN und BÜCHLY haben unter Benutzung der von W. HIS bei der Rekonstruktion der Gesichtsformen Joh. Seb. Bachs angewandten Methode die Weichteile auf einem aus Auvernier am Neuenburger See stammenden Schädel modelliert und so die Gesichtszüge eines prähistorischen Menschen der Nachwelt vor Augen gestellt. Die Arbeit hat, ebenso wie der Gipsabguß der Büste, eine weite Verbreitung gefunden; es scheint auch, daß die Methode, trotz der geäußerten kritischen Bedenken, doch innerhalb gewisser Grenzen bernfen ist, die Frage nach der Gesichtsform der prähistorischen Rassen zu lösen. Das Ergebnis hat übrigens die stets von KOLLMANN verteidigte These bestätigt, daß die Menschenrassen eine große Beständigkeit besitzen und im Laufe der Jahrtausende nur geringfügige Änderung erfahren.

Während der letzten zehn Jahre seines Lebens beschäftigte sich KOLLMANN mit der Abfassung seines Lehrbuches der somatischen Anthropologie, mit zahlreichen Abbildungen, dessen Erscheinen durch den Ausbruch des Weltkrieges verhindert wurde. Manuskript und Abbildungen liegen fast druckfertig vor, so daß wir zu der Hoffnung berechtigt sind, daß nach Eintritt normaler Verhältnisse das Werk zur Ausgabe gelangen kann und die Früchte einer über 40-jährigen Beschäftigung mit dem Gegenstande uns nicht verloren gehen werden.

Eine Reihe von populären und halbpopulären Schriften ist im Literaturverzeichnis aufgeführt. Sie behandeln meist die Deszendenzlehre, auch anthropologische Themata, ferner Fragen wie die nach der Zweckmäßigkeit der Fußbekleidung, die Schulhygiene vom anatomischen Standpunkt aus u. dgl. mehr. Sie liefern einen weiteren Beweis für die Vielseitigkeit von KOLLMANN'S Interessen und für seine Bereitwilligkeit, die weitere Öffentlichkeit über anatomische Fragen aufzuklären.

Ein Werk KOLLMANN'S auf ganz anderem Gebiete verdient besondere Erwähnung. Ich meine seine „Plastische Anatomie des menschlichen Körpers“, die in erster Auflage im Jahre 1886 erschien, in dritter Auflage im Jahre 1910. Es gehörte zu dem Besten, das KOLLMANN geschrieben hat; die Darstellung ist geschickt, der Stil fließend und klar, die Abbildungen mit viel Sorgfalt ausgewählt. Man merkt es dem Buche an, daß KOLLMANN sich viel mit bildender Kunst beschäftigt und wohl auch aus seinem ausgedehnten Verkehr mit Künstlern der verschiedensten Richtung während seiner Münchner Zeit manchen Nutzen für die Auffassung der äußeren Formen des menschlichen Körpers gezogen hatte.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, hat KOLLMANN nach den verschiedensten Richtungen eine reichliche Arbeit für die Wissenschaft und für die Universität Basel geleistet. Sein Andenken wird bei den vielen Studierenden, die er im Laufe seiner 52-jährigen Dozentenzeit in die Grundwissenschaft des medizinischen Studiums einführen durfte, ein dauerndes sein. Seine Leistungen auf wissenschaftlichem Gebiet sind erhebliche und zum Teil auch dauernde. Jeder ist das Kind seiner Zeit. KOLLMANN gehörte in die Periode, als der Deszendenzgedanke durch die Selektionstheorie DARWINS eine neue Begründung zu erhalten schien und mächtig auf die wissenschaftlichen Anschauungen und Leistungen einwirkte, um von der Mitte der neunziger Jahre an allmählich diese Rolle an die von ROUX präzisierete Entwicklungsmechanik abzugeben. In jüngeren Jahren hat KOLLMANN die Bedeutung der Deszendenztheorie erkannt, und wie manch' anderer hat er in Vertretung des neuen und vielfach angefochtenen Gedankens auch Pionierarbeit getan. Sein lebhaftes sanguinisches Naturell hat ihm manche Anfeindung zugezogen. Aber niemals hat er scharf geantwortet; beim Durchgehen seiner Schriften fällt die milde vornehme Art auf, mit der er seinen Gegnern erwiderte. Er hat niemals Händel gesucht und seine Milde nahm mit dem Alter zu.

H. K. CORNING.

Verzeichnis der Publikationen Prof. KOLLMANNS.

1860. Über den Verlauf des Lungenmagennerven in der Bauchhöhle. Mit 2 lith. Tafeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Eine von der med. Fakultät in München gekrönte Preisschrift.
1860. HESSLING u. KOLLMANN, Atlas der allgemeinen tierischen Gewebelehre. Nach der Natur photographiert von J. Albert, Hofphot. in München. Leipzig. 2 Lieferungen.
1861. Die Entwicklung der Adergeflechte. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Habilitationsschrift. Mit 1 Tafel. Leipzig, Engelmann.
1864. Zur Anatomie der Niere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14. 2 Tafeln.
1868. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. Zeitschr. f. Biol. Bd. 4. Mit 1 Tafel.
1869. Entwicklung der Milch- und Ersatzzähne beim Menschen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 20. Mit 2 Tafeln.
1869. Über Hyperdentition und Dislokation einzelner Zähne. Sitz.-Ber. d. Münch. Akad. d. Wiss. math.-phys. Kl. 6. März.
1869. Die Interglobularräume in der Substantia eburnea der Zähne. Ibid. 6. März.
1869. Über das Schmelzoberhäutchen und die Membrana praeformativa. Ibid. 6. Februar.
1869. Über die Struktur der Elefantenzähne. Ibid. 4. November.
1871. Über Linien in Schmelz und Cement der Zähne. Ibid. 2. Dezember.
1872. Zahnbein, Schmelz und Cement, eine vergleichend-histologische Studie. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 23.
1873. Über den Einfluß des Wassers auf die weißen Blutkörperchen. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Kl. d. Münch. Akad. d. Wiss. 6. Dezember.
1873. Altgermanische Gräber in der Umgebung des Starnberger Sees. 1 Tafel. Ibid. 6. Dezember.
1873. Bau der weißen Blutkörperchen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 23. 1 Tafel.
1874. Mechanik des menschlichen Körpers. Mit 69 Holzschnitten. 8°. München, Oldenburg.
1875. Die Cephalopoden in der zoologischen Station in Neapel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26.
1875. Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien und den Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 26.
1876. Aus dem Leben der Cephalopoden. Vierteljahrschr. f. wiss. Zool. Bd. 1.
1876. Strukturlose Membranen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. Sitz.-Ber. d. math.-phys. Kl. d. Münch. Akad. d. Wiss. 7. Juni.
1876. Häutchenzellen und Myxom. Virchows Arch. Bd. 68.
1877. Haben die Mollusken einen geschlossenen oder einen unterbrochenen Kreislauf? Mitteilung in der VIII. Sektion (Zoologie) auf der 50. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte in München. Bericht. s. 177.
1877. Die Binde substanz der Acephalen. Zeitschr. f. mikr. Anat. Bd. 13.
1877. Schädel aus alten Grabstätten Bayerns. Mit 3 Tafeln. Beitrag 3. Anthropologie und Urgeschichte Bayerns, Bd. 1.
1878. Die Aufgaben des anatomischen Unterrichtes. Eine Rede, gehalten beim Antritt des Lehramts zu Basel am 10. Mai 1878. Basel, Georg & Cie.
1879. Die menschlichen Eier von 6 mm Größe. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., S. 275—309.
1879. Ein alter Anatom und ein neuer Kulturhistoriker. Deutsche Revue Bd. 3.
1880. Verschollene Kulturvölker. Deutsche Revue Bd. 4.

1881. Ein wissenschaftlicher Kongreß auf afrikanischem Boden. Deutsche Revue Bd. 5.
1881. VIRCHOW. Ein Artikel zu der Feier seiner 25 jährigen Lehrtätigkeit in Berlin. Korrespondenzblatt f. Schweiz. Ärzte Bd. XI, Nr. 22.
1881. Europäische Menschenrassen. Mitteilungen der Wiener anthropologischen Gesellschaft. 4^o.
1881. Les races humaines de l'Europe et la composition des peuples. C. rend. de l'assoc. française pour l'avanc. des Sc. Session à Rouen. 16. April. S. 742.
1881. Eine Begutachtung über die Beschuhung der Infanterie im Anschluß an die neueren Schriften. Korrespondenzblatt f. Schweiz. Ärzte, Nr. 21.
1882. Über Verbindungen zwischen Coelom und Nephridium. Festschrift z. Feier des 300 jähr. Bestehens der Julius Maximilians-Universität zu Würzburg, gewidmet von der Universität Basel. Mit 3 Tafeln. 4^o.
1882. Über tierisches Protoplasma. Biol. Centralbl. Bd. 2, Nr. 3 u. 4.
1883. Referat über HUXLEYS wissenschaftliche Vorträge. L. RÜTIMEYERS Studien zur Geschichte der Hirschfamilie. II. RIEGER, Über die Beziehungen der Schädellehre z. Physiologie. Biol. Centralbl. Bd. 3, Nr. 21.
1883. Zur Begriffsbestimmung organischer Individuen. Biol. Centralbl. Bd. 3, Nr. 3.
1883. Die Wirkung der Korrelation auf den Gesichtsschädel des Menschen. Allg. Wiener med. Zeitung, Nr. 40.
1883. Rationelle Schuhform. Korrespondenzblatt f. Schweiz. Ärzte.
1883. Muskelvarietäten als Spuren alter Herkunft des Menschen. Biol. Centralbl.
1883. Elementares Leben. Sammlung allgemeinverständl. wissenschaftl. Vorträge, herausgegeben von R. VIRCHOW u. HOLTZENDORF. Heft 423.
1883. Gestalt und Größenentwicklung menschlicher Embryonen bis zum Schlusse des zweiten Monats. Von W. His. Referat im Korrespondenzblatt f. Schweiz. Ärzte.
1883. Die Autochthonen Amerikas. Zeitschr. f. Ethnol.
1883. Pori aquiferi, Interzellulargänge im Fuße der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Verh. d. naturf. Ges. in Basel Bd. 7, Teil 2, Heft 3.
1883. Das Überwintern von europäischen Frosch- und Tritonlarven und die Verwandlung des mexikanischen Axolotls. Verh. d. naturf. Ges. in Basel Bd. 7, S. 387.
1883. Deux espèces de variations corrélatives dans la crâne facial de l'homme. C. rend. Assoc. franc. av. Sc. Congrès de Rouen 1883.
1883. L'hivernage de larves de grenouilles et de Tritons de l'Europe et la métamorphose de l'Axolotl du Mexique. Rec. zool. suisse t. I.
1883. Über den Wert pithekanthropoider Formen an dem Gesichtsschädel des Menschen. — Die Wirkung der Korrelation auf den Gesichtsschädel des Menschen. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges., Nr. 11.
1884. Die Anpassungsbreite der Batrachier und die Correlation der Organe. Zool. Anz. Nr. 167.
1884. Intracelluläre Verdauung in der Keimhaut von Wirbeltieren. Rec. zool. suisse t. I.
1884. Craniologische Mitteilungen. Antiqua, Zürich. 8^o. Nr. 7.
1. Schädel aus dem Pfahlbau auf dem Haumesser.
2. Schädel aus dem Pfahlbau auf dem großen Hafner.
1884. Craniologische Mitteilungen. Ein Schädel aus der Pfahlbaute bei Bevaix und die Ausgrabungen in Hermence. Antiqua. Zürich. 8^o. Nr. 8.
1884. Hohes Alter der Menschenrassen. Zeitschr. f. Ethnol.

1884. Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.). Mit 3 Tafeln.
1884. Ein Nachwort. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.).
1885. Über gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbeltiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41.
1885. Rassenanatomie der europäischen Menschenschädel. Naturforschervers. in Straßburg, Sektion f. Anat. u. Anthropol.
1884. Das Totenfeld in Confignon. Ktn. Genf. Antiqua Nr. 11.
1884. Der Mesoblast und die Entwicklung der Gewebe bei Wirbeltieren. Biol. Centralbl. Bd. 3.
1885. Die Verbreitung des blonden und des brünetten Typus in Mitteleuropa. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges.
1885. Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbeltiere. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.).
1886. WEISMANN, A., Die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. R. VIRCHOW, Über Akklimatisation, ein kritisches Referat. Biol. Centralbl. Bd. 5.
1886. Plastische Anatomie des menschlichen Körpers. Ein Handbuch für Künstler und Kunstfreunde. Leipzig. In 3. Auflage erschienen 1910.
1886. Zwei Schädel aus Pfahlbauten und die Bedeutung desjenigen von Auvernier für die Rassenanatomie. Mit 2 Abbildungen. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel Bd. 8.
1886. Über den Flug der Vögel. Biol. Centralbl. Bd. 5.
1886. Über Forschung am Selachierei. Die Geschichte des Primitivstreifens bei den Meroblastiern. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel Bd. 8, Heft 1.
1887. Ethnologische Literatur Nordamerikas. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel Bd. 8, Heft 2.
1889. Handskelet und Hyperdaktylie. Mit 1 Tafel. Anat. Anz.
1889. Die Anatomie menschlicher Embryonen von B. HIS. Eine Ankündigung. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel.
1889. Die Körperform menschlicher normaler und pathologischer Embryonen. Mit 1 Tafel. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.)
1889. Die Menschenrassen Europas und Asiens. Verh. d. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Heidelberg.
1889. Körperform und Bauchstiel eines menschlichen Embryos von 3,5 mm Länge. Ibid.
- 1876—1885. Jahresberichte über Rassenanatomie des Menschen in den Jahresberichten für Anatomie und Physiologie von HOFMANN und SCHWALBE.
- 1880—1890. Referate über die Fortschritte der Anatomie in den Jahresberichten über die Fortschritte der medizinischen Wissenschaften, herausgegeben von R. VIRCHOW u. HIRSCH.
1890. Zur Entwicklung der Chorda dorsalis beim Menschen. Anat. Anz.
1891. Die neuesten Forschungen über den Aufbau des Wirbeltierkörpers. Korrespondenzblatt f. Schweiz. Ärzte Bd. 21.
1891. Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urvirbeln. Mit 3 Tafeln Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.).
1892. Noch einmal Herr v. Török. Entgegnung. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges. Bd. 23. Vortrag Nr. 1,
1892. Beiträge zur Embryologie der Affen. Mit 1 Tafel. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.).
1892. Der IX. internationale Kongreß für Anthropologie und Urgeschichte in Moskau vom 8.—20. August 1892. Arch. f. Anthropol. Bd. 21 u. 22.

1892. Die Menschenrassen Europas und die Frage nach der Herkunft der Arier. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges.
1892. Schädelfund im Löss bei Wöschnau. Menschliche Skeletreste im Löss bei Wyhlen. Ein Schädel von Genthod. Alte Gräber bei Sion. Schädel aus dem Gräberfelde von Grenchen. Alte Gräber auf dem Wolff. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel Bd. 10.
1892. Affenembryonen aus Sumatra und Ceylon. Anat. Anz. Bd. VII.
1892. Sur l'existence des pygmées dans les temps neolithiques en Europe. Monitore zool. ital. V.
1892. La musculature anale des singes candés et des singes non candés comparée avec celle de l'homme. Ibid.
1892. Die Formen des Ober- und Unterkiefers bei den Europäern. Schweiz. Vierteljahrsschr. f. Zahnheilkunde Bd. 2.
1893. Die ethnologischen und rassenanatomischen Studien in British-Indien. Internat. Arch. f. Ethnographie Bd. 6.
1894. Das Schweizersbild bei Schaffhausen und Pygmaen in Europa. Mit 1 Tafel und Figuren im Text. Zeitschr. f. Ethnol.
1894. Pygmaen in Europa. Anat. Anz. Verh. d. anat. Ges. in Straßburg.
1895. Pygmès in Europe. Journ. of the anthrop. Institute of Great Britain and Ireland. 6 Textabbildungen.
1895. Handsammlung für die Studierenden in den anatomischen Instituten. Anat. Anz. Verh. d. anat. Ges.
1895. Der Mensch von Schweizersbild bei Nuesch. Das Schweizersbild, eine Niederlassung aus paläolithischer und neolithischer Zeit. Denkschr. d. schweiz. naturf. Ges. Bd. 35, 4^o mit 4 Tafeln. 2. Aufl. 1901.
1895. Die Ausstellung der TEICHMANN'schen Injektionsmasse. Anat. Anz. Verh. d. anat. Ges. in Basel.
1896. Flöten und Pfeifen aus Alt-Mexiko. BASTIAN, Festschrift, Berlin 1896. 15 Textabbildungen.
1898. Über die Beziehungen der Vererbung zur Bildung der Menschenrassen. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthrop. Ges. Bericht üb. d. 29. allgem. Versammlung in Braunschweig, Nr. 11.
1898. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit 386 Abbild.
1898. J. KOLLMANN u. W. BÜCHLY, Die Persistenz der Rassen und die Rekonstruktion der Physiognomie prähistorischer Schädel. Mit 3 Tafeln. Arch. f. Anthropol. Bd. 25.
1898. Die Weichteile des Gesichtes und die Persistenz d. Rassen. Anat. Anz. Bd. 15.
1900. Über die Entwicklung der Placenta bei den Makaken. Mit 6 Abbildungen im Text. Anat. Anz. Bd. 17.
1900. Die angebliche Entstehung neuer Rassentypen. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges. Nr. 1.
1900. Die Entwicklung der Lymphknötchen in dem Blinddarm und dem Proc. vermiformis, die Entwicklung der Tonsillen und die Entwicklung der Milz. Arch. f. Anat. u. Phys. (Anat. Abt.)
1900. Nachtrag zu der Mitteilung über die Fingerspitzen von Corcelettes. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges. Nr. 10.
1901. Bemerkungen zu den Ergebnissen der Untersuchung des Herrn Dr. KOEZE über die Negritschädel. In Dr. KOEZE Crania ethica philippina. Haarlem. 1901—1904. 4^o.
1901. Kreislauf der Placenta, Chorionzotten u. Telegonie. Zeitschr. f. Biol. Bd. 42.
1901. Die Fingerspitzen aus dem Pfahlbau von Corcelettes und die Persistenz der Rassen. Arch. per l'Antropol. e l'Etnol. T. 31.
1902. Die Gräber von Abydos. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges. Nr. 11 u. 12.

1902. Pygmäen in Europa und Amerika. Globus, Nr. 21.
1905. Varianten am Os occipitale, besonders in der Umgebung des Foramen occipitale magnum. Anat. Anz. Verh. d. anat. Ges., 19. Vers., in Genf.
1906. Die Schädel von Kleinkems und die Neandertal-Spy-Gruppe. Arch. f. Anthropol., N. F. Bd. 5.
1906. Die Bewertung einzelner Körperhöhen als Rassenmerkmale. Wien. med. Wochenschr.
1907. Nekrolog auf Prof. EMIL SCHMID. Gemeinsam mit BARDELEBEN geschrieben. Anat. Anz. Bd. 30, S. 26—31.
1907. Handatlas der Entwicklungsgeschichte des Menschen, mit 800 Abbildungen und kurzem begleitenden Text. 2 Bände. Jena, Fischer.
1908. Die Neandertal-Spy-Gruppe. Bericht über die Prähistoriker-Versammlung vom 23—31. Juli 1907 zur Eröffnung des anthropologischen Museums in Köln. Köln 1908. 4^o.
1908. Ein dolichocephaler Schädel aus dem Dachsenbühl und die Bedeutung der kleinen Menschenrassen für die Abstammung der Großen. Korrespondenzblatt d. deutsch. anthropol. Ges. Bd. 39.
1909. Kleine Menschenformen unter den Eingeborenstämmen von Amerika. Verh. des XVI. internat. Amerikanistenkongresses Wien. Mit 21 Abbildungen im Text.
1909. Die Rassenmerkmale der Hand und die Persistenz der Rassenmerkmale. Arch. f. Anthropol. Bd. 28.
1911. Das Problem der Gleichheit der Rassen. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie.
1914. Der Schädel Friedrich v. Schillers. Deutsche Revue.
1915. Termitengänge im Schädeldach zweier amerikanischer Pygmäen. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.), Suppl.-Band.
- (Eingegangen am 2. November 1918.)

Personalialia.

Prof. J. BOEKE, Direktor des Anat. Instituts zu Leyden, Holland, hat einen Ruf nach Utrecht angenommen, wo er den neu errichteten Lehrstuhl für Embryologie und Histologie und die Leitung des Instituts für Embryologie und Histologie übernehmen wird. Adresse: Utrecht, Catharyne Singel 55 (Laboratorium) und Ramstraat 47 (Wohnung).

Abgeschlossen am 22. April 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. **H. von Eggeling** in Jena.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 6. Juni 1919. ✻

No. 5.

INHALT. Aufsätze. Otto Aichel, Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform. I. Flossenstachelzähne und Kieferzähne. S. 81—90. — Siegmund v. Schumacher, Über eine fetale Fellzeichnung beim Feldhasen. Mit 4 Abbildungen. S. 90—95.

Bücherbesprechungen. K. v. BARDELEBEN, S. 95—96. — Kurzes Repetitorium, S. 96. — M. FAULHABER, S. 96. — **Personalia.** S. 96.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform.

Von Prof. OTTO AICHEL in Kiel.

I. Flossenstachelzähne und Kieferzähne.

Seit einem Jahre wieder im Felde habe ich die Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform zeitweise unterbrechen müssen. Inzwischen haben neben ADLOFF auch andere Forscher Stellung genommen. Bei der Anzahl von Schriften und Gegenschriften (ADLOFF hat sich in Nr. 13/14 des 50. Bandes an siebenter Stelle geäußert) und der Masse des angezogenen Beweismaterials ist für den Leser kaum mehr durchzufinden. Ich will daher nach kurzer Zusammenstellung meiner Befunde und Schlußfolgerungen abschnittsweise zusammenfassend die wichtigsten Punkte berücksichtigen und beginne mit der Frage, ob heute an Flossenstacheln zu beobachtende Vorgänge Schlußfolgerungen auf früheres Geschehen am Kiefer gestatten¹⁾.

1) Die Konkreszenzhypothese ist in Nr. 5 und 16, 1917, behandelt.

Ich habe behauptet, daß die Entstehung der verschiedenen Zahnformen durch Konkrescenz ebensowenig wie durch Differenzierung in Anpassung an den Nahrungswechsel erklärbar ist.

Dagegen zeigte ich, daß viele Zahnformen nur durch Variabilität (individuelle Abweichung der Form) oder Mutation (erblich fixierte Abweichung der Form) der Grundgewebe des Zahnkeimes erklärbar sind (Hypselodontie, Schmelzfältelung, sekundäre Höckerbildung usw.). Die vorliegenden Tatsachen der vergleichenden Anatomie und Palaeozoologie beweisen dies ohne weiteres.

Für das Problem unwichtige Zahnformen entstehen durch räumliche Beeinflussung der Zahnkeime untereinander oder der Zahnkeime durch die Umgebung (Krümmungsmerkmal, rudimentäre Formen der Prämolaren, der Weisheitszähne usw.).

Schließlich habe ich an dem Zahnbesatz¹⁾ der Flossenstacheln einer Welsart Beobachtungen gemacht, die für das Problem der Entstehung der Zahnform wichtige Schlüsse zulassen: Ausbildung trajektoriieller Knochenmassen, die die Zahnkeime nicht allseitig einengen, lassen an Flossenstacheln rudimentäre abnorm gestaltete Zähne entstehen, allseitige Einengung unterdrückt die Zahnbildung völlig oder bewirkt Verkleinerung des Zahnes. Wird im jugendlichen Alter des Tieres zur Zeit der Zahnkeimentwicklung ein Flossenstachel derart verletzt, daß bajonettförmige Krümmung erfolgt, so entstehen an der Konkavität der Knickungsstelle rudimentäre Zähne (Raumbeengung), an der Konvexität (Raumerweiterung) größere Zähne von der gewöhnlichen Gestalt oder Höckerzähne mit zwei Höckern. An den Zähnen der Flossenstacheln ist mithin weder Zahngröße noch Zahnform erblich fixiert. Bei ungewöhnlicher Verbreiterung der Flossenstacheln (sei es durch Schwankung der Variationsbreite oder durch stärkere Beanspruchung) entstehen dreihöckerige Zähne, wenn die Zahnkeime dicht stehen, mehrhöckerige, wenn dies nicht der Fall ist; jedoch nur an der bei gespannten Flossen kaudal gerichteten Kante. Ganz eindeutig ergibt die Beobachtung an zahlreichen Stacheln, daß mechanische Beeinflussung der Zahnkeime durch die Umgebung die Zahnform umgestaltet. Auch für den Kiefer nehme ich daher an, daß nach Entstehung einfacher Kegelzähne aus Hautpapillen, in einer Zeit, in der die Zahnform und Größe noch nicht erblich fixiert war, mechanische Einflüsse

1) Typischerweise finden sich an den Flossenstacheln von Doras nur einfache Kegelzähne.

der Umgebung formgestaltend auf die Zahnkeime einwirkten. Die mechanischen Faktoren werden im Kiefer wie im Flossenstachel ausgelöst durch Variation der Zahnzahl, Variation der Länge und Breite der knöchernen Unterlage und Variation in der Kraft und Richtung der angreifenden Muskulatur. Da an einem und demselben Flossenstachel je nach den lokal wirkenden Faktoren Höckerzähne mit verschiedener Höckerzahl auftreten, ist auch für den Kiefer anzunehmen, daß in seinen verschiedenen Abschnitten unmittelbar Zähne mit verschiedener Höckerzahl auftraten, ohne daß für vielhöckerige eine Stufenfolge der Entstehung im Sinne der Differenzierungshypothese¹⁾ zu postulieren ist. Finden sich doch auch im Kiefer die vielhöckerigen Zähne nur in der Gegend größter Breite und Krümmung (die Krümmung ist nicht an ausgewachsenen Kiefern, sondern an Kiefern aus der Entwicklungszeit der Molaren zu beurteilen).

In meiner Abhandlung (Arch. f. Anat. u. Phys. 1915) habe ich in getrennten Abschnitten hervorgehoben, daß zwei Faktoren bei der Formbildung der Zähne beteiligt sein müssen: erstens mechanische Beeinflussung der sich entwickelnden Zahnkeime durch die Umgebung, zweitens Variation der Wachstumstendenz der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe. Ich bin mithin weit entfernt, eine Theorie zu vertreten, „die die Entstehung der Zahnformen rein mechanisch erklären soll“, wie ADLOFF²⁾ sagt. Dies geht schon aus den drei Perioden der phylogenetischen Entwicklung hervor, die ich für die Zahnform aufstellte. Diese Perioden bedeuten nicht notwendig zeitliche Abgrenzungen, sollen vielmehr der Klarstellung der kausalen Entstehung Rechnung tragen.

I. Periode: Entstehung des einfachen Kegelzahns aus der Hautpapille. Die Hautpapille erwirbt die Fähigkeit, Hartsubstanzen zu erzeugen. Der so entstandene Zahn behält die Form der Hautpapille bei.

II. Periode: Entstehung primärer Höckerzähne mit verschiedener Höckerzahl unmittelbar, d. h. ohne notwendige Stufenfolge der Entwicklung, aus einfachen Kegelzähnen unter mechanischer Beeinflussung der sich entwickelnden Zahnkeime durch die Umgebung; Voraussetzung ist, daß die Zahnform erblich noch nicht fixiert war, entsprechend den Vorgängen an Flossenstachelzähnen.

1) Auf dem Wege des trikonodonten und trituberkulären Typus.

2) Anat. Anz. 1917, S. 348.

III. Periode: Umwandlung der in Periode II entstandenen primären Höckerzähne durch Reduktion oder durch Höckerneuerwerb und Faltung. Höckerneuerwerb und Faltung beruhen entgegen dem Geschehen in Periode II (mechanische Einflüsse der Umgebung) auf lokaler Abänderung der Wachstumstendenz der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe. Gleichmäßige Steigerung der Wachstumstendenz aller Zahnkeimgewebe erzeugt Zahnvergrößerung ohne Formabänderung, gleichmäßige Verminderung der Wachstumstendenz, kleinere formgleiche Zähne.

Nahrungswechsel betrachte ich als Folge der Abänderung der Zahnform, nicht umgekehrt die Abänderung der Zahnform als Folge eines Nahrungswechsels. Diese Auffassung hatte ich in den viel be-
anstandeten Satz gekleidet: Nicht die Nahrung beeinflußt die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung.

Die durch die Periode I und III gekennzeichneten Vorgänge sind nicht Gegenstand der Diskussion geworden, wohl aber das Geschehen der Periode II, sowie die Ablehnung der Konkreszenzhypothese, der Differenzierungshypothese und jener Hypothesen, die eine Kombination beider darstellen.

Die Anhänger der alten Hypothesen würden mit meiner Periode II am einfachsten fertig werden, wenn ihnen darzutun gelänge, daß Vorgänge an Flossenstacheln nicht zu Rückschlüssen auf früheres Geschehen am Kiefer berechtigen. Diesen Nachweis zu erbringen ist von verschiedenen Autoren auf verschiedenem Wege versucht worden.

A. SICHER¹⁾ geht folgendermaßen vor. Er greift den Standpunkt auf, daß den Flossenstachelzähnen keine funktionelle Bedeutung zukomme und folgert: „Es ist demnach der Zahnbesatz der Flossenstacheln als rudimentäre Bildung anzusprechen“. Diese Schlußfolgerung gibt den Unterbau für die ganze Beweisführung SICHERS ab: Rudimentäre Bildungen wiesen bekanntlich große Variationsbreite auf; SICHER erscheint es „sehr wahrscheinlich, daß bei aszendenden Formen von Doras der Zahnbesatz eine funktionelle Bedeutung gehabt hat; welche, ist allerdings noch unklar“. Er muß zugeben, ich würde ihm „vorwerfen, daß das nur Vermutungen sind, die sich vorläufig nicht bewelsen lassen“. Trotzdem erscheint ihm „möglich“, daß die von mir beschriebenen Formabweichungen der Stachelzähne „komplizierte Rückschlagsformen“ darstellen, zu deren Auftreten „die von

1) SICHER. Österreich. Zeitschr. f. Stomatol. 1916, H. 12.

SICHEL gefundenen mechanischen Faktoren sozusagen das auslösende Moment“ abgaben.

Da über die Funktion von Flossenstachelzähnen bei heute lebenden Tieren nichts und noch viel weniger natürlich etwas bei unbekanntem ascendente Formen von Doras bekannt ist, auch ascendente Formen mit komplizierten Zahnformen¹⁾ fehlen, liegt kein Grund vor, die auf Vermutungen aufgebauten Gedanken SICHERS weiter zu verfolgen.

Aber schon die Behauptung, die Flossenstachelzähne seien Rudimente, weil sie nicht funktionieren, ist abzuweisen. Man denke nur an die unendlich verschiedenen Formvarianten der Schuppen; für ihre Entstehung können funktionelle Differenzen nicht wohl herangezogen werden. Sind deshalb die Schuppen rudimentäre Organe? Nun zeigt der Zahnbesatz der Flossenstacheln auch sonst keineswegs Merkmale, die für rudimentäre Organe charakteristisch sind: die Zähne sind wohl ausgebildete Organe mit typischer einfacher Kegelform. Nur wenn bestimmte mechanische Einflüsse den sich entwickelnden Zahnkeim treffen, ändert sich die Form in gesetzmäßiger Weise. Pathologisch im Jugendzustand und auf physiologischem Wege veränderte Flossenstacheln gestatten die Analyse der veränderten mechanischen Bedingungen für die sich entwickelnden Zahnkeime; von einer wilden „Variabilität als Rudimente“ ist keine Rede, bei ganz bestimmter mechanischer Beeinflussung entstehen ganz bestimmte Formen. Demgegenüber muß ich SICHERS hypothetische Einwände als belanglos bezeichnen.

SICHER meint, Flossenstachelzähne und Kieferzähne dürften nicht analogisiert werden, denn selbst bei Organen, die „aus demselben Urgebilde“ hervorgegangen sind, sei „der von ihnen genommene Weg maßgebend, und diesen bedingt zum größten Teil die Funktion“. Hier argumentiert SICHER mit der funktionellen Anpassung der Zähne als Tatsache, während doch gerade zur Diskussion steht, ob funktionelle Anpassung bei Zähnen vorkommt, eine Frage, die er selbst in seinem Aufsatz noch erörtert. Die bei der Bedeutung des Problems der Entstehung der Zahnform für verschiedene Disziplinen gewiß notwendige Diskussion wird dadurch sehr erschwert, daß die Gegner so oft „erst zu Beweisendes“ als bewiesene Tatsache benutzen.

1) Die große Zahl der fossilen Ichthyodurolithen haben keine komplizierten Zahnformen.

B. STROMER Frhr. v. REICHENBACH¹⁾ bespricht die Möglichkeit funktioneller Anpassung bei Zähnen und berücksichtigt meine Untersuchungen. Er wirft mir vor, daß ich die Zähne der Flossenstacheln eines Siluroiden mit Sägefischzähnen²⁾ homologisiere, „ohne auch nur die Struktur nachzuprüfen (sic!)“. Die Zähne der Sägen³⁾ seien echte Zähne, während die Flossenstachelzähne aus Knochen bestünden. Brieflich äußerte sich STROMER noch folgendermaßen: „Die sogenannten Zähnen des Doras bestehen aus gewöhnlichen Knochen, alle auf echte Zähne gezogenen Schlüsse sind also unberechtigt.“

Wenn STROMER als Palaeontologe zur Klärung systematischer Beziehungen echte und unechte Zähne auf Grund der Struktur unterscheidet, so ist dies eben im Rahmen systematischer Untersuchungen eine anwendbare, aber doch wenig glückliche Unterscheidungsweise. Für die Entstehung der Zahnform, insbesondere für Untersuchungen über die Entstehung primärer Höckerzähne ist es gleichgültig, ob ein Zahn Schmelz besitzt oder nicht, ob die Haupthartsubstanz aus echtem Dentin, Plicidentin, Vasodentin (Trabeculardentin), Osteodentin, Vitrodentin, Ersatzdentin, senilem Dentin, gewöhnlichem Knochen oder aus Knochen ohne Zelleinschluß besteht. Das sind nur qualitative Differenzen der Hartsubstanz an Zähnen. Nicht die Struktur der Hartsubstanz kann entscheiden, ob wir einen echten Zahn vor uns haben oder nicht, sondern die Entwicklungsgeschichte. Jeder Zahn, der aus einem Schmelzorgan entsteht, gleichgültig, welche Struktur später ausgebildet wird, ist ein echter Zahn. Alle Zähne also, die aus einem Schmelzorgan hervorgehen, sind homologe Gebilde, ebenso wie entwicklungsgeschichtlich auch Hautschuppen und Zähne homolog sind. Die Struktur der Zähne ist für die Frage, ob im Kiefer bei erblich nicht fixierter Zahnform durch mechanische Beeinflussung der sich entwickelnden Zahnkeime eine Abänderung der Zahnform, wie sie bei Flossenstacheln nachweislich statt hat, möglich ist, völlig belanglos. Im übrigen möchte ich STROMER gegenüber bemerken, daß ich jugendliche Flossenstacheln von Doras mikroskopisch untersucht habe und über die Strukturverhältnisse ihrer Zähne unterrichtet bin.

1) ERNST STROMER. Abhandl. d. Kgl. Bayer. Akad. d. Wissensch. Math.-phys. Klasse, 28. Bd., 8. Abh., 1917.

2) In meiner Arbeit im Arch. f. Anat. u. Phys., S. 84, Zeile 6 soll es statt nahe Verwandte Formverwandte heißen.

3) Die Zähne der Sägen bestehen in der Krone aus Pulpadentin und Schmelz, an der Wurzel findet sich Trabeculardentin = Vasodentin.

C. ADLOFF¹⁾ geht wie SICHER von meiner Behauptung aus, daß die Zähne der Flossenstacheln gegenüber Kieferzähnen, die als Kauwerkzeuge benutzt werden, als funktionslos anzusehen sind. Gerade diese Tatsache war für mich bedeutsam, weil endlich ein Objekt gefunden war, bei dem der Einfluß des Nahrungswechsels auf die Umgestaltung der Zahnform nicht in Frage kommen konnte. Andere Faktoren müssen hier zur Wirkung gelangen und diese lassen sich analysieren: mechanische Einwirkung der Umgebung auf den sich entwickelnden Zahnkeim.

In seinen ersten Gegenschriften sagt ADLOFF (ich zitiere seine Monographie), daß er „die Berechtigung, die an funktionslosen Flossenstacheln erhaltenen Resultate ohne weiteres auf das Gebiß der Säugetiere zu übertragen, als berechtigt nicht anerkennen“ könne. Ich machte darauf aufmerksam²⁾, der Flossenstachel sei gelenkig mit dem Körperskelet verbunden, er werde durch Muskulatur aufgerichtet und angelegt, habe den gewaltigen Druck der Wassermassen beim Schwimmen, sowie den Zug der Flossenschwimmhaut auszuhalten. Im Arch. f. Anat. u. Phys. S. 84 steht schon, daß eine Reihe von Zahnformen „in Beziehung stehen zu den Abänderungen, denen der Flossenstachel durch die Funktion unterworfen ist“.

In ADLOFFS späteren Gegenschriften wird nicht mehr von funktionslosen Flossenstacheln, sondern von funktionslosen Flossenstachelzähnen gesprochen. So im Anat. Anz. 1917, S. 348: „Insbesondere habe ich darauf hingewiesen, daß es mir ganz unzulässig zu sein scheint, die Resultate dieser an den funktionslosen Flossenstachelzähnen angestellten Untersuchungen ohne weiteres auf das Zahnsystem der Säugetiere zu übertragen.“ ADLOFF meint, die von mir abgeleiteten Schlußfolgerungen wären dann berechtigt, wenn „die Zähne des Flossenstachels dieselbe Form haben würden wie Säugetierzähne“, wenn die Abänderung der Form eine gleichsinnige sei. „Das ist aber keineswegs der Fall!“, sagt ADLOFF.

Das ist doch ein merkwürdiges Verlangen! Wenn ich z. B. bei der trächtigen Hündin sehe, daß durch Störung der Ernährungsverhältnisse eines Abschnittes der Gebärmutterwand nach einiger Zeit

1) Zahnärztliche Rundschau Nr. 31 u. 36, 1916; Monographie über die Entwicklung des Zahnsystems. Berlin, Meuser. 1916, S. 108; Arch. f. Anat. u. Phys. 1917; Anat. Anz. 1917, Nr. 13/14.

2) Zahnärztliche Rundschau Nr. 42, 1916 und Arch. f. Anat. u. Phys. 1915, Suppl., S. 80 ff.

an dieser Stelle eine Blasenmole künstlich hervorgerufen entsteht¹⁾ und hieraus schließe, daß auch beim Menschen die Blasenmole nicht durch primäre Störung des Eies, sondern der Gebärmutterwand hervorgerufen wird, wer würde mir entgegenhalten, Voraussetzung für die Übertragung der an der Hündin gewonnenen Ergebnisse auf den Menschen sei, daß die Blasenmole der Hündin in Form der Zottenbläschen genau mit der Form der menschlichen Traubenmolenzotten übereinstimme? Wie sollten Hundezellen Gebilde erzeugen, die völlig gleichgestaltet mit solchen sind, die menschliche Zellen produzieren? Wie soll aus einem Flossenstachelzahn eines Fisches ein Säugetierzahn werden?

Die einfachste Komplizierung der Zahnform, die uns entgegentritt, ist die Umwandlung eines einfachen Kegelzahns in einen Höckerzahn. Die erste Frage im Problem der Entstehung der Zahnform lautet also: Wie und wodurch entstand aus einem einfachen Kegelzahn ein Höckerzahn? Der eine antwortet: durch Konkreszenz, der andere: durch Differenzierung in Anpassung an den Nahrungswechsel, ich sage: durch mechanische Beeinflussung des sich entwickelnden Zahnkeims von seiten der Umgebung. Gegenüber den ersten beiden völlig hypothetischen Behauptungen hat meine den Vorzug, daß tatsächlich beweisbar ist, daß mechanische Einflüsse der Umgebung bewirken, daß aus einem Zahnkeim, der typischerweise nur einen einfachen Kegelzahn liefert, ein Höckerzahn entsteht, ohne daß funktionelle Anpassung die Hand dabei im Spiele haben kann. Die mechanischen Faktoren nun, welche im Flossenstachel wirken, sind auch im Kiefer vorhanden. Sie sind in beiden prinzipiell gleich. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß sie in beiden in gleicher Stärke und Richtung wirken. Wäre es der Fall, so müßten Flossenstachel und Kiefer nicht unterscheidbare Gebilde sein, die an beiden arbeitende Muskulatur müßte gleich kräftig sein und in gleicher Richtung angreifen, auch die indirekte Beanspruchungsart dürfte nicht abweichen. Die in Kiefer und Flossenstachel prinzipiell gleich wirksamen mechanischen Faktoren können mithin die in beiden zur Entwicklung gelangenden Zahnkeime weder in gleicher Stärke, noch in gleicher Richtung beeinflussen. Daraus ergibt sich, daß entstehende Höckerzähne unmöglich in beiden völlig gleich sein können, ganz abgesehen davon, daß schon das Zellmaterial in ihnen ungleich ist.

Die Tatsache also, daß im Flossenstachel unter gewissen Bedingungen Zahnformen entstehen, die zwar als „Höckerzähne“; nicht

1) AICHEL, Habilitationsschrift. Erlangen.

aber als „Säugetierzähne“ sich erweisen, besagt nichts gegen das neue für die Entstehung der Zahnform wichtige Prinzip, das durch meine Untersuchungen klargelegt ist, verbietet auch nicht, das Prinzip als wirksam am Kiefer in Anspruch zu nehmen. Würde ADLOFFS Einwand anerkannt, so müßte jegliche Untersuchung an niederen Tieren unterbleiben, die Aufschluß über das Geschehen an höheren geben soll.

Völlig unverständlich ist mir, wie ADLOFF zu der Auffassung gelangt, im Flossenstachel herrsche ein „ungeordneter Bildungstrieb“. Mit dem Satz: „AICHEL glaubt mit der Feststellung der Unregelmäßigkeit der Höckerbildung bei den Zähnen des Flossenstachels den Beweis geliefert zu haben, daß“ usw. könnte ADLOFF einen Leser, der nur seine Polemik liest, tatsächlich glauben machen, ich hätte dergartiges gesagt. Im Gegenteil: Dreißig Druckseiten im Archiv sind der Feststellung gewidmet, daß typischerweise im Flossenstachel nur einfache Kegelzähne entstehen, daß zwei-, drei- und vielhöckerige Zähne nur unter ganz bestimmten Bedingungen auftreten. Trotzdem meine Untersuchungen über die mechanischen Verhältnisse an Flossenstacheln in diesen Ergebnissen gipfeln, schreibt ADLOFF im Arch. f. Anat. u. Phys. gesperrt: „Sollte uns nicht dieser ungeordnete Gestaltungstrieb bei den funktionslosen Zähnen des Flossenstachels ein einwandfreier Beweis sein für die Bedeutung der Funktion für die Ausbildung der Zahnform?“ -- „Erst die gestaltende Kraft der Funktion bringt gewissermaßen Ordnung in das Chaos und schafft aus regellosen Höckerzähnen den echten Kieferzahn mit seiner für jede Tierform fest gelegten Gestalt.“ Gibt es nun überhaupt im tierischen Körper einen ungeordneten Gestaltungstrieb? Manches erscheint uns ungeordnet, z. B. Teratome, Dermoide und dergleichen Geschwülste und doch würde jeder Pathologe Einspruch erheben, wenn behauptet würde, das Wachstum ginge dort nicht gesetzmäßig vor sich; nur typisch ist es nicht. Trotzdem steht ADLOFF frei, Geordnetes für ungeordnet zu betrachten, ich lege nur Verwahrung dagegen ein, daß, wie geschehen, diese Ansicht so dargestellt wird, als ob sie die meine sei. Die Möglichkeit, meine Schlußfolgerungen auch experimentell nachzuprüfen oder ungeordnete Bildungstriebe nachzuweisen, ist übrigens gegeben; im Archiv S. 98 habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß ein kleiner Wels, *Ammiurus nebulosa*, in Aquarien gezüchtet wird; er hat Flossenstacheln mit Zahnbesatz.

ADLOFFS Einwände gegen die Verwertung der Ergebnisse an Flossenstacheln zur Beurteilung der Vorgänge am Kiefer, sind ebenso-

wenig stichhaltig wie sein Versuch, aus den Vorgängen an Flossenstacheln einen Beweis für das Wirken der Funktion auf die Entstehung der Zahnform herauszulesen.

Auf die Bedeutung der funktionellen Anpassung für die Entstehung der Zahnform werde ich demnächst noch eingehender zurückkommen.

Im Felde, den 28. August 1918. San.-Komp. 616.

(Eingegangen am 3. November 1918.)

Nachdruck verboten.

Über eine fetale Fellzeichnung beim Feldhasen.

VON SIEGMUND V. SCHUMACHER in Innsbruck.

Mit 4 Abbildungen.

Bei manchen Säugern, deren Haarkleid im vollentwickelten Zustande, d. h. beim erwachsenen Tiere, keine Zeichnung erkennen läßt, zeigt das erste Jugendkleid ein ausgesprochenes (primäres) Zeichnungsmuster. Ich erinnere hier nur an die altbekannte Tatsache, daß das Rehkitz und der Frischling in ihrer frühesten Jugend deutlich gezeichnet erscheinen, und zwar handelt es sich beim Frischling um eine Längsstreifung des Rumpfes, derart, daß dunkle Streifen mit helleren abwechseln, während beim Rehkitz hellere, weiße oder gelbliche, rundliche Flecken auf der dunkleren Grundfarbe auftreten, die sich mit dem ersten Haarwechsel verlieren.

Auch bei domestizierten Tieren, deren ursprüngliche Zeichnung infolge der Domestikation mehr weniger oder auch ganz verwischt wurde, lassen Feten gelegentlich noch ein deutliches Zeichnungsmuster erkennen, das dem ihrer wildlebenden Vorfahren entspricht. K. TOLDT¹⁾ hat zuerst auf derartige Verhältnisse bei der Hauskatze hingewiesen. Hier treten nach TOLDT die ersten Haaranlagen in Form erhabener Linien, den Haarlinien, auf, welche im wesentlichen die Anordnung der dunklen Fellzeichnung der Wildkatzenarten (wie sie auch manchmal noch bei Hauskatzen auftritt) erkennen lassen, und bezeichnet diese schon bei Feten domestizierter Tiere auftretende, durch die Haaranlagen bedingte Zeichnung, welche der der wildlebenden Vorfahren entspricht, als „Wildzeichnung“. Besonders bemerkenswert erscheint dabei, daß es die dunkleren Haare sind, welche zuerst angelegt werden, daß also die primär auftretenden Haarlinien der Hauskatzenfeten die dunkle Zeichnung der Wildkatzen wiedergeben.

1) Epidermisstreifen, Haarreihen und Wildzeichnung in der Entwicklung der Hauskatze. Verhandl. der zool.-bot. Ges. Wien (1912) und Beiträge zur Kenntnis der Behaarung der Säugetiere. Zool. Jahrb. Bd. 33, Heft 1.

Eine Wildzeichnung fand ich auch bei Feten des Hausschweines in ähnlicher Weise wie bei Katzenfeten ausgebildet, indem auch hier die Haaranlagen an den den dunklen Fellstellen der Frischlinge entsprechenden Hautpartien zuerst erscheinen. Über diese Verhältnisse hat mein ehemaliger Assistent, Tierarzt HICKL¹⁾, eingehender berichtet.

Es ist schon nach den angeführten Beispielen anzunehmen, daß eine derartige bei Feten oder jungen Tieren auftretende primäre Zeichnung, die sich später vollkommen verwischt, einen wichtigen Hinweis auf die Stammesgeschichte und die verwandtschaftlichen Beziehungen der betreffenden Tierart geben kann, und es wäre wünschenswert, wenn namentlich Feten von Tieren, welche im erwachsenen Zustand keine Zeichnung erkennen lassen, genauer auf das etwaige Vorhandensein einer primären Zeichnung untersucht würden.

Im folgenden möchte ich auf einen zufälligen hierhergehörigen Befund bei Feten des Feldhasen (*Lepus europaeus* *Pall.*) hinweisen. Anfangs September l. J. erlegte ich einen Hasen, der ausnahmsweise noch trächtig war, und zwar drei nahezu ausgetragene Feten enthielt. Letztere wurden in Formalin konserviert. Alle drei Feten sind annähernd gleich groß, etwa 140 mm lang, reichlich behaart und wären wahrscheinlich in den nächsten Tagen geworfen worden. Namentlich bei der Betrachtung unter Flüssigkeit zeigen die Feten eine ziemlich deutliche Fellzeichnung am Rumpfe, die im wesentlichen als eine Längsstreifung bezeichnet werden kann.

Im allgemeinen sind fünf dunkle Längsstreifen nachzuweisen — nämlich ein medianer unpaarer Rücken- und auf jeder Seite zwei Flankenstreifen — die allerdings nicht im ganzen Rumpfbiete und auch nicht bei allen drei Feten in gleich deutlicher Weise ausgebildet sind. Bei dem in Abb. 1 abgebildeten Fetus sehen wir einen schwarzen Rückenstreifen, der genau median gelegen, etwas vor der Rumpfmittle beginnend, ziemlich scharf begrenzt, sich bis auf die Schwanzspitze erstreckt. Kranial verliert er sich unter gleichzeitiger Verschmälerung ganz allmählich, erreicht hinter der Rumpfmittle seine größte Breite (etwa 10 mm), verschmälert sich weiter kaudal wieder etwas und nimmt in der Schwanzgegend unter neuerlicher Verbreiterung nahezu die ganze dorsale Schwanzfläche ein. Die beiden dunkeln Flankenstreifen (ein dorsaler und ein ventraler) sind nur streckenweise von einander deutlich abzugrenzen, und zwar in ihrem vorderen und hin-

1) Die Gruppierung der Haaranlagen („Wildzeichnung“) in der Entwicklung des Hausschweines. *Anat. Anz.* Bd. 44, Nr. 17, 1913.

teren Anteil, während in der Mitte eigentlich nur von einem Flankenstreifen die Rede sein kann. Von den Flankenstreifen strahlen Fortsätze gegen die Extremitäten hin aus. Im ganzen sind die Flankenstreifen weniger scharf abgegrenzt, auch nicht so dunkel wie der mediane Rückenstreifen, und variieren ziemlich beträchtlich in ihrer Anordnung bei den verschiedenen Feten, indem sie stellenweise nur angedeutet oder auch in einzelne dunkle Flecken aufgelöst erscheinen.

Ferner tritt die Zeichnung des Kopfes bei den Feten viel schärfer ausgeprägt hervor als beim erwachsenen Hasen. Von den schwarzen Lidrändern heben sich die ganz hellen, nahezu weißen, übrigen Teile der Lider scharf ab und werden ihrerseits von einer nahezu schwarzen Einrahmung umfaßt, die nur nach hinten vom oberen Augenlid eine

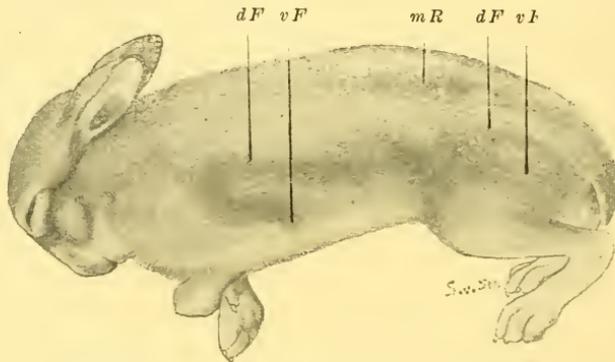


Abb. 1. Feldhasenfetus in $\frac{3}{4}$ der natürlichen Größe. *mR* medianer Rückenstreifen; *dF* dorsaler, *vF* ventraler Flankenstreifen.

Unterbrechung erfährt. Ein ganz lichter Wangenfleck erscheint ebenfalls dunkel umrandet. Diese Umrandung setzt sich als schwarzer Streifen bis zur Wurzel der Ohrmuschel fort. Außer den schwarzen Löffelspitzen, die ja auch beim erwachsenen Hasen stets zu sehen sind, tritt an der lateralen, dem äußeren Gehörgang zugewendeten Fläche der Ohrmuschel ein ovaler, ganz scharf begrenzter schwarzer Fleck hervor, der zwar auch beim erwachsenen Tier vorhanden ist, hier aber nicht so scharf begrenzt erscheint. Von einem sogenannten Stern oder Blesse auf der Stirn, durch die nach HECK (in BREHMS Tierleben) viele junge Hasen ausgezeichnet sind, ist, wenigstens bei Betrachtung des Felles von der Außenseite her, nichts zu sehen.

Da nach TOLDT die fetale Fellzeichnung oft noch deutlich an der Hautinnenfläche (namentlich nach Aufhellung der Haut mit Glyzerin) zutage tritt, wenn an der Außenseite schon kaum mehr etwas davon

zu sehen ist, so versuchte ich bei einem zweiten Hasenfetus durch Rasieren und Aufhellen der abgezogenen Haut in Glyzerin ein schärferes Bild von der dunkeln Streifung zu erhalten. Abb. 2 zeigt die durchsichtig gemachte Haut und läßt die Längsstreifung ziemlich gut erkennen. Namentlich erstreckt sich der mediane Rückenstreifen hier weiter kranial, als dies bei der Betrachtung des nicht aufgehellten Felles zu sehen war, und außerdem erscheint eine Zweiteilung desselben durch einen helleren Mittelstreifen besonders im kaudalen Abschnitt angedeutet. Die beiden Flankenstreifen sind auch hier zu erkennen, wengleich sie an mehreren Stellen in einzelne Flecken

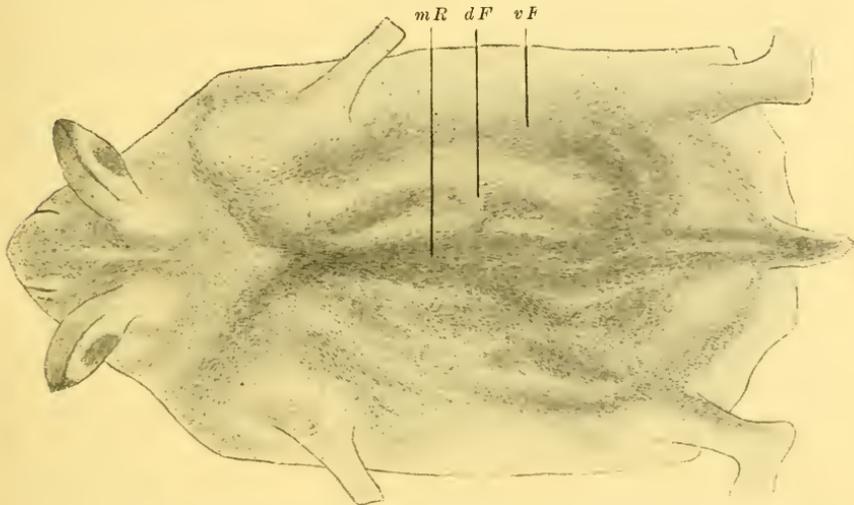


Abb. 2. In Glyzerin aufgehellte rasierte Haut eines Feldhasenfetus. *mR* medianer Rückenstreifen; *dF* dorsaler, *vF* ventraler Flankenstreifen.

aufgelöst oder miteinander verbunden erscheinen. Erwähnt sei noch, daß ein heller medianer Stirnstreifen, eine Art Blesse, zutage tritt, von der, wie schon erwähnt, bei der Betrachtung des nicht aufgehellten Felles nichts zu sehen war.

Untersucht man rasierte und aufgehellte Hautstückchen unter dem Mikroskop, so sieht man, daß die dunklere oder hellere Färbung der Haut ausschließlich auf die Menge der schwarz pigmentierten Haare zurückzuführen ist, wobei insbesondere die Haarzwiebeln intensiv pigmentiert erscheinen. Abb. 3 zeigt ein derartiges Hautstück aus dem Bereiche des medianen schwarzen Rückenstreifens. Hier stehen die pigmentierten Haare sehr dicht, zeigen fast alle einen mehr gestreckten

Verlauf und sind ziemlich stark, einzelne zerstreut liegende Haare fallen durch besondere Dicke auf. Zwischen den pigmentierten Haaren finden sich nur ganz vereinzelt unpigmentierte (in der Abbildung nicht dargestellt). Vergleicht man damit ein Hautstück aus der lichterem, seitlich dem Rückenstreifen anliegenden Gegend (Abb. 4), so sieht man hier die schwarzen Haare weniger dicht gelagert und dazwischen in



Abb. 3.



Abb. 4.

Abb. 3. Aufgehelltes rasiertes Hautstück aus dem medianen schwarzen Rückenstreifen eines Feldhasenfetus. Vergr. 25 fach.

Abb. 4. Aufgehelltes rasiertes Hautstück aus der seitlich vom medianen Rückenstreifen gelegenen helleren Zone. Vergr. 25 fach.

viel reichlicherer Menge unpigmentierte Haare. Die schwarzen Haare sind hier im allgemeinen außerdem etwas schwächer, mehr wellig gekrümmt und vielfach auch unregelmäßiger gestellt. In der lichten Bauchhaut fehlen pigmentierte Haare vollkommen.

Wenn einleitend hervorgehoben wurde, daß die primäre Zeichnung eventuell einen Hinweis auf verwandtschaftliche Beziehungen, auf die Stammesgeschichte der betreffenden Tierart geben kann, so hätten wir zunächst nachzusehen, ob es unter den Verwandten unseres Feldhasen Formen gibt, welche sich im erwachsenen Zustande durch

ein gestreiftes Kleid auszeichnen. Diesbezüglich wäre auf das Kurzohrkaninchen (*Nesolagus netscheri Schl.*) zu verweisen. Hierüber findet sich in BREHMS Tierleben die Angabe, daß dieses hasenartige Tier nichts von der unauffälligen „Wildfarbe“ seiner Verwandten hat, sondern hell- und dunkelrot gebändert erscheint, so ungefähr wie manche graue Hauskatzen. Die der Beschreibung beigegebene Abbil-

dung läßt einen dunkeln Rücken- und einen dunkeln Flankenstreifen erkennen, zwischen denen vier dunkle schräge Bänder verlaufen. Nach VAN BEMMELEN¹⁾ ergibt sich aus dem Vergleich des Schädels von *Nesolagus netscheri* mit dem des Feldhasen und Kaninchens, daß *Nesolagus* als ein auf primitivem Standpunkt verharrender Leporide, als ein Relikt aus der eigentlichen Vorfahrenreihe des Hasen und Kaninchens anzusehen ist, indem in einer großen Reihe von Eigenschaften der Hasenschädel eine direkte Weiterbildung des *Nesolagus*-kraniums zeigt. Weist demnach der Schädelbau darauf hin, daß *Nesolagus* als Vorfahre des Hasen angesehen werden muß, so erfährt diese Annahme durch das Auftreten einer primären Zeichnung in Form einer dunkeln Streifung des Rumpfes bei Feldhasenfeten insofern eine gewisse Bestätigung, als auch die primäre Zeichnung des Feldhasen auf einen Vorfahren mit gestreiftem Kleide hinweist, was, wie gesagt, bei *Nesolagus* der Fall ist.

1) Über den Unterschied zwischen Hasen- und Kaninchenschädeln, Leiden 1909. Zit. nach Jahresber. über Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 15, III. Teil, S. 30.

Innsbruck, Ende November 1918.

(Eingegangen am 4. Dezember 1918.)

Bücherbesprechungen.

v. Bardeleben, K., Die Anatomie des Menschen. Teil 1: Zelle und Gewebe, Entwicklungsgeschichte, Der ganze Körper. 3. Aufl. 1918. — Teil 4: Die Eingeweide. 3. Aufl. 1918. — Teil 6: Mechanik (Statik und Kinetik) des menschlichen Körpers. 2. Aufl. 1918. Aus Natur und Geisteswelt, Verlag B. G. Teubner. Nr. 418, 421, 423. Preis 2,90 M für das geb. Bändchen.

Die rasch aufeinanderfolgenden Neuauflagen der volkstümlichen Beschreibung des menschlichen Körperbaus von KARL v. BARDELEBEN zeigen, daß sich der Leserkreis dieses Werkes ständig erweitert und die Art der Darstellung vielfache Anerkennung und Beifall findet. Noch im letzten Kriegsjahr sind wieder drei Bändchen herausgekommen und von dem Verfasser neu bearbeitet. Sie wurden nach verschiedenen Richtungen hin verbessert und vermehrt. Namentlich hat Teil 4 erheblich an Umfang zugenommen. Er ist durch einen Abschnitt über die Organe der inneren Absonderung ergänzt und durch einige neue sehr anschauliche Abbildungen bereichert worden. Die Schilderung ist knapp und klar und beschränkt sich auf das Wesentliche. Die Abbildungen sind mit großer Erfahrung und Geschicklichkeit gewählt und gut wiedergegeben. Besonderer Wert wurde auf die Vermeidung entbehrlicher Fremdwörter gelegt. So sind die Bändchen wohl geeignet, ihren Zweck zu erfüllen, nämlich nicht nur dem akademisch gebildeten Nicht-

Mediziner ein anschauliches Bild vom Bau unseres Körpers zu geben, sondern auch dem Bildungsbedürfnis weiterer Kreise aus jedem Berufe und Stande als Wegweiser zu dienen. Aber auch manchem Mediziner wird die kurze Zusammenfassung des Wesentlichen zur Wiederholung willkommen sein, namentlich die in Teil 6 gegebene Schilderung der Mechanik des menschlichen Körpers, die in den anatomischen und physiologischen Vorlesungen meist nur sehr kurz behandelt zu werden pfllegt.

Kurzes Repetitorium der Topographischen Anatomie. BREITENSTEINS Repetitorium Nr. 44, 3. verb. Aufl. Leipzig, Johann Ambrosius Barth, 1919. Preis geb. 5,60 M.

Der ungenannte Verfasser gibt in übersichtlicher Anordnung eine kurze, klare Zusammenstellung der wichtigsten Tatsachen der topographischen Anatomie. Ein Lehrbuch kann und soll dadurch nicht ersetzt werden, zumal Abbildungen fehlen. Wohl aber kann das Heft dem Studierenden, namentlich während der stark belasteten klinischen Semester, eine wertvolle Hilfe sein als Grundlage für Wiederholungen und als Leitfaden bei Vorlesungen. Hier dürften sich allerdings in manchen Einzelheiten abweichende Auffassungen ergeben.

Faulhaber, M., Die Röntgendiagnostik der Darmkrankheiten. 2. stark verm. u. verb. Aufl. von L. KATZ. Aus Samml. zwangl. Abhandl. auf d. Gebiete der Verdauungs- u. Stoffwechselkrankheiten, herausg. von A. ALBU. Bd. 5, H. 1. Halle a. S., Carl Marholds Verlag. 1919. Preis 3 M.

Die mit 36 sehr anschaulichen Abbildungen ausgestattete Abhandlung enthält zwei für den Anatomen sehr lesenswerte Kapitel, nämlich eines über den normalen Darm und ein anderes über die Form und Lageanomalien des Darms. Auf Grund von Röntgenuntersuchungen, bei denen sich zur Füllung des Darmes Baryum sulfuricum besonders bewährte, sind eingehend die normalen Lagerungsverhältnisse des Duodenum und des gesamten Dickdarms mit Einschluß des Wurmfortsatzes geschildert. Über die Lageverhältnisse des Dünndarms gelang es mit Röntgenaufnahmen nicht, befriedigende Auskunft zu erlangen.

H. v. E.

Personalia.

Prof. HUGO FUCHS aus Straßburg i. Els., welcher im Zwischensemester in Freiburg i. Br. Vorlesungen gehalten hat, ist als 1. Prosektor und Abteilungsvorsteher an das anatomische Institut der Universität Königsberg i. Pr. berufen worden. Derselbe ist ferner beauftragt worden, während des laufenden Semesters in der Medizinischen Fakultät der Universität zu Marburg die Vertretung des erledigten anatomischen Ordinariats nebst der Direktion des anatomischen Instituts wahrzunehmen.

Abgeschlossen am 31. Mai 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 25. Juni 1919. ✻

No. 6/7.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Das Problem des Todes.

Ein Fragment.

VON † HERBERT VON BERENBERG-GOSSLER.

Eingeleitet von FRANZ KEIBEL.

HERBERT V. BERENBERG-GOSSLER fiel am 22. Juli einer Fliegerbombe zum Opfer¹⁾, so konnte er eine Arbeit über das Problem des Todes, die ihn seit Jahren beschäftigte, nicht vollenden. Er wollte sie ursprünglich WIEDERSHEIM zu dessen 70. Geburtstag (am 21. April 1918) widmen und hatte tatsächlich einen Entwurf niedergeschrieben, aber die Fassung, welche er seinen Gedanken gegeben hatte, genügte ihm nicht, und er beschloß, den Entwurf nach dem Kriege, wenn ihm wieder alle literarischen Hilfsmittel zu Gebote standen, umzuarbeiten und die Arbeit erst dann zu veröffentlichen.

Inzwischen hat er schon einen Teil in neue Form gegossen. Diesen Teil veröffentliche ich hier als Fragment. Es ist kaum anzunehmen, daß es sich hier bereits um die endgültige Fassung handelt, aber ich brauche es nicht weiter zu rechtfertigen, daß ich das Fragment auch

1) Anm.: Siehe den Nachruf, den ihm ROBERT WIEDERSHEIM in dieser Zeitschrift (Nr. 12) gewidmet hat.

so, wie es jetzt ist, mitteile. Jeder, der es liest, wird bedauern, daß es dem jungen Forscher nicht vergönnt war, die Arbeit zu vollenden; seinen Freunden wird es eine teure Erinnerung sein.

Um die Stellung des Fragmentes im Plan der ganzen Arbeit zu kennzeichnen, gebe ich einleitend ihre Disposition.

Disposition.

Einleitung. Erkenntnistheoretische Umgrenzung des Problems. Tod als Gegensatz zum Leben ist ein philosophisches Problem. Festlegung des biologischen Problems. Kurzes Eingehen auf das pathologische Problem. Berührung beider in der Pathologie der Alterserscheinungen. Scharfe Unterscheidung zwischen nicht in der Organisation liegendem Tod und physischem oder natürlichem Tod.

A. Der nicht in der Organisation begründete Tod. Die Fälle, in denen er eintritt, nicht naturgesetzlich zu bestimmen. Zufälligkeiten. Vom allgemeinen Standpunkt betrachtet, verhindert er das Überhandnehmen der lebenden Substanz. WOODRUFFS Berechnungen.

B. Der natürliche Tod. Frage WEISMANN'S, ob an und für sich im Wesen des Lebens begründet? Diese Frage verneint. Bevor wir auf diese Frage eingehen, sehen durch welche Veränderungen sich das Nahen des Todes bei den Organismen zeigt.

1. Altern. Betrachtung des Menschen liegt am nächsten, weil der Organismus, der am genauesten erforscht. Seltenheit des Todes nur an Altersschwäche. Abnahme der Widerstandsfähigkeit gegen Krankheit. Frei lebende Tiere.

Alterserscheinungen des Gesamtorganismus.

Alterserscheinungen an den Organen. Zentralnervensystem. Blut.

Alterserscheinungen an den Zellen. Zusammenhang mit Lebensdauer. Bestes Objekt: Nervenzellen. Tod durch Abhängigkeit der Zellen und Organe voneinander. Sukzessiver Eintritt des Todes. Beweis für eine gewisse Unabhängigkeit der Zellen. Explantation.

Altern der Tiere, abgesehen von den Einzellern.

Altern der Pflanzen.

2. Lebensdauer. Verlängerung durch Verjüngungsprozesse. Artmerkmale.

Die beschränkte Lebensdauer der Zellen als Ursache des natürlichen Todes. Woher kommt sie?

3. Das Unsterblichkeitsproblem bei den Protisten. Altern, Verjüngung durch Konjugation und durch Kernumformungen. WOODRUFF. Wann tritt zum ersten Male der natürliche Tod lebender Substanz auf? Partialtod. Tod und Fortpflanzung.

4. Tod und Fortpflanzung bei den Volvocineen. WEISMANN. Erstes Auftreten einer Differenzierung.

5. Tod und Fortpflanzung bei den Vielzelligen. Differenzierung. Verhalten der Geschlechtszellen und ihrer Zellvorfahren. Fälle von morphologisch erkennbarer Keimbahn. Bei alledem ergibt sich, daß die Geschlechtszellen potentiell unsterblich, die Körperzellen nicht. Problem des Artentodes. WEISMANN. Kann daraus ein Gegensatz zwischen Keimzellen und Körperzellen konstruiert werden?

6. WEISMANN'S Lehre vom Tode.

7. Widerlegung derselben.

8. Tod und Entwicklung.

3. Tod und Fortpflanzung bei den Protisten.

WEISMANN hat als erster darauf aufmerksam gemacht, daß bei den meisten Protisten gar kein natürlicher Tod vorkommt. Ein Infusor z. B. pflanzt sich in der Weise fort, daß es sich in zwei gleiche Tochtertiere teilt, diese teilen sich ebenfalls nach einiger Zeit, und so geht es weiter. Wenn alle äußeren Schädigungen ausgeschaltet würden, müßte eine unendliche Kette von Generationen herauskommen, ohne vom Tode unterbrochen zu werden. Diese „potentielle“ Unsterblichkeit ist in der Folgezeit vielfach angezweifelt worden, und zwar hauptsächlich auf Grund der Ergebnisse von Kulturversuchen, wie sie von MAUPAS, CALKINS und anderen Forschern angestellt wurden. In längerer Zeit fortgesetzten Infusorienkulturen machten sich in den Tieren Erscheinungen bemerkbar, die für ein Nachlassen ihrer Lebenskraft sprachen und als Alterserscheinungen gedeutet wurden. Sie gingen unter allmählicher Zunahme dieser Depressionszustände zugrunde, wenn sie nicht untereinander die Konjugation vollzogen, d. h. sich paarweise aneinander legten, partiell miteinander verschmolzen und Kernbestandteile austauschten, um sich dann wieder zu trennen. Diese Konjugation schien eine stark verjüngende Wirkung zu haben, denn die Kultur erholte sich in der Folgezeit schnell, und es trat bald eine reichliche Vermehrung der Individuen durch Teilungen ein.

Es erhob sich nun die prinzipiell sehr wichtige Frage, ob Protisten sich, ohne Eintritt eines natürlichen Todes, unbeschränkt weiter fortpflanzen können, wenn die Konjugation verhindert wird. Dem amerikanischen Forscher WOODRUFF ist es gelungen, die Nachkommenschaft eines Individuums der Infusoriengattung *Paramecium* unter Ausschaltung der Konjugation durch Isolierung über 7 Jahre weiter zu züchten. In den 4500 Generationen ist der natürliche Tod nicht aufgetreten. Die Versuche waren zur Zeit ihrer Veröffentlichung (1914) noch nicht abgeschlossen, die Kulturen sind seit der Zeit weiter gezüchtet worden. Hin und wieder wurde im Laufe der Generationen ein gewisses Erlahmen der Teilungsenergie beobachtet, welches sich aber wieder aufhob, nachdem die Infusorien gewisse Kernveränderungen durchgemacht hatten. Wir müssen diese Umformungen als den morphologischen Ausdruck eines Verjüngungsprozesses der Zelle auffassen, welche somit fähig ist, durch eine Art von Regulationsvorgang ihre nachlassende Lebenstätigkeit aus sich selbst heraus wieder auf die alte Höhe zu bringen. Es liegt wohl kaum ein Grund vor, an der theoretischen Möglichkeit, diese Art von Züchtungsversuchen bis in die Unendlichkeit fortzusetzen, zu zweifeln.

Jedenfalls bestätigen diese Ergebnisse WEISMANN'S Anschauung von der Unsterblichkeit der Einzelligen. Wir können aus ihnen den wichtigen Schluß ziehen, daß der Tod nicht zu den Grundeigenschaften der lebenden Substanz gehört. Außerdem ließe sich daraus ersehen, daß die unbegrenzte Erhaltung des Lebensprozesses in der Generationsfolge nicht unbedingt an Befruchtungsvorgänge gebunden ist, unter welche wir den Konjugationsprozeß einbegreifen müssen. Dieser hat eine verjüngende Wirkung, die konjugierenden Tiere helfen einander sozusagen das Gleichgewicht ihres Stoffwechsels wieder herzustellen. Ihr Organismus ist aber nicht unbedingt auf diese Hilfe angewiesen, seine lebende Substanz besitzt die Fähigkeit, sich dank seiner inneren Zweckmäßigkeit und seines Anpassungsvermögens an die Umwelt, in der er lebt, unter steter Vermehrung dauernd am Leben zu erhalten.

Wann können wir nun im Tierreich zuerst von einem natürlichen Tode reden? Nicht alle einzelligen Organismen gehen bei ihrer Fortpflanzung ohne Substanzverlust in ihre Nachkommen über. Es gibt viele Arten, bei denen nicht der ganze Körper, sondern nur ein Teil von ihm in den Nachkommen aufgeht, während der Rest der mütterlichen Substanz abstirbt und zerfällt. Es ist dies der Fall z. B. bei

Noctiluca, bei welcher nach Ausbildung einer größeren Anzahl von Schwärmern ein Teil des Zellkörpers zurückbleibt, ohne weiterhin fortpflanzungs- und lebensfähig zu sein. Wahrscheinlich liegen ähnliche Verhältnisse bei schalen- und skelettbesitzenden Protozoen vor (KORSCHULT). Wir haben es hier mit dem sog. Partialtod der Protisten zu tun.

Hier fällt ein wichtiges Schlaglicht auf unser Problem: Wir werden darauf hingewiesen, daß Tod und Fortpflanzung zueinander in Beziehung stehen. Es liegt der Fall vor, daß ein Tier sich in zwei verschieden große und verschieden gestaltete Teile teilt, von denen der eine die Nachkommenschaft repräsentiert, während der andere dem natürlichen Tode anheimfällt. Dabei fällt uns besonders auf, daß dieser erst bei denjenigen einzelligen Organismen auftritt, bei denen in verhältnismäßig kurzer Zeit zahlreiche Nachkommen erzeugt werden. Ein Infusor pflanzt sich in der Weise fort, daß sich sein Zellkörper ohne Substanzverlust in die beiden Abkömmlinge aufteilt. Hier erneuert sich die lebende Substanz immer wieder aus sich selbst heraus, ihre Lebensdauer ist unbeschränkt. Werden viele Nachkommen erzeugt, so finden wir sehr häufig, daß, um ein Bild zu gebrauchen, die Natur eine gewisse Menge lebender Substanz der sichereren Erhaltung der Art opfert. Denn je größer die Zahl der Nachkommen eines Individuums ist, desto größer ist auch die Wahrscheinlichkeit, daß einige von ihnen erhalten bleiben und nicht irgendwelchen Zufälligkeiten zum Opfer fallen.

4. Tod und Fortpflanzung bei den Volvocineen.

Es muß nun unsere Aufgabe sein, zu versuchen eine Brücke zu schlagen von dem Reiche der einzelligen Organismen zu dem der vielzelligen. Wir müssen nach einem Organismus suchen, welcher eine Übergangsform zwischen diesen beiden Reichen bildet. Leider kennen wir keine aus nur wenigen Zellen bestehende Geschöpfe, die wir hier heranziehen könnten. Wohl gibt es niedrig stehende, mehrzellige Tiere, deren Körper aus nur wenigen Zellen besteht, die Dicyemiden und Orthonectiden; sie sind aber noch nicht genügend erforscht, obendrein leben sie als Parasiten in anderen Tieren, so daß man sekundäre, rückläufige Verhältnisse bei ihnen nicht ausschließen kann.

WEISMANN und andere haben nun die Aufmerksamkeit auf die Organismen der Gattung Volvox gelenkt, welche, meistens als niedrig stehende pflanzliche Wesen angesprochen, die hier für uns in Betracht

kommenden Verhältnisse zu beleuchten geeignet sind. Volvox stellt sich als eine Gallertkugel dar, deren Peripherie von einer großen Menge kleiner, einander gleichender Geißeln tragender Zellen gebildet wird. Wir haben hier eine Zellkolonie vor uns, welche durch Teilung eines einzigen Zellindividuums entstanden ist. Bei diesem niedrigen, vielzelligen Wesen begegnen wir zum ersten Male dem Prinzip der Arbeitsteilung. Die überwiegende Mehrzahl seiner Zellen, eben jene vorher erwähnten, an der Peripherie liegenden, verrichtet die Arbeit für die Erhaltung der Zellkolonie, für die Selbsterhaltung, als da sind Bewegung, Ernährung, Empfindung usw. Bis zu einem gewissen Grade sind diese Zellen auch fortpflanzungsfähig, sie bringen aber nur ihresgleichen hervor, ihre Vermehrung geht nicht über die Grenzen der Kolonie hinaus.

Im Gegensatz zu ihnen stehen andere, größere, in erheblich geringerer Zahl vorkommende Zellen, die sich äußerlich von jenen unterscheiden. Wir treffen davon zwei Arten an: die einen bilden innerhalb der Kolonie Tochterkolonien, die später selbständig werden, die anderen wandeln sich in Ei- und Samenzellen um.

Hier tritt uns zum ersten Male eine Differenzierung entgegen, durch welche die Zellen, die der Propagation der Art dienen, die Keimzellen, sich von denen des Körpers, den sog. somatischen, scheiden. Wenn die Keimzellen gebildet sind, sterben die somatischen Zellen und somit auch das Gesamtindividuum nach einiger Zeit ab. Wir haben hier also wieder eine Teilung in zwei Teile vor uns, von denen der eine potentiell unsterblich ist, da er sich in die Folge der kommenden Generationen fortsetzt, während der andere dem natürlichen Tode anheimfällt. Auf die Frage, welche Gründe für diese Sterblichkeit der somatischen Zellen vorliegen, soll später näher eingegangen werden, hier sei nur die Tatsache hervorgehoben, daß die Arbeitsteilung zwischen Keimzellen und Somazellen den natürlichen Tod der letzteren zur Folge hat.

5. Tod und Fortpflanzung bei den vielzelligen Organismen.

Vom Volvox zum niedrigen vielzelligen Organismus ist es nur ein verhältnismäßig kleiner Schritt, denn auch ersteren müssen wir als einen Zellenstaat ansehen. Da sich das Prinzip der Arbeitsteilung bereits in ihm geltend macht, müssen wir ihn als ein aus vielen Zellen zusammengesetztes Individuum auffassen. In ihm tritt uns die gleiche

höhere Individualitätsstufe entgegen wie bei den Metazoen und Metaphyten.

Während bei *Volvox* nur eine Arbeitsteilung zwischen Körperzellen und Geschlechtszellen vorliegt, wobei erstere einander gleich bleiben, ist es bei den vielzelligen Tieren und Pflanzen charakteristisch, daß Arbeitsteilungen unter den Körperzellen auftreten, und zwar in immer stärkerem Maße, je höher wir in der stammesgeschichtlichen Entwicklung hinaufsteigen. So wie im Staate die Berufe sich spezialisieren, so teilen sich auch die verschiedenen Zellen immer mehr in die Arbeit für die gesamte Gemeinschaft. Je mehr eine Zelle sich auf eine bestimmte Leistung spezialisiert, desto abhängiger wird sie von anderen Zellen. Besonders deutlich tritt uns das bei denjenigen entgegen, welche Plasmaproducte bilden. Eine Zelle z. B., die auf Grund von kontraktilem Faserbildungen in ihrem Innern nur auf die Funktion der Bewegung eingestellt ist, wird damit unfähig, unverarbeitete Nahrung aus der Umwelt aufzunehmen und für sich nutzbar zu machen. Sie ist auf den sie umspülenden Saftstrom angewiesen, dessen ernährende Stoffe von den Darmzellen aufgenommen und arteigen gemacht worden sind. Vom Darm aus gelangen diese Stoffe auf dem Wege des Blut- und Lymphgefäßsystems, also durch Röhren, welche sich ihrerseits wieder aus speziell differenzierten Zellen zusammensetzen, zu den betreffenden Geweben. Es ließe sich eine große Menge ähnlicher Beispiele anführen.

Auf die tieferen Gründe der Erscheinung, daß die Körperzellen früher oder später, im Gegensatz zu den Geschlechtszellen, dem natürlichen Tode verfallen, soll später eingegangen werden. Diese Regel wird nur durchbrochen bei den Vorgängen der vegetativen Vermehrung und der Regeneration des ganzen Organismus aus abgetrennten Teilen. Bei beiden finden wir die Erscheinung, daß bereits differenzierte Körperzellen sich „entdifferenzieren“ und den Gesamtorganismus neu reproduzieren. Im Tierreich tritt sie nur bei solchen Formen auf, welche niedrig im System stehen, bei denen daher die Differenzierung noch nicht weit gediehen ist. WEISMANN hält die Regenerationsfähigkeit nicht für eine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz, sondern für eine erst nachträglich zustande gekommene Einrichtung, die zu den Erscheinungen der Anpassung gehört und den Nachteil der weitgehenden Differenzierung mildert. Diese Anschauung ergibt sich aus seiner allgemeinen Auffassung vom Werden der Organismen, welche nachher näher besprochen werden soll.

Was nun die Stellung der Geschlechtszellen resp. ihrer Zellvorfahren zu den anderen Zellen anbelangt, so können wir sie im Verlaufe der Stammesentwicklung nicht verfolgen. Die Phylogenese setzt sich aus einer endlosen Kette von einzelnen Ontogenesen zusammen, welche durch die Keimzellen zusammenhängen. Wenn HÄCKELS biogenetisches „Grundgesetz“, nach welchem die Ontogenie eine Rekapitulation der Phylogenie ist, bis in die Einzelheiten hinein zuträfe, so müßten wir erwarten, daß die Zellvorfahren der Geschlechtszellen, die sog. Urgeschlechtszellen, während der gesamten Embryonalentwicklung als Eigenbrödler im Organismus lebten. Zum mindesten während des Morula- oder Blastulastadiums müßten sie sich von den anderen Zellen unterscheiden. Denn wir müssen annehmen, daß die Sonderung der Geschlechtszellen der erste Differenzierungsakt gewesen ist, welcher nach Zusammenschluß mehrerer Zellen zu einem Individuum höherer Ordnung stattgefunden hat. Es würde zu weit führen, hier näher auf die Frage der Gültigkeit des sog. biogenetischen Grundgesetzes einzugehen, wir müssen aber hervorheben, daß eine so frühe Sonderung der Urgeschlechtszellen während der Ontogenese nicht zur Regel, sondern zur Ausnahme gehört. Der Zeitpunkt, von dem an man sie erkennen kann, ist bei den Tieren ein außerordentlich verschiedener, während man bei den höheren Pflanzen überhaupt von einer frühen Sonderung nicht reden kann.

Man hat seinerzeit der Entdeckung BOVERIS große theoretische Bedeutung beigelegt, daß sich die Zellvorfahren der Geschlechtszellen von *Ascaris* vom Furchungsstadium ab bereits von den anderen Zellen morphologisch unterscheiden. In der Folgezeit ist dann bei verschiedenen anderen Tierklassen eine solche „Keimbahn“, die die befruchtete Eizelle mit den definitiven Geschlechtszellen des jungen Individuums verbindet, gefunden worden, so z. B. bei Arthropoden. Man ging aber fehl, als man erwartete, das Bestehen einer morphologisch erkennbaren Keimbahn für das ganze Tierreich verallgemeinern zu dürfen. Meistens lassen sich die Urgeschlechtszellen im Embryo erst zu einer Zeit erkennen, in welcher die Keimblätter sich längst entwickelt haben und die Primitivorgane bereits gebildet wurden. Die Urgeschlechtszellen sind hier also nicht als Elemente aufzufassen, welche vom Ei ab einen von der allgemeinen Entwicklung abgesonderten Weg eingeschlagen haben, sondern als Zellen, deren zwar geringe, aber doch immerhin bereits eingetretene Differenzierung wieder rückgängig gemacht wurde. Nun könnte man ein-

wenden, daß die Vorfahren der Geschlechtszellen vom Ei ab stets ihren besonderen Charakter gehabt hätten, ohne daß dieser morphologisch zum Ausdruck gekommen wäre. Damit gelangen wir zu einer der Grundfragen der WEISMANN'schen Theorie, auf die nachher ausführlicher eingegangen werden soll.

Jedenfalls finden wir in der Organismenwelt einen Anhaltspunkt, der darauf hinweist, daß der natürliche Tod keine primäre Eigenschaft der lebenden Substanz ist. Ihn in das Licht wissenschaftlicher Bearbeitung gerückt zu haben, ist das unvergängliche Verdienst WEISMANN'S. Er besteht eben in der Erkenntnis, daß, ebenso wie viele Protisten, so auch die Geschlechtszellen der mehrzelligen Tiere und Pflanzen potentielle Unsterblichkeit besitzen. Die Hauptmasse der sich im Individuum verkörpernden lebenden Substanz altert und fällt dem natürlichen Tode anheim, der andere, wenn auch sehr kleine Teil dagegen geht in die Nachkommenschaft über und setzt sich somit in die unendlich lange Kette der kommenden Generationen fort.

Daß es ein Altern und einen natürlichen Tod der Art gibt, wird man nicht annehmen können. Wir fassen die jetzt lebende Organismenwelt als das Produkt einer enorm langen phyletischen Entwicklung auf, deren Objekt die durch Keimzellen vermittelten Generationsfolgen sind. Also hat lebende Substanz durch unzählige Jahrmillionen hindurch gelebt und ist dabei keineswegs gealtert. WEISMANN hat darauf aufmerksam gemacht, daß Arten sich auch unverändert durch ungeheure Zeiträume hindurch erhalten können, und als Beispiel auf die Nautiliden verwiesen, welche unverändert seit der Silurzeit existieren.

Nun dürfen wir einen Punkt nicht übersehen, welcher in diesen Gedankengängen eine gewisse Schwierigkeit bietet, das ist das Problem der geschlechtlichen Fortpflanzung. Bei den meisten vielzelligen Organismen ist die Befruchtung immer eine Vorbedingung für die Entwicklung. Die Parthenogonie, die wir vielfach finden, ist als eine sekundär entstandene Erscheinung erkannt worden. Bei allen bekannten Formen wird sie, mindestens von Zeit zu Zeit, durch die Amphigonie abgelöst. Ob eine primäre Parthenogonie auf die Dauer genügt, ließe sich vielleicht entscheiden, je nachdem es gelänge, eine künstliche Entwicklungserregung, etwa nach Art der BATAILLON'schen Anstichversuche am Froschei, durch viele Generationen hindurch fortzusetzen. Nun wäre es in gewisser Beziehung ja Auf-

fassungssache, ob man von einer potentiellen Unsterblichkeit der Keimzellen sprechen will, wenn diese nur durch die Befruchtung, also durch Verschmelzung zweier Individualitäten, gesichert würde. Für das Todesproblem kommt nicht die Frage nach der tieferen Bedeutung der Befruchtung in Betracht, sondern der Zweifel, ob der natürliche Tod nicht vielleicht doch eine Grundeigenschaft der lebenden Substanz ist, dem der Zellorganismus nur durch Verschmelzung mit einem anderen entgehen kann, ebenso wie er dies durch den Teilungsvorgang vermag. Ist die Befruchtungsbedürftigkeit eine Grundeigenschaft der lebenden Substanz? WOODRUFF, welcher, wie vorher erwähnt, Infusorienkulturen viele Jahre lang unter Verhinderung der Konjugation weiterzüchtete, ohne daß, bis auf kurze, bald wieder aufgehobene Depressionsperioden, die Vermehrungsfähigkeit nachließ, verneint diese Frage. Wir dürfen aus seinen Ergebnissen wohl den Schluß ziehen, daß der Befruchtungsvorgang nicht mit der Teilung auf eine Stufe gestellt werden darf, sondern daß er eine sekundäre Erwerbung der Organismen darstellt.

6. WEISMANN'S LEHRE VOM TODE.

Kann nun aus der potentiellen Unsterblichkeit der Keimzellen und aus ihrer Omnipotenz, d. h. ihrer Fähigkeit, den ganzen Organismus zu reproduzieren, ein prinzipieller Gegensatz zwischen ihnen und den Körperzellen konstruiert werden? Dieses Problem ist nicht nur für unsere ganze Auffassung des vielzelligen Organismus von größter Wichtigkeit, sondern auch für die Frage nach den tieferen Gründen des natürlichen Todes. Sie ist zuerst von WEISMANN formuliert und in eingehender Weise in seiner Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas behandelt worden. Schon vor ihm hatten GALTON und NUSSBAUM ähnliche Gedankengänge entwickelt, ohne sie aber restlos durchzuarbeiten. WEISMANN'S LEHRE ist in ihren Grundzügen folgende: der Träger der Vererbung, welcher das Leben weiterleitet, ist die Keimzelle. Ihre die Vererbung bestimmende Substanz, das Keimplasma, wird nicht während des Lebens des sie tragenden Individuums gebildet, sondern sie stammt direkt von demjenigen Keimplasma ab, aus dem dieses Individuum selber hervorging, also aus dem elterlichen Keimplasma. Es stellt geradezu den bei der Ontogenese unverbrauchten Teil desselben dar. Wenn sich aus der befruchteten Eizelle das junge Individuum entwickelt, so wird von vorn herein dieser Teil des Keimplasmas reserviert gegen-

über dem Teil, welcher unter fortschreitender Zerlegung zur Bestimmung der Embryonalentwicklung aufgebraucht wird. Dieser reservierte Teil wird von einer Generationsfolge bestimmter Zellen von der befruchteten Eizelle ab an die Keimzellen des jungen Individuums weitergegeben. Diese Zellfolge, die WEISMANN als Keimbahn bezeichnet, ist streng von den anderen Zellen abgegrenzt. Das Keimplasma besitzt als lebende Substanz die Fähigkeit, zu assimilieren und sich zu vermehren. So setzt sich das bei den einzelnen Ontogenesen nicht verbrauchte Keimplasma kontinuierlich durch die Generationen fort. Es ist ebensogut potentiell unsterblich wie die Einzelligen. Durch diese Unsterblichkeit unterscheidet es sich von den in ihrer Gesamtheit als Soma bezeichneten Körperzellen.

Ein derartiger Gegensatz macht sich auch bezüglich der Rolle geltend, welche die Zellen bei der Veränderung der Artmerkmale spielen. Die in Anpassung an die Umwelt auftretenden Neuerwerbungen des Somas werden nicht auf die Nachkommen vererbt, sie gehen mit ihm zugrunde, wenn durch äußere Einflüsse nicht zugleich das Keimplasma selber verändert wird. Diese sog. Parallelinduktion tritt aber nur selten ein. Das Auftreten von neuen Merkmalen, welche einen Angriffspunkt für die von außen herantretende Naturzüchtung bieten, beruht in der Regel auf innerplasmatischen Vorgängen im Keimplasma, welche in Selektionsvorgängen unter den Determinanten, d. h. den die Vererbung bestimmenden lebenden Teilchen, aus denen sich das Keimplasma zusammensetzt, bestehen. So wird das von DARWIN aufgestellte Selektionsprinzip als Ursache der Germinalselektion innerhalb des Keimplasmas wirksam gedacht.

Das Keimplasma ist aber nicht unbedingt auf die Keimbahnzellen beschränkt, sondern es kommt als Reserveplasma auch in denjenigen Körperzellen vor, von denen aus bei Knospung und Regeneration der ganze Körper neu entsteht. Im allgemeinen sind die Körperzellen aber von vornherein sterblich, sie besitzen keine unbeschränkte Vermehrungsfähigkeit, ihr Leben läuft in einer bestimmten Anzahl von Zellgenerationen ab. Der Grund für diese Vermehrungsbeschränkung liegt in den Zellen selbst, sie ist ihnen schon vom Keim aus mitgegeben.

Nach WEISMANN ist der natürliche Tod eine zweckmäßige Einrichtung, für deren Entstehung er das Selektionsprinzip verantwortlich macht. Das Individuum wird zugunsten der Art geopfert, es ist für diese wertlos, nachdem es der Aufgabe der Fortpflanzung und der

mit ihr zusammenhängenden Leistungen, wie Brutpflege und dergleichen, genügt hat. Ja, es wäre schädlich für die Art, wenn es keinen natürlichen Tod gäbe, da die dauernde Schädigung durch Umweltfaktoren zu einer Unmenge krüppelhafter Individuen führen würde, die den anderen den Platz wegnehmen. Der natürliche Tod gehört also zu den Anpassungserscheinungen. WEISMANN zieht hier wohl die äußersten Konsequenzen aus seiner Lehre von der Alleinherrschaft der Naturzüchtung.

Was nun den Dualismus zwischen Soma und Keimplasma anbelangt, so steht und fällt er mit der Lehre von der erbungleichen Teilung. Diese bildet nach WEISMANN das Mittel, durch welches sich bei der Ontogenese die im Keime liegenden Anlagen entfalten. Die Keimzelle besitzt den vollen Vorrat an Determinanten, d. h. an lebendigen, wachsenden und sich vermehrenden Teilchen, welche die einzelnen Merkmale der Art bestimmen. Durch die Zellteilung bei der Ontogenese werden die Determinanten nun sukzessive in ungleicher Weise auf die Zellen verteilt, bis schließlich jede Zelle nur diejenigen enthält, welche ihren Charakter und denjenigen der ihr gleichenden Abkömmlinge bestimmt. Einige Körperzellen bekommen zwar unter Umständen den ganzen Determinantenkomplex als Reservekeimplasma mit, dieser bleibt aber in erster Linie den Keimbahnzellen vorbehalten. So besitzen die Körperzellen im allgemeinen nicht die Fähigkeit, den ganzen Organismus zu reproduzieren, sie können nur noch ihresgleichen hervorbringen. Sie verfallen schließlich dem Tode, da ihre Vermehrungsfähigkeit eine beschränkte ist, so daß zugrunde gegangene nicht durch neue ersetzt werden können. Diese Beschränkung hängt nicht ohne weiteres mit ihrer einseitigen Versorgung mit Determinanten zusammen, sondern ist, wie vorher erwähnt, eine zweckmäßige Einrichtung, die durch Zuchtwahl entstanden ist.

So macht WEISMANN einen strengen Unterschied zwischen den sterblichen Somazellen und den unsterblichen Keimbahnzellen, in denen als Trägern der gesamten Erbmasse sich durch die Generationen hindurch das Keimplasma erhält. Er vergleicht es mit einer langen, in der Erde fortziehenden Wurzel, von welcher die Individuen wie Pflänzchen entspringen.

7. Die Widerlegung der WEISMANN'schen Lehre.

Es muß nun unsere Aufgabe sein, die beiden Grundlagen, auf die sich diese Todestheorie stützt, nämlich die Lehre von der erb-

ungleichen Teilung und diejenige von der Sterblichkeit der Körperzellen als Anpassungserscheinung näher zu beleuchten.

Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, daß die erstere durch die experimentelle Forschung der letzten Jahre widerlegt worden ist. Durch Versuche verschiedener Art ist bewiesen worden, daß von Haus aus jede Zelle Besitzerin der vollen Erbmasse derjenigen Merkmale ist, die für die Tier- oder Pflanzenart, zu welcher ihr Organismus gehört, typisch sind. Jede Zellteilung kann nur als eine erbgleiche aufgefaßt werden. Es würde viel zu weit führen, hier auf die zahlreichen Forschungsergebnisse, welche dieser Anschauung zugrunde liegen, näher einzugehen. Ich verweise stattdessen auf O. HERTWIGS Werk „Das Werden der Organismen“. Daß nicht jede Zelle fähig ist, den ganzen Organismus zu reproduzieren, liegt nicht an dem Mangel an Merkmale bestimmenden Teilchen, sondern an Hemmungen verschiedener Natur. Entwicklung hängt nicht allein von dem in der Zelle vorhandenen Anlagekomplex ab, sondern auch von den Beziehungen der Zellen zueinander und zu ihrer je nach dem Entwicklungsgrade sich verändernden Umgebung, von Bedingungen, „durch welche die in ihnen latenten Anlagen geweckt werden“. Sie ist kein rein evolutionistischer, sondern „ein epigenetischer Prozeß, der durch die präformierte Erbmasse, die ihm zur Grundlage dient, in seinem artgemäßen Ablauf fest bestimmt ist“ (O. HERTWIG). Die morphologische und histologische Sonderung ist „eine Funktion des Orts“ (DRIESCH). Die Zellen einer bestimmten Tier- oder Pflanzenart enthalten als „Artzellen“ lebende Substanz, das Idioplasma, in dessen innerer Organisation von Haus aus alle für die Art typischen Anlagenkomplexe gegeben sind. JOHANNSEN faßt alle Lebensäußerungen, auch die Entwicklung, als Reaktionen der durch die Geschlechtszellen ererbten inneren Konstitution auf die wechselnden Faktoren des äußeren Milieus auf. Nach O. HERTWIG ist das Idioplasma die für jede Art spezifisch reagierende Substanz, welche der Träger dieser vererbten Konstitution ist. Der vielzellige Organismus ist nichts weiter als eine potenzierte Artzelle, und als solche tritt er der Außenwelt als ein Ganzes entgegen. So unterscheiden sich die Geschlechtszellen keineswegs prinzipiell von den Körperzellen, sondern sie sind auch nichts anderes als Artzellen, nur haben sie sich auf Grund verschiedener Bedingungen in vollem Maße die Fähigkeit erhalten, den ganzen Organismus zu reproduzieren. Darauf beruht ihre Eigenschaft, den Lebensprozeß an die nächste Generation weiterzugeben.

Durch diese hier kurz zusammengefaßten Ergebnisse der neueren Forschung ist WEISMANN'S Dualismus von Soma und Keimplasma als überwunden zu erachten. Das Stadium der befruchteten Eizelle ist kein Punkt, in dem sich der Weg in das sterbliche Individuum und das unsterbliche Keimplasma gabelt, sondern das Individuum selbst ist der eigentliche Lebensträger als einheitliches Ganzes, in dem alle Teile als Glieder einer Einheit in den engsten Beziehungen zueinander stehen. Sind die Einflüsse der Außenwelt solcher Art, daß sie den Träger der vererbten Konstitution, das Idioplasma, verändern, so werden die dadurch veränderten Anlagen auf die nächste Generation weitervererbt.

Die zweite Grundlage, auf die sich WEISMANN'S Theorie von der Entstehung des natürlichen Todes stützt, ist seine Erklärung des Todes als zweckmäßige Anpassung auf Grund der Naturzüchtung. Auf die vielen Einwände, welche die moderne Forschung gegen die Lehre von der Alleinherrschaft des Selektionsprinzips vorbringt, kann hier ebenfalls nicht näher eingegangen werden. Jedenfalls steht fest, daß sie sich mit den Ergebnissen der neueren Vererbungs-forschung nicht vereinen läßt. Ich verweise hierzu auf O. HERTWIG'S Buch und auf JOHANNSEN'S grundlegendes Werk. Auch den Zweckbegriff lassen wir besser aus dem Spiele, wenn es sich um Beziehungen des Organismus zur Außenwelt handelt. Er entsteht aus teleologischer Betrachtungsweise, während uns in der Biologie das Bestreben leiten muß, kausal zu denken.

8. Tod und Entwicklung.

Wie läßt sich nun auf dieser neuen Grundlage die Entstehung des natürlichen Todes erklären?

Wir haben gesehen, daß man in der Geschichte der Organismenwelt erst von einer Einteilung des Organismus in einen sterblichen Teil, die Somazellen, und einen unsterblichen Teil, die Keimzellen, reden kann, nachdem es nach Zusammenschluß einer Mehrheit von Zellen zu einer übergeordneten Individualität zu einer Arbeitsteilung gekommen ist zwischen den Zellen, welchen die Erhaltung des Individuums, und denjenigen, welchen die Erhaltung der Art obliegt. Erstere sind sterblich, letztere nicht. Aus der Tatsache der potentiellen Unsterblichkeit der Protisten und der Keimzellen der Metazoen

und Metaphyten können wir den Schluß ziehen, daß es nicht die Lebensvorgänge an und für sich sind, welche den Zellkörper mit der Zeit abnutzen und somit, etwa wie die Leistungen einer Maschine, die durch ihre eigene Tätigkeit allmählich schadhafte wird, mit der Zeit den Tod zur Folge haben.

Vielfach begegnen wir auch der Ansicht, daß jeder Organismus durch sich stets wiederholende schädigende Einflüsse geringerer Natur von seiten der Außenwelt allmählich abgenutzt wird bis seine Lebensfunktionen versagen. Das ist gewiß vielfach der Fall, den daraus entstehenden Tod können wir aber nicht als physiologisch bezeichnen. Denn der Zellorganismus besitzt an und für sich die Grundeigenschaft, mit seinen Funktionen auf die Bedingungen desjenigen Milieus eingestellt zu sein, an das er angepaßt ist. Erst wenn diese Bedingungen sich in derartiger Weise verändern, daß die Anpassungsfähigkeit der Zelle nicht mit ihnen Schritt halten kann, wird diese so geschädigt, daß sie abstirbt. Diese Todesart ist aber nicht in ihrer von Haus aus vorhandenen Organisation begründet, sie berührt also nicht die Frage des physiologischen Todes, von der hier die Rede ist. Daß eine Zelle, vorausgesetzt daß sie ihre ursprünglichen Eigenschaften besitzt, in einem für ihre Organisation normalen Milieu durch Abnutzung nicht dem Tode verfällt, lehren uns die durch viele Jahre hindurch fortgesetzten Züchtungen von Infusorkulturen, wie sie Woodruff angestellt hat. Gewiß sind Erscheinungen, die auf ein Sinken der Lebenstätigkeit hindeuten, dabei beobachtet worden, die Infusorien haben sie aber mit Hilfe der Konjugation oder was für uns hier noch wichtiger ist durch Verjüngungsprozesse aus sich selber heraus überwunden. Da man annehmen muß, daß auch in diesen Kulturen die äußeren Verhältnisse nicht immer ganz die gleichen geblieben sind, ergibt sich daraus der Schluß, daß selbständige Zellen sich an Veränderungen der Umwelt dauernd anzupassen vermögen, solange diese sich in normalen Grenzen bewegen.

Hier haben wir aber den springenden Punkt, daß es sich um selbständige Zellen handelt, welche nur für sich selber zu sorgen haben. Wenn eine Zelle nicht allein für sich, sondern auch für andere arbeitet, wie das im Körper der vielzelligen Tiere und Pflanzen, der einen auf Arbeitsteilung beruhenden Zellenstaat darstellt, der Fall ist, so verliert sie die Fähigkeit, ihren Stoffwechsel in derartiger Weise im Gleichgewicht zu erhalten. Diese wird noch weiter vermindert,

wenn sie Plasmaproducte zu bilden hat, welche nicht ihr allein, sondern dem Ganzen dienen. Wir müssen bei differenzierten Körperzellen eine gewisse Einseitigkeit des Stoffwechsels annehmen, welche mit der Zeit den Verlust der Vermehrungsfähigkeit und damit den Tod der Zelle zur Folge hat. Denn ein ewiges Leben einer Zelle ohne Fortpflanzung ist unmöglich, das liegt ja auch im Begriff der potentiellen Unsterblichkeit. Je länger diese Einseitigkeit andauert, desto mehr wird die Fortpflanzungsfähigkeit sinken. Daraus erklärt sich das bekannte Erlahmen des Regenerationsvermögens mit zunehmendem Alter.

Solange der einseitige Ablauf des Stoffwechsels noch nicht zu weit gediehen ist, kann die Zelle ihre alten Eigenschaften zurückgewinnen durch eine Art von Verjüngungsprozeß. Voraussetzung für diesen scheint eine Emanzipation innerhalb des Zellverbandes zu sein. Vorgänge solcher Art müssen wir bei der Regeneration annehmen, wenn Gewebszellen sich „entdifferenzieren“ und dadurch die Fähigkeit zurückerlangen, Gewebe verschiedenster Art aus sich hervorgehen zu lassen.

Wir haben vorher bereits die Tatsache hervorgehoben, daß für die Geschlechtszellen von dem Moment an, wo sie uns als „Urgeschlechtszellen“ vor Augen treten, ihre Selbständigkeit gegenüber den anderen Zellen charakteristisch ist. Der Zeitpunkt ihrer Erkennbarkeit ist bei den verschiedenen Klassen und Ordnungen verschieden. Bei den Spulwürmern und gewissen Arthropoden lassen sie sich vom Furchungsstadium ab von den anderen Zellen unterscheiden. Gerade diese Tatsache hat man zugunsten der Keimplasmatheorie WEISMANNS herangezogen. In der morphologischen Abgrenzung einer Keimbahn bei *Ascaris* glaubte man eine Stütze für die Lehre finden zu können, daß Soma und Keimplasma auch prinzipiell sich voneinander unterscheiden. Andere Tierklassen und vor allen Dingen die Pflanzen zeigen aber keine morphologische Keimbahn. Bei ihnen grenzen sich die Geschlechtszellen erst in einer ziemlich späten Zeit deutlich von den anderen Zellen ab. Von da ab bemerkt man bei ihnen aber alle Anzeichen einer verhältnismäßigen Selbständigkeit innerhalb der Gewebe des mütterlichen resp. väterlichen Körpers. Man könnte ihr auffallendes Aussehen wohl geradezu als den morphologischen Ausdruck dafür ansehen, daß sie nicht mehr im Dienste des Gesamtorganismus tätig sind.

Die Wiederherstellung ihrer potentiellen Unsterblichkeit läßt

sich mit Hilfe der Theorie der Artzelle erklären: dadurch, daß Zellen sich funktionell innerhalb der Gewebe selbständig machen und aufhören, in mehr oder weniger einseitiger Weise mit ihrem Stoffwechsel für andere Zellen zu arbeiten, erlangen sie die Fähigkeit, sich aus sich selber heraus zu „verjüngen“, d. h. das innere Gleichgewicht ihres Stoffwechsels in der Weise wiederherzustellen, daß sie die ursprüngliche Grundeigenschaft aller Zellen, die unbeschränkte Vermehrungsfähigkeit und damit die potentielle Unsterblichkeit zurückgewinnen. Damit erlangen sie auch die Eigenschaft zurück, den ganzen Organismus zu reproduzieren, welche ihnen als Artzellen von Hause aus zukommt. Diese gelangt zur Entfaltung, sobald die dazu notwendigen Bedingungen gegeben sind, wie sie bei geschlechtlicher und bei parthenogenetischer Zeugung auftreten.

So ist der physiologische Tod der Körperzellen die Folge der Beschränkung ihrer Vermehrungsfähigkeit. Diese ist ihnen aber nicht etwa vom Keime aus mitgegeben, so daß ihr Leben in einer von vornherein bestimmten Anzahl von Zellgenerationen abliefe, sondern die in der Arbeitsteilung im Zellenstaate begründete, einseitige Richtung des Stoffwechsels dürfte die Ursache sein, daß die von Haus aus in den Zellen liegende unbegrenzte Vermehrungsfähigkeit mit fortschreitendem Alter immer mehr nachläßt.

Daß Zellen dem Tode verfallen, wenn sie sich nicht vermehren, muß wohl im Wesen der lebenden Substanz liegen, denn diese Regel wird nie durchbrochen. Es wurde vorher bereits erwähnt, daß die Nervenzellen in dieser Hinsicht interessant sind, weil sie verhältnismäßig lange Zeit weiterleben können, nachdem sie ihre Fortpflanzungsfähigkeit verloren haben. Schließlich gehen aber auch sie unter Erscheinungen zugrunde, welche als Ausdruck einer Insuffizienz des Stoffwechsels aufgefaßt werden.

Gewiß spielt auch die Abnutzung von außen her beim Tode der Körperzellen eine Rolle, diese ist aber sekundärer Natur, denn solange durch schädigende Einflüsse von seiten der Außenwelt zugrunde gegangene Zellen auf Grund der Vermehrungsfähigkeit anderer Zellen ersetzt werden können, werden diese Schädigungen paralytisch. Erst wenn dieser Ersatz versagt, treten Ausfälle ein, welche für den Gesamtorganismus verhängnisvoll werden.

Die letzte Ursache des natürlichen Todes müssen wir also in dem Zusammenschlusse einer Mehrheit von Zellen zu einer übergeordneten

Individualität sehen, weil mit ihm die Arbeitsteilung der Zellen untereinander einhergegangen ist und durch diese die ursprünglich jeder Zelle als elementarem Lebensträger zukommende potentielle Unsterblichkeit aufgehoben wurde.

Wie WEISMANN bereits hervorgehoben hat, muß die erste Arbeitsteilung im primitiven mehrzelligen Organismus diejenige zwischen Körperzellen und Geschlechtszellen gewesen sein. Wir müssen uns diesen Vorgang so vorstellen, daß im Inneren der Kolonie liegende Zellen durch ihre Lage von den auf die Außenwelt bezüglichen Funktionen der Ernährung, Reizaufnahme und Bewegung ausgeschlossen waren und dadurch den großen Vorteil errangen, die Leistungen der peripher liegenden Zellen für sich auszunutzen, ohne ihrerseits in die Lage zu kommen, Gegenleistungen auszuüben. So blieb ihnen eine der Grundeigenschaften der Zelle, die potentielle Unsterblichkeit, die sich in unbeschränkter Vermehrungsfähigkeit äußert, erhalten, während die anderen Zellen infolge von Überlastung an funktionellen Leistungen, durch welche sie das Ganze mit zu versorgen hatten, dem Tode verfielen.

Diese Arbeitsteilung ist durch die ganze Phylogenese hindurch beibehalten worden. Bei den Tieren und Pflanzen, bei denen sich die Keimzellen erst von den anderen Zellen sondern, nachdem bereits andere Differenzierungen aufgetreten sind, haben wir es wohl mit einer Heterochronie zu tun, d. h. mit einer zeitlichen Reihenfolge von ontogenetischen Prozessen, welche derjenigen der phylogenetischen nicht entspricht. Eine derartige Erscheinung finden wir vielfach bei Geweben und Organen, die sich in relativer Unabhängigkeit voneinander entwickeln. Von prinzipieller Bedeutung ist der Zeitpunkt der Sonderung der potentiell unsterblichen Geschlechtszellen von den sterblichen Somazellen in der Ontogenese also nicht.

Außerordentlich wechselnd ist bei den Tieren und Pflanzen das zeitliche Verhältnis zwischen der Abgabe der Keimzellen, also der Fortpflanzung, und dem Eintritt des natürlichen Todes. Darüber, daß diese beiden Prozesse zusammenhängen, besteht kein Zweifel, denn, wie wir gesehen haben, bedingen natürlicher Tod und Fortpflanzung durch Keimzellen einander. Aber ihr zeitlicher Zusammenhang ist meistens nicht fest zu bestimmen.

Besonders springt der Zusammenhang zwischen Tod und Fortpflanzung in die Augen bei denjenigen Tieren und Pflanzen, welche

nach einmaliger Erzeugung zahlreicher Nachkommenschaft nach ganz kurzer Frist zugrunde gehen. Ich erinnere hier nur an die Eintagsfliege und an die Talipotpalme. Aber auch bei denjenigen Geschöpfen, denen nach Aufhören der Fortpflanzungsfähigkeit noch eine längere Lebenszeit beschieden ist, tritt dann sehr bald als Vorbote des natürlichen Todes das Greisenalter ein.

Im allgemeinen pflanzen sich die Organismen fort, wenn sie auf dem Höhepunkt des Lebens stehen, wenn also, wenigstens bei den Tieren, alle Vorbedingungen dafür gegeben sind, daß die Geschlechter sich finden, und daß die Brut event. aufgezogen und verteidigt werden kann. Nachdem sie das Leben in erhöhter Potenz weitergeleitet haben, machen sich alsbald die Folgen der Differenzierung ihrer Zellen geltend. Der Ersatz verbrauchter Zellen wird ungenügend, auch diejenigen Zellen, welche bereits seit längerer Zeit ihre Teilungsfähigkeit verloren haben, erlahmen in ihrer Funktion. Der Organismus wird unter zunehmenden Alterserscheinungen immer widerstandsunfähiger, bis er schließlich abstirbt.

(Eingegangen am 18. September 1918.)

Nachdruck verboten.

Sind die Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Haut bei *Rana* ektodermalen Ursprungs?

Von Prof. W. J. SCHMIDT, Privatdozent für Zoologie in Bonn.

Mit 8 Abbildungen.

Aus dem Laboratorium der Universitätsklinik für Hautkrankheiten in Bonn.

Vor einiger Zeit habe ich nachgewiesen, daß die Muskelchen in den perforierenden Bündeln der Haut bei *Hyla* (Laubfrosch) mit ihrem oberen Ende an eine basale Epithelzelle (oder mehrere beieinander gelegene) ansetzen und in dieser die Ausbildung eines Stranges von Tonofibrillen hervorrufen, den ich als Zellsehne bezeichnet habe (W. J. SCHMIDT, 1918). Die glatten Muskelzellen dringen also nicht in die Epidermis ein, und ebensowenig bestehen Übergangsformen zwischen Epithel- und Muskelzellen. Diese Tatsachen konnte ich bei inzwischen fortgesetzten Untersuchungen an der Haut jüngerer Laubfrösche (Länge 2 cm) erneut bestätigen. Die Bilder sind wohl

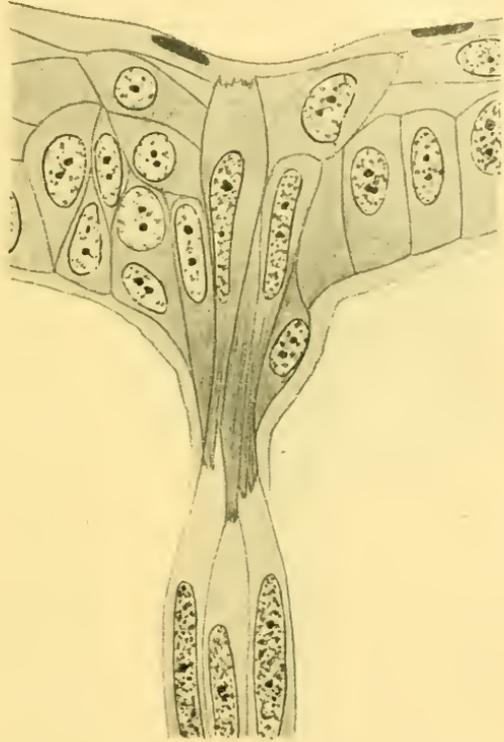
noch überzeugender wie die dem genannten Aufsatz beigefügten, indem die Grenze von Muskelchen und Zellsehne aufs deutlichste markiert ist und beiderlei Bildungen sich auch färberisch mehr unterscheiden als in den früher benutzten Präparaten älterer Tiere. Die von mir geschilderten Beziehungen zwischen Muskel- und Epithelzellen bilden sich also keineswegs erst beim älteren Tier (4 cm Länge) heraus, sondern kommen in der gleichen Art jungen Laubfröschen zu.

Mit diesen Feststellungen wird aber der Annahme von MAURER (1894, 1895), diese Muskelzellen seien ektodermalen Ursprungs, der Boden entzogen, wenigstens soweit sie sich auf das Verhalten des fertigen Zustandes stützt — und falls es zulässig ist, von *Hyla* auf *Rana* zu schließen. Denn die Darstellung MAURERS fußt auf Beobachtungen bei *Rana*; und auch WEISS (1916), der sich in der Deutung MAURER anschließt, hat nicht *Hyla*, sondern (neben *Bufo*, *Bombinator* und *Pelobates*) *Rana esculenta* und *agilis* in den Bereich seiner Betrachtungen hineingezogen. Nur FICALBI (1896), dessen Arbeit mir inzwischen zugänglich geworden ist, hat sich genauer mit den Muskelzellen in den perforierenden Bündeln bei *Hyla* beschäftigt. Seine Zeichnungen lassen erkennen, daß er den richtigen Sachverhalt nicht durchschaut hat, und so stimmt auch er denn MAURER zu, allerdings, wie wir später sehen werden, mit einem gewissen Vorbehalt. Obwohl mir nun eine Verallgemeinerung meiner Befunde bei *Hyla* für die Gesamtheit der Frösche nicht bedenklich schien, habe ich gelegentlich meiner ersten Mitteilung schon einige Präparate von *Rana fusca* und *R. esculenta* daraufhin geprüft mit dem schon damals kurz erwähnten Ergebnis, daß auch hier die Muskelchen nicht ins Epithel eindringen.

Hier möchte ich nun auf Grund einer genaueren Untersuchung von Schnitten der Rückenhaut des Gras- und des Wasserfrosches darlegen, wie sich der Muskelansatz ans Epithel bei den genannten Froscharten im einzelnen verhält. Es wird sich dabei nicht nur darum handeln, darzutun, warum Bilder, wie MAURER und WEISS sie geben, anders zu deuten sind, sondern wir werden auch eine Bestätigung der älteren Angaben von EBERTH (1869) finden, die, noch jüngst von WEISS bestritten, doch zu Recht bestehen und im Verein mit den übrigen Befunden eine neue, und wie mir scheint, unüberwindliche Schwierigkeit für die Theorie der ektodermalen Herkunft der Muskelzellen in den perforierenden Bündeln bilden.

Beginnen wir mit *Rana temporaria* (Abb. 1—3). Gern gestehe ich, daß auch ich wohl der Deutung von MAURER zugestimmt hätte, wenn Blick und Urteil nicht durch die Kenntnis der Tatsachen bei *Hyla* geschärft gewesen wären; denn die Bilder von *Rana temporaria* können sich an Übersichtlichkeit nicht mit denen von *Hyla* messen. Man muß schon eine größere Anzahl von Muskelansätzen durchsehen, um zur festen Überzeugung zu gelangen, daß das Verhalten mit dem bei *Hyla* wesentlich übereinstimmt und nur in untergeordneten Punkten Abweichungen bestehen.

Im allgemeinen (Abb. 1 u. 2) ist die Epidermis dort, wo ein Muskelchen ansetzt, am Oberrand wenig und flach eingesenkt, am Unterrand dagegen in viel auffälligerer Weise in einen spitzen Kegel ausgezogen, an dem das Muskelchen ansetzt. Dieser Kegel wird von einer Anzahl schlanker Zellen gebildet, welche die basalen Epidermiszellen an Länge bedeutend über-



treffen, und deren oberes dickeres Ende, quer abgestutzt, mehr oder minder nahe an die Hornschicht heranreicht, während das untere sich verschmälert und oft sägeförmig abgeschnitten abschließt. Die einzelnen Zellen des Kegels reichen etwas verschieden weit nach unten, so daß der Kegel in seiner Gesamtheit in einer ziemlich unregelmäßigen zickzackförmigen Linie aufhört. Die Kerne

Abb. 1—3. Ansatz der glatten Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Rückenhaut bei *Rana temporaria* an die Epidermis. Fixierung FLEMMING'S Gemisch. Färbung Eisenhämatoxylin. Vergr. 1000 : 1. In Abb. 1 ist die kollagene Grenzlamelle am Unterrand des Epithels mit wiedergegeben; die Zelle mit kugelige Pigmentanhäufung in Abb. 2 ist eine intraepidermale Melanophore; die flaschenförmige Zelle im Epithel in Abb. 3 eine RUDNEFF'Sche Zelle.

dieser Zellen sind entsprechend schlank geformt und halten sich etwas mehr in ihrer oberen Hälfte, liegen ungefähr in gleicher Höhe mit denen der basalen Epidermiszellen. An die mittleren schlanken Zellen des Kegels schließen sich seitlich solche an, die allmählich zur Form der normalen basalen Zylinderzellen überleiten (Abb. 2). Die Zellen des Kegels zeichnen sich (vornehmlich in ihrem unteren Teil) durch dunklere Färbung (mit Eisenhämatoxylin) gegenüber ihrer Umgebung aus: auch weist ihr Plasma öfter eine allerdings nicht sehr deutliche Längsstreifung auf.

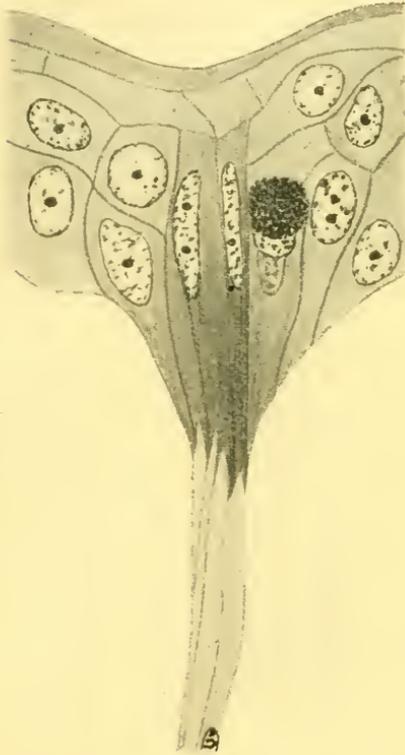


Abb. 2.

Mit der Spitze des Zellkegels, die in unregelmäßigem Zickzack in das Korium vorspringt, verzahnen sich faserförmige Zellen, die sich schon durch die Stäbchenform ihrer Kerne als glatte Muskelzellen zu erkennen geben. Je nach dem Kontraktionszustand sind sie bald kürzer und dicker (Abb. 1 u. 3), bald länger und schlanker (Abb. 2): im ersten Falle liegen ihre Kerne ziemlich nahe dem Kegelde, im zweiten dagegen erscheinen sie erst in beträchtlichem Abstand von jenem. Häufig befinden sich nun die Kerne sämtlicher Zellen eines Muskelchens annähernd in gleicher Höhe — ein Verhalten, das auch EBERTHS (1869) Abb. 1 Taf. I ganz ausgesprochen darbietet (vgl. auch unsere Abb. 1). Ist im letzten Falle noch das Muskelchen erschlafft, dann

befindet sich zwischen den Kernen des besprochenen Epidermiskegels und jenen der Muskelzellen eine weite kernlose Strecke, und gerade solche Zustände (Abb. 2) halten den Beschauer davon ab, die schlanken Zellen in der Epidermis mit den Muskelzellen zusammenzuwerfen oder wenigstens Übergänge zwischen ihnen zu vermuten. Wenn dagegen die einzelnen Zellen der kegelförmig ausgezogenen Epidermispartie sehr verschieden weit in das Korium hineinragen und somit

auch die Muskelzellen sich tief einkleidend zwischen jene epidermalen Elemente einschieben, dann kommen Bilder zustande, wie sie MAURER (z. B. 1915, S. 240) wiedergegeben hat: die Kerne der Muskelzellen liegen in sehr verschiedener Höhe, ähnlich verhalten sich die der epidermalen Kegelzellen, und damit kann es schwer, ja unmöglich werden, diese beiderlei Elemente auseinander zu halten, d. h. den Verlauf ihrer zickzackförmigen Grenze festzustellen. Daß MAURER gerade solche Zustände abgebildet hat, ist nicht zu verwundern: denn sie scheinen seine Auffassung zu beweisen.

Wenn es nun Fälle gibt wie die letztgenannten, in denen eine Unterscheidung der ausgezogenen basalen Epithelzellen — denn nichts anderes sind die schlanken Zellen der kegelförmigen Epidermispartie — von den Muskelzellen sehr schwierig bleibt, so liegen auch andere, gegenteilige vor, in denen keinerlei scheinbare Übergangsformen zwischen epithelialen und muskulären Elementen aufzufinden sind und das ganze Bild derartig ist, daß wohl jeder Beschauer hier einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden verneint (Abb. 3). Der Zellkegel ist sehr schwach ausgebildet. Die an seinem Aufbau beteiligten Einheiten weichen in ihrer Gestalt viel weniger als sonst, in der Größe nur unbedeutend und in der Färbung gar nicht von ihrer Umgebung ab.

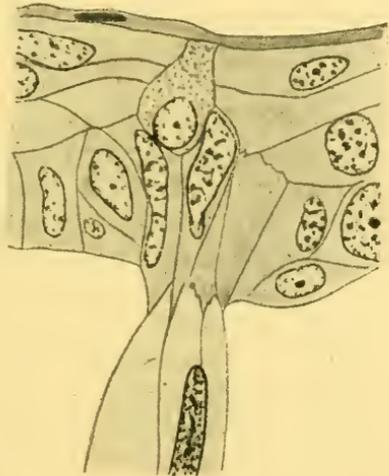


Abb. 3.

Sie ragen mit ihren unteren zugespitzten Enden nur ganz wenig über den basalen Epidermisrand vor, und ganz unvermittelt schließen an sie typische Muskelzellen an.

Wenn ich auch den Leser vielleicht schon durch die bisher mitgeteilten Angaben davon überzeugt habe, daß die Muskelzellen und die schlanken Elemente des Zellkegels zweierlei Gebilde sind, so möchte ich doch noch folgende Unterschiede hervorheben. Es bestehen, allerdings geringe, färberische Differenzen zwischen beiden; in den Abbildungen 1—3 habe ich sie im Interesse der größeren Übersichtlichkeit verstärkt wiedergegeben. Während die Kerne der Muskelzellen drehrunde Stäbchen sind und den mittleren Teil des Zellquerschnittes ein-

nehmen, erweisen sich die der schlanken basalen Epidermiszellen bei genauer Betrachtung als einseitig zusammengedrückt, nicht in der Mitte des Zellquerschnittes gelegen, sondern seitlich verlagert (Abb. 2). Damit sind auch Verschiedenheiten in Bezug auf die gegenseitige Lage von Kern und fibrillär differenziertem Plasma gegeben: die Myofibrillen umgeben bekanntlich allseits gleichmäßig den Kern: die fibrillären Differenzierungen in den Epithelzellen dagegen verlaufen in ihrer Hauptmasse einseitig den Kern entlang. Nach den Abbildungen von WEISS (1916) zu urteilen, kann übrigens die Ausbildung der Fibrillen in den epithelialen Elementen viel deutlicher sein, als ich in meinen Präparaten feststellen konnte.

MAURER (1894, 1895) hat angegeben, daß an der Anheftungsstelle des Muskelchens die „Basalmembran“ durchbrochen ist. Das läßt sich in der Tat bei *Rana* mit größter Deutlichkeit verfolgen (Abb. 1). Die kollagene Grenzlamelle ist hier erheblich dicker als bei *Hyla*, begleitet den kegelförmigen Teil des Epidermiszapfens etwa bis zur Höhe der zickzackförmigen Grenze und verliert sich hier in dem umgebenden Bindegewebe. Sie dringt nicht in das Grenzgebiet zwischen faserförmigen Epithel- und Muskelzellen ein; vielmehr fügen sich in dieser Grenze Epithel- und Muskelzellen unmittelbar (oder vielleicht richtiger mit einer minimal dünnen Schicht einer Kittmasse) aneinander. Diese Verhältnisse lassen sich leicht und sicher an Präparaten feststellen, die mit Pikrinsäure-Säurefuchsin nach VAN GIESON gefärbt sind. Ein gleiches Verhalten — in meiner eingangs genannten Mitteilung hatte ich noch gewisse Zweifel übrig gelassen — muß ich nach der Untersuchung der jüngeren Tiere nunmehr auch *Hyla* zusprechen.

Vergleichen wir unsere Feststellungen bei *Rana temporaria* mit dem früheren Ergebnis bei *Hyla* (Abb. 1—5, W. J. SCHMIDT 1918), so ergeben sich Übereinstimmungen darin, daß in beiden Fällen die Muskelzellen nicht ins Epithel eindringen, vielmehr mit besonders differenzierten, langgestreckten basalen Epithelzellen durch Verzahnung in Verbindung treten. Unterschiede bestehen dagegen zwischen beiden Formen im Verhalten der epithelialen Muskelansatzzellen. Bei *Hyla* sind die Muskelchen meist schwächtiger, zellenärmer und greifen daher gewöhnlich nur an einer, selten mehreren basalen Epithelzellen an. Daher kommt es in der Regel nicht zur Ausbildung eines Ansatzkegels, sondern die Differenzierung im Epithel bleibt auf diese wenigen Zellen beschränkt. Dabei ist es auch nicht unwesentlich, daß das Epithel von *Hyla* offenbar weicher und leichter deformierbar ist als jenes von

Rana : deshalb bleibt bei jener die Wirkung des Zuges des ansetzenden Muskelchens lokalisiert, während bei dem festeren Gefüge der Epidermis von Rana die ganze Nachbarschaft in Mitleidenschaft gezogen und damit ein allmählicher Übergang der faserförmigen zu den gewöhnlichen basalen Epithelzellen geschaffen wird; bei Hyla dagegen schließen unmittelbar an die Muskelansatzzelle völlig normale Epithelzellen an. Sowohl bei Hyla wie bei Rana treten unter der Einwirkung des Muskelzuges fibrilläre Differenzierungen (Tonofibrillen, Plasmafäsern) in den Ansatzzellen auf; sie sind beim Laubfrosch viel deutlicher ausgebildet als beim Grasfrosch. Insbesondere ergibt sich die Lage der Zellsehne zum Kern bei Hyla ganz einwandfrei; bei Rana temporaria dagegen bedarf es eines sehr genauen Studiums der Verhältnisse, um sicher zu sein, daß auch hier analoge Zustände, nur weniger ausgeprägt, vorliegen. Wie man sieht, sind die Unterschiede im Muskelansatz bei Rana und bei Hyla untergeordneter Art; in den wesentlichen Punkten besteht Übereinstimmung: kein Eindringen der Muskelzellen in die Epidermis, kein Übergang zwischen muskulären und epithelialen Elementen!

Wenn somit meine Befunde an Rana temporaria sich in manchen Punkten mit MAURERS Darstellung berühren — in Einzelheiten und grundsätzlich in der Deutung weichen sie voneinander ab — so haben mir dagegen die Untersuchungen an Rana esculenta gezeigt, daß auch EBERTHS (1869) Schilderung vollkommen zu Recht besteht. Dieser Autor gibt nämlich an, daß die Muskelchen in kleinen, pilzförmigen Papillen der Kutis, die gegen die Epidermis vorspringen — also unter der Epidermis — endigen, indem die einzelnen Zellen fadenförmig auslaufen. Diese Angaben stehen natürlich in schroffem Gegensatz zu denen von MAURER, da sie keinerlei innige Beziehung der Muskelchen zum Epithel erkennen lassen und damit von vornherein allen Mutmaßungen betreffend Übergänge von Epithel- und Muskelzellen und ektodermalen Ursprung der Muskelchen die Grundlagen fehlen. EBERTHS Darstellung wurde von GAUPP (1904) bestätigt, der allerdings auch das Vorkommen der MAURER'schen Bilder anerkennt. Ferner hat FICALBI (1896. S. 31) beim Laubfrosch gesehen, daß nicht alle Muskelchen mit ihrem oberen Ende an die Epidermis ansetzen, und dieser Umstand hat ihn zu der vorsichtigen Äußerung veranlaßt, daß wenigstens der größere Teil — also nicht alle — Muskelzellen der Haut ektodermaler Herkunft seien. WEISS (1916, S. 267) dagegen lehnt die EBERTH'sche Darstellung ab: „Ein Enden von Muskelzellen

in Papillen des Koriums konnte ich niemals konstatieren. Wenn es auf manchen Schnitten den Anschein hatte, daß Muskelzellen unterhalb der Epidermis endigen, so handelte es sich in diesen Fällen nur um flächenhaft angeschnittene Zellen. Bei Verfolgung der ganzen Schnittserie konnte man stets den Zusammenhang mit dem Epithel nachweisen.“ Daß eine derartige Auslegung der betreffenden Beobachtungen von EBERTH, GAUPP und FICALBI nicht zulässig ist, wird im folgenden gezeigt.

In Abb. 4 ist ein Schnitt durch die Rückenhaut von *Rana esculenta* wiedergegeben, in dem an zwei Stellen die fadenförmig aus-

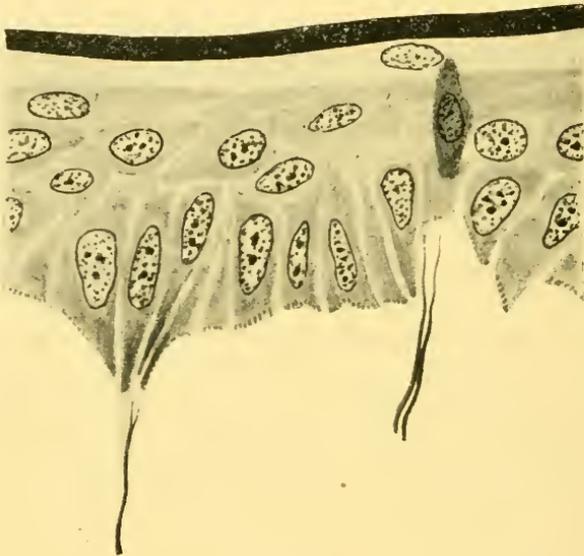


Abb. 4.

Abb. 4—6. Ansatz der glatten Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Rückenhaut bei *Rana esculenta* an die Epidermis. Fixierung FLEMMINGS Gemisch; Färbung Eisenhämatoxylin. Präparat zu Abb. 5 Vorbehandlung mit Chlor, zu Abb. 6 Nachfärbung mit Eosin. Vergr. 1000 : 1.

gezogenen Enden glatter Muskelzellen ans Epithel herantreten. In dem einen Falle endigen sie in einer kleinen Kutispapille, die in die Epidermis einspringt, im anderen Falle dagegen sendet eine Gruppe verlängerter basaler Epithelzellen ihre verjüngten, kegelförmig zusammenneigenden unteren Enden der Muskelzelle entgegen. In beiden Fällen findet keine unmittelbare Berührung von Muskel- und Epithelzellen statt. So deutlich ausgesprochenen Papillen wie in Abb. 4

rechts bin ich nur selten begegnet: Andeutungen von solchen sah ich öfter, wie z. B. in Abb. 6. Diese Unterschiede hinsichtlich der Ausbildung der Papillen sind für die uns interessierende Frage nebensächlich und wechseln vielleicht auch etwas je nach dem Kontraktionszustand der Muskeln. Bedeutungsvoll dagegen ist die Tatsache, daß Muskel- und Epithelzellen nicht direkt, sondern durch Vermittlung von Bindegewebe in Zusammenhang stehen.



Abb. 5.



Abb. 6.

Wie diese Verbindung im einzelnen hergestellt wird, zeigt Abb. 5. Die im Vergleich zu *Rana temporaria* auffallend schlanken und locker gelagerten Muskelzellen ziehen leicht geschlängelt gegen die Epidermis. In einiger Entfernung von ihr gabeln sie sich in zwei oder drei, gelegentlich auch wohl mehr feine Ästchen, die, bisweilen lockig gewellt, leicht auseinander weichen und gegen die basalen Epidermiszellen ausstrahlen, ohne sie aber zu erreichen. Die Gabelästchen umfassen eine strangartige Bindegewebsmasse, welche die Verknüpfung von Muskel- und basalen Epidermiszellen bewerkstelligt. Es kann eine Muskelzelle

nur mit einer (Abb. 5 rechts) oder auch mit mehreren (Abb. 4 links u. 5 links) Epithelzellen in Zusammenhang treten. Die basalen Zylinderzellen des Epithels sind durchweg an ihrer Unterseite gezähnt (Abb. 4) und auf diese Weise fest mit der Kutis verankert. Gewöhnlich treten nun die Zähne an solchen Zylinderzellen, die Muskelfasern zum Ansatz dienen, als auffallend lange Fortsätze hervor. Zwischen ihnen befestigt sich die Bindegewebsmasse, welche den Zusammenhang der Ansatzzellen mit den Muskelfasern herstellt. In anderen Fällen (Abb. 4 links) aber, in denen eine Muskelzelle mit mehreren Epithelzellen verbunden ist, werden die Zähne durch die spitz ausgezogenen Enden der kegelförmig zusammenneigenden Zellen vertreten.

Daß die beschriebene Gabelung der Enden der Muskelzellen stets eintritt, will ich nicht behaupten: manchmal (Abb. 4 rechts) scheint sie zu fehlen. Das Aussehen der gegabelten Muskelzellen ist recht verschieden, je nach ihrem Kontraktionszustand: man vergleiche die erschlafften Fasern in Abb. 5 mit den verkürzten (vor allem der linken) in Abb. 6. Offenbar verkürzen sich auch die Gabeläste: sie sind nicht etwa funktionell einzig Sehnen zu vergleichen. Gegen eine solche Auffassung spricht auch, daß man gelegentlich Zellen begegnet, bei denen die Gabelung bis dicht an den Kern heranreicht (Abb. 7). Im übrigen sind Gabelungen glatter Muskelzellen bei Amphibien nicht selten, kommen z. B. in der Harnblase des Salamanders vor.

Die bisherigen Ergebnisse über den Muskelansatz bei *Rana esculenta* können wir etwa folgendermaßen zusammen-



Abb. 7. Tief gegabelte Muskelzelle aus einem perforierenden Bündel der Rückenhaut von *Rana esculenta*. Fortsätze des Zelleibes nur zum Teil im Schnitt gelegen. Fixierung FLEMMINGS Gemisch, Färbung Eisenhämatoxylin (nach Vorbehandlung mit Chlor). Vergr. 1000:1.

fassen: die gegabelten Enden der Muskelzellen werden durch Bindegewebe mit den zugespitzten oder sägeförmig ausgeschnittenen unteren Enden der basalen Epithelzellen verknüpft: eine unmittelbare Berührung von Muskel- und Epithelzellen findet dabei nicht statt.

Doch scheinen auch Übergänge zwischen diesem und dem zuerst (bei *Rana temporaria*) geschilderten Typus vorzukommen. Einmal sah ich nämlich bei *Rana esculenta* eine Muskelzelle unmittelbar, quer ab-

gestutzt, an das leicht ausgezogene Ende einer basalen Epidermiszelle ansetzen (Abb. 8).

Nach meinen Befunden war ich zunächst geneigt, die MAURERsche Art des Muskelansatzes als die für *Rana temporaria* charakteristische zu betrachten, die EBERTH'sche dagegen als *Rana esculenta* eigentümlich anzusehen. Diese Meinung ist aber irrig; denn einerseits bildet MAURER (1895, Taf. VI, Abb. 1 u. 2) seinen Befund sowohl von *Rana temporaria* als auch von *Rana esculenta* ab, und andererseits schildert EBERTH (1869, Taf. I, Abb. 1) den seinigen, gegenteiligen, von *Rana temporaria*. Ich aber finde den EBERTH'schen Typus bei *Rana esculenta*. Aus dieser Zusammenstellung schon ergibt sich also, daß beide Typen bei den beiden genannten Froscharten vorkommen. Mein Schnittmaterial reicht nicht aus, um zu entscheiden, ob das Vorkommen eines bestimmten Typus an eine bestimmte Körperstelle geknüpft ist, oder ob das Vorkommen der einen oder anderen Art des Muskelansatzes individueller Variation unterliegt. Das zu klären, wären Untersuchungen nötig, die sich über viele Individuen und die verschiedensten Körperstellen erstrecken.

Wie sind nun die beiden verschiedenen Arten des Muskelansatzes in Beziehung zu setzen? FICALBI (1896, S. 31) gibt der Meinung Raum, die Muskelchen, welche keinen direkten Zusammenhang ihres oberen Endes mit dem Epithel zeigten, hätten ihn ursprünglich besessen, aber



Abb. 8. Ansatz einer Muskelzelle an eine basale Epidermiszelle aus der Rückenhaut von *Rana esculenta*. Fixierung FLEMMING'S Gemisch, Färbung Eisenhämatoxylin (nach Vorbehandlung mit Chlor). Vergr. 1000:1.

verloren. Diese Auffassung ist aber logisch nur dann haltbar, wenn die innigere Beziehung zum Epithel tatsächlich auf einen genetischen Ursprung der Muskelzellen aus epidermalen Elementen zurückzuführen ist; denn sonst liegt keine Berechtigung vor, den Zustand, der die Muskeln in Kontakt mit dem Epithel zeigt, für den ursprünglichen zu halten. Nachdem aber unsere Befunde bei *Hyla* und *Rana temporaria* gezeigt haben, daß bei dem Kontakt weder die Muskelchen ins Epithel eindringen noch Übergangsformen zwischen muskulären und epidermalen Elementen vorhanden sind, fehlt jeder Grund, aus dem fertigen Zustand des Muskelansatzes auf einen ekto-

dermalen Ursprung der Muskelchen zu schließen. So liegt es denn viel näher, die Verhältnisse so zu beurteilen, daß die innigen Beziehungen der Muskelchen zum Epithel sich funktionell ausgebildet haben. Berührt das Ende der in Ausbildung begriffenen Muskelzelle mesenchymatischen Ursprungs, wie wir annehmen, zufällig unmittelbar die Epidermis, so ist jene innige Anlagerung zwischen Muskel- und Epithelzellen geschaffen, die funktionell zur Ausgestaltung der Ansatzzellen mit ihren Zellsehnen führt; liegt es aber in weiterem Abstand von der Oberhaut, so ruft die Tätigkeit der Muskelzelle eine sehnenartige Ausbildung des zwischen ihr und der Epidermis befindlichen Bindegewebes hervor, und das Epithel wird in geringerem Grade beeinflusst. Wenn wir also schon die verschiedenen Formen des Muskelansatzes in eine Reihe bringen wollen, so kann das nur eine physiologische sein, die vom funktionell einfachen zum leistungsfähigeren Typus führt; es unterliegt aber keinem Zweifel, daß die unmittelbare Verankerung des Muskelchens in der Epidermis gegenüber dem Fehlen eines derartig gut fixierten Anheftungspunktes die höhere Stufe darstellt.

Leider steht mir augenblicklich kein Material zur Verfügung, um die aus dem fertigen Zustand gewonnene Überzeugung, daß die Muskelchen in den perforierenden Bündeln bei den Fröschen nicht ektodermalen, sondern (wie in der Regel) mesodermalen Ursprungs sind, durch ontogenetische Untersuchung zu erhärten; sie allein würde absolute Gewißheit in dieser Streitfrage geben. Denn wenn man sich die Grenzen vor Augen hält, die einer Beweisführung über die Genese der Muskelchen aus dem fertigen Zustand gezogen sind, so läßt sich, streng genommen, nur behaupten, daß nach unseren Befunden der fertige Zustand keinerlei Hinweis auf eine ektodermale Herkunft der Muskelzellen enthält; damit ist ihr ektodermaler Ursprung zwar wenig wahrscheinlich geworden, aber doch nicht unbedingt ausgeschlossen. MAURER (1895) und WEISS (1916) haben in der Ontogenie der Muskelchen Stützen für ihre Anschauung zu finden geglaubt; doch ist bei ihrer Deutung zu berücksichtigen, daß sie den fertigen Zustand falsch beurteilten. Ich beabsichtige daher, eine Nachprüfung der Entwicklung der Muskelchen vorzunehmen, sobald mir geeignetes Material zugänglich wird.

WEISS (1916, S. 268) hat darauf hingewiesen, daß die Ausbildung der glatten Muskulatur nicht nur unmittelbar vor der Metamorphose erfolgt, sondern während der ganzen Lebensdauer eines Tieres (im Zusammenhang mit der fortwährenden Neubildung von Drüsen). Auch

ich konnte bei *Hyla* durch Vergleich von Schnitten der Haut junger und alter Tiere feststellen, daß bei letzteren die Muskelchen zellenreicher sind; nie aber habe ich Anzeichen davon gesehen, daß diese Vermehrung der Zellen etwa durch Nachschub epithelialer Elemente erfolgte, und ich möchte auch hier nochmals daran erinnern, daß bei jungen Laubfröschen Muskelzellen und epitheliale Ansatzzellen so scharf wie nur denkbar zu unterscheiden sind; man sollte aber doch vom Standpunkt einer ektodermalen Entstehung dieser Muskeln erwarten, daß gerade bei jüngeren Tieren die Übergangsformen zwischen Epithel- und Muskelzellen leichter zu beobachten wären.

Der Entscheid, ob die genetische Deutung für die glatten Muskelzellen der perforierenden Bündel auch auf die Muskellage der Drüsen ausgedehnt werden darf, muß ebenfalls entwicklungsgeschichtlichen Studien vorbehalten bleiben. MAURER (1895, S. 145) glaubt ihn hier in seinem Sinne erbracht zu haben. M. HEIDENHAIN (1893) hat bei Tritonen beobachtet, daß die Muskelzellen der Giftdrüsen in der Nähe des oberen Drüsenpoles durch Interzellularbrücken mit den (ektodermalen) Epithelzellen des Drüsenhalses unmittelbar verknüpft sind, und hat diesen Befund für sich allein schon als vollgiltigen Beweis für die ektodermale Herkunft dieser Muskelzellen genommen (S. 407). FICALBI (1896, Abb. 7, Taf. III) bildet auch zwischen den sezernierenden Zellen der Drüsen beim Laubfrosch und den ihnen aufliegenden Muskelzellen Interzellularbrücken ab; ich selbst habe ähnliches gesehen. Seitdem aber haben sich unsere Kenntnisse der Zellverbindungen um Fälle bereichert, in denen Zellen unzweifelhaft verschiedener Herkunft nach den Keimblättern durch Interzellularbrücken miteinander in Verbindung treten (SCHUBERG 1903). Damit ist die HEIDENHAIN'sche Beweisführung ganz erheblich erschüttert.

Für andere Autoren (LEYDIG u. v. KÖLLIKER, vgl. bei HEIDENHAIN 1893) war die Tatsache für eine ektodermale Herkunft der Muskellage der Hautdrüsen bei Amphibien maßgebend, daß die Muskulatur ohne Dazwischentreten einer Bindegewebsschicht die Epithelzellen direkt überlagert, während doch sonst überall die glatten Muskelhäute mesodermalen Ursprungs von den Epithelien durch irgendwelche Bindegewebsformationen geschieden sind. Das ist in der Tat eine in weitem Bereich gültige, aber in gewissem Sinn nicht undurchbrochene Regel. Denn, wo das Epithel unmittelbar dem Muskel zum Ansatz dienen muß, wie im Schließmuskel der Muscheln, da stellen sich auch jene engen Beziehungen zwischen Epithel und Muskulatur her, welche die Funktion erfordert:

Muskelfasern und Epithelzellen stehen in direkter Verbindung. Und wenn es erlaubt ist, auch quergestreifte Muskeln zum Vergleich heranzuziehen — auch die Muskelfasern der Arthropoden greifen unmittelbar ans Epithel an; hier würde sich natürlich niemand dadurch verleiten lassen, an einen ektodermalen Ursprung der quergestreiften Muskelfasern zu denken. Schließlich möchte ich darauf⁴ hinweisen, daß unsere Befunde bei *Hyla* und den *Rana*-arten uns Formen von Muskelansätzen kennen lehrten, deren eine Epithel und Muskelzellen in unmittelbarem Zusammenhang zeigt, während bei der anderen die Verknüpfung der beiderlei Elemente durch Bindegewebe bewerkstelligt wird. Da es aber keinem Zweifel unterliegt, daß die Muskeln in beiden Fällen homolog sind, so erscheinen hier die gleichen Muskelzellen bald unmittelbar mit dem Epithel verbunden, bald durch Bindegewebe von ihm geschieden, so daß auch diese letzte Erwägung für die ektodermale Natur bestimmter Muskelzellen nicht absolut ausschlaggebend sein kann.

Ich muß gestehen, daß mir von allen Fällen einer ektodermalen Drüsenmuskulatur bei Wirbeltieren, die HEIDENHAIN (1893) aufführt — neue sind wohl inzwischen nicht dazu gekommen — nur die Herkunft der Schweißdrüsenmuskulatur vom äußeren Keimblatt durchaus gesichert erscheint: die zunächst solide epitheliale Anlage der Schweißdrüse ist, nachdem das Lumen in ihrem Inneren sich durch Aushöhlung gebildet hat, zweischichtig; die äußere Zelllage wird zur Muskel-, die innere zur Drüsenzellschicht.

Literaturverzeichnis.

- EBERTH, C. J., Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869.
- FICALBI, E., Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli anfib. Pelle degli anuri della famiglia delle Hylidae. Atti della R. Accademia Peloritana. Anno XI. 1896/97. Messina 1896. Estratto.
- GAUPP, E., A. ECKERT u. R. WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches. 3. Abt. Braunschweig 1904.
- HEIDENHAIN M., Über das Vorkommen von Intercellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen des äußeren Keimblattes und deren theoretische Bedeutung. Anat. Anz. Bd. 8, 1893, S. 404—409.
- MAURER, F., Glatte Muskelzellen in der Kutis der Anuren und ihre Beziehung zur Epidermis. Morph. Jahrb. Bd. 21, 1894, S. 152.
- MAURER, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
- MAURER, F., Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. Jena 1915.

- SCHMIDT, W. J., Über die Beziehungen der glatten Muskelzellen in der Haut vom Laubfrosch zum Epithel. Anat. Anz. Bd. 51, 1918, S. 289—302.
- SCHUBERG, A., Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74, 1903, S. 155—325, Taf. IX—XV.
- WEISS, O., Zur Histologie der Anurenhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87, 1916, I. Abt., S. 265—286, Taf. XIX.

(Eingegangen am 21. November 1918.)

Nachdruck verboten.

Über den arteriellen Zufluß des Kapillarsystems in der Nierenrinde.

Vorläufige Mitteilung.

Von cand. med. E. DEHOFF.

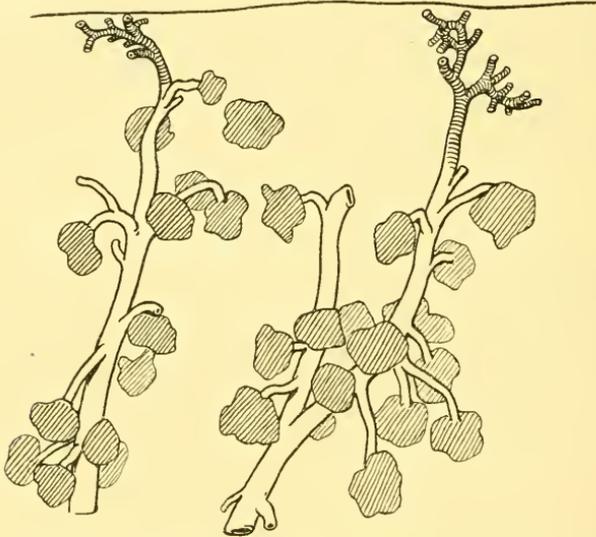
Mit einer Abbildung.

Aus dem Anatomischen Institut Heidelberg.

Bei meinen auf Veranlassung von Herrn Professor ELZE unternommenen Injektionen menschlicher Nieren mit nachfolgender Untersuchung in Serienschnitten, graphischen und einer plastischen Rekonstruktion nach dem Wachsplattenverfahren stellte sich heraus, daß die Gefäßverzweigungen in der Nierenrinde sich vielfach anders verhalten, als in den Lehr- und Handbüchern der Anatomie bisher beschrieben wurde.

I. Bei keiner meiner Untersuchungen gelang es mir jemals, weder an Serienschnitten noch an Korrosionspräparaten oder durch direktes Nachpräparieren der Gefäße unter der Stereoskoplupе, das typische, immer beschriebene rechtwinklige Abbiegen der Arteria arciformis und von dieser der Arteria interlobularis zu beobachten. Ganz selten war ein ungefähr rechtwinkliges Abbiegen an den Nierenpolen zu sehen, wo die Gefäße so wie so stärker gekrümmt verlaufen. Es zeigt sich immer wieder dasselbe übereinstimmende Bild. Die in den Columnae Bertini gerade aufsteigenden Arterien fangen, wenn sie die Grenze zwischen Mark und Rinde erreicht haben, an, sich einfach in mehrere Äste zu teilen, die sich ihrerseits wieder baumförmig nach allen Seiten des Raumes verzweigen. Die einzelnen hierbei entstehenden Ästchen bilden schließlich die Stämme der Arteriae interlobulares, die sich selbst noch mehrmals teilen, und zwar noch in der Mitte und selbst im obersten Drittel der Nierenrinde.

II. Verfolgt man nun den Stamm und die abgehenden Seitenverzweigungen der Arteria interlobularis weiter nach der Oberfläche, ohne sich um die abgehenden Vasa afferentia mit ihren Glomeruli zu kümmern, so kann man bei Nieren mit vollständig injiziertem Kapillarnetz bei genauer Rekonstruktion der Serienschnitte oder auch im einzelnen dicken Schnitt mit Hilfe des Stereomikroskops fast regelmäßig am Ende der Arteria interlobularis einen Ast nachweisen, der als direkte Fortsetzung der Arterie sich unmittelbar in die Verzweigungen des Kapillarnetzes auflöst (s. Abb.).



Graphische Rekonstruktion der Enden zweier Arteriae interlobulares. Die unmittelbar in das Kapillarnetz übergehenden Endäste schraffiert.

In den Fällen, wo es mir nicht gelang, diesen Endast nachzuweisen, lag dies meist daran, daß die Serie vorzeitig zu Ende war, so daß das letzte Ende der Arterie nicht mehr verfolgt werden konnte. Da nun die Kapillaren, wie an gut injizierten Nieren ohne weiteres festzustellen ist, im ganzen Bereich der Rindenbreite untereinander anastomosieren zu einem einheitlichen Gefäßnetz, und zwar in Maschen, die immer gerade so weit sind, daß in jeder ein Harnkanälchen stecken kann, das nun von allen Seiten von blutgefüllten Kapillaren umspinnen wird, ergeben sich für den Zufluß der Blutes zum Kapillarsystem folgende Möglichkeiten: 1. durch sämtliche Schlingen der Glomeruli, 2. durch eine Schlinge innerhalb des Glomerulus, wenn die andern

irgendwie ausgeschaltet sind. 3. Bei Ausschaltung des Glomerulus durch den von LUDWIG beschriebenen Ast, der vom Vas afferens direkt ins Kapillarnetz übergeht, und durch den Endast der Arteria interlobularis. Der Collateralkreislauf, der, wie von einigen Autoren nachgewiesen, bei der Tierniere offenbar eine Rolle spielt, ist für die normale menschliche Niere ohne wesentliche Bedeutung. Wichtig für die ganze Zirkulation in der Nierenrinde ist das Verhalten der Nierenvenen. Es münden hier die dünnen Kapillaren direkt, oder zu nur ganz dünnen Stämmchen vereint in die weiten Venenstämme ein, ein Verhalten, wie es von den intralobulären Kapillaren der Leber bekannt ist. Auf diese Weise wird, ähnlich wie bei dem Prinzip der hydraulischen Presse, infolge der fortgeleiteten ansaugenden Wirkung der Cava inferior der Blutstrom dauernd durch das reich verzweigte und einen großen Widerstand bietende Kapillarsystem hindurchgepreßt. —

Eine ausführliche Veröffentlichung, auch der Injektions- und Untersuchungsmethoden sowie Literaturangaben erscheinen in Virchows Archiv.

Nachdruck verboten.

LUDWIG STIEDA †.

Mit 1 Abbildung.

Am 19. Nov. 1918, an seinem 81. Geburtstage, starb in Gießen, wohin er sich nach dem Ausscheiden aus seiner Lehrtätigkeit zurückgezogen hatte, einer der drei ältesten deutschen Anatomen, CHRISTIAN HERMANN LUDWIG STIEDA. Damit endete ein an Arbeit und Erfolgen reiches Leben.

STIEDA entstammte einer deutschen Familie: sein Großvater war mit zwei Brüdern am Ende des 18. Jahrhunderts aus Dannheim bei Arnstadt i. Thür. nach Riga ausgewandert. STIEDA selbst wurde am 19. Nov. 1837 in Riga als Sohn des Kaufmanns CHR. STIEDA und seiner Gattin ELMIRE geb. QUERFELDT VON DER SEDECK geboren. Nach der mit Auszeichnung an dem dortigen Krongymnasium bestandenen Abgangsprüfung studierte er vom Januar 1856 ab in Dorpat Medizin. Dort lehrten damals REISSNER, BIDDER und KUPFFER die Anatomie. Der Prosektorgehilfe Dr. BERTHOLD WERNER zog STIEDA zur Unterstützung bei der Anfertigung der frischen Vorlesungspräparate heran und brachte ihn dadurch dem Fache näher. Im Dezember 1858, ein Jahr nach dem Examen philosophicum, erhielt STIEDA für eine anatomische Preisarbeit die silberne Medaille. Im Mai 1861 wurde er zum Dr. med. promoviert. Weil ihm von REISSNER eine Assistenten-

stelle am anatomischen Institut in Aussicht gestellt war, ging er zur Erweiterung seiner Kenntnisse zunächst nach Gießen zu LEUCKART, später nach Erlangen zu GERLACH und HERZ bis Ostern 1862. Da erfuhr er, daß er auf die anatomische Stelle nicht rechnen könnte, daß aber der Kliniker V. WEYRICH ihn nach entsprechender Vorbereitung als Assistenten an der medizinischen Klinik annehmen wollte. Deshalb wandte sich STIEDA nach Wien und besuchte die Vorlesungen von OPPOLZER, SKODA und HEBRA, alsdann die von HYRTL und BRÜCKE, bei dem er auch histologisch arbeitete. Im August 1862 übernahm er die klinische Assistentenstelle, habilitierte sich aber schon im No-



vember desselben Jahres für Anatomie und hielt am 22. Dezember 1862 seine erste Vorlesung. Bald fielen ihm auch die histologischen Kurse zu, die vorher REISSNER geleitet hatte. Anfang 1864 wurde ihm die neubegründete Dozentur für Anatomie in Charkow angetragen, doch verzichtete er zugunsten seines Freundes JOH. WAGNER und wurde im August an dessen Statt Prosektor-gehilfe an der Dorpater Anatomie. Durch die Erkrankung und das spätere Ausscheiden des Prosektors KUPFFER erhielt er schon im Winter 1864 bis 65 dessen Vorlesungen nebst der Leitung der Prä-

parierübungen, 1865 auch die Vorlesungen über vergleichende Anatomie an der Veterinärnschule. Daneben aber hatte er nach dem Tode des Klinikers WACHSMUTH noch WEYRICH in der Poliklinik zu unterstützen. Im März 1866 wurde er zum Prosektor und außerordentlichen Professor ernannt und lehrte als solcher neben REISSNER. Im Jahre 1872 lehnte er einen Ruf an die Universität Kasan ab. Als REISSNER sich 1875 vom Lehramt zurückzog, trat er an dessen Stelle und bekleidete von da ab 10 Jahre lang das Ordinariat für Anatomie, in den drei letzten Jahren auch das Amt des Dekans der medizinischen Fakultät. Im Oktober 1885 nahm er, wohl auch infolge unversöhnlicher Gegensätze, die sich im Schoße der Dorpater Professoren-schaft herausgebildet hatten, eine Berufung nach Königsberg an, wo er als Direktor des anatomischen Institutes bis 1912 wirkte.

STIEDA erfreute sich zeit seines Lebens außerordentlicher körperlicher und geistiger Regsamkeit, die ihm auch in seinen letzten Jahren treu blieb. Sie befähigte ihn zu einer vielseitigen Tätigkeit, wie sie sich teilweise in seinen zahlreichen Veröffentlichungen spiegelt. Anfangs, noch unter dem Einflusse seiner Lehrzeit bei LEUCKART, beschäftigte er sich mit der Anatomie der Würmer. Dann widmete er sich einige Jahre dem vergleichenden Studium des zentralen Nervensystems der Wirbeltiere. Weiter folgten Untersuchungen über die Bildung des Knochengewebes, über Entwicklung und Wechsel der Haare, über Bau und Entwicklung der Lunge, über die Entwicklung der Thymus, Schild- und Karotisdrüse, über die Entwicklung der Bursa Fabricii. Zwischendurch laufen viele kleinere Mitteilungen über das Skelettsystem. Die Beobachtung der Gefäßvariationen reizte STIEDA auch zu dem Versuche, die Homologie der Brust- und Beckengliedmaßen durchzuführen. Seine Vorliebe für die Geschichte der Medizin fand ihren Ausdruck in einer großen Reihe von Biographien von Naturforschern und Ärzten, unter denen besonders die biographische Skizze über K. E. VON BAER hervorzuheben ist. Die „Geschichte der Entwicklung von Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts“ ist leider unvollendet geblieben: sie umfaßt nur die Zeit von SOEMMERRING bis DEITERS. Seiner eingehenden Beschäftigung mit der Literatur verdanken wir die Herausgabe einiger Schriften von K. E. VON BAER und der Abhandlung des Grafen VON TREDERN über das Hühnerei, daneben aber auch die zeitweiligen, für Westeuropa wichtigen Berichte über die anatomische Literatur Rußlands. STIEDAS Interesse für Archäologie, Anthropologie und Ethnographie gibt sich in zahlreichen kleineren Aufsätzen und Besprechungen kund: auch seine anatomisch-archäologischen Studien über die ältesten bildlichen Darstellungen der Leber, über italische Weihgeschenke und über Infibulation sind hier zu nennen.

Größeres Gewicht als auf seine schriftstellerische Tätigkeit legte STIEDA auf seinen Beruf als akademischer Lehrer. Hier war er unermüdlich in dem Bestreben, seinen Schülern die Anatomie des Menschen so anschaulich als möglich zu machen. Wo immer es anging, erhielt der Student in der Vorlesung ein Präparat in die Hand, so daß er daran dem Vortrage folgen konnte. Zu diesem Zwecke hatte STIEDA für Weichteilpräparate die Glycerinbehandlung zu einer großen Vollendung ausgebildet. Sein Vortrag war einfach, nicht mit wissenschaftlichem Kleinkram und Hypothesen beschwert, wohl aber gelegentlich mit einem kräftigen Scherze gewürzt. Seine Auffassung von dem für den jungen Mediziner notwendigen Lernstoff spricht sich am deutlichsten darin aus, daß er das kurze Lehrbuch von PANSCH nach dessen Tode weiter herausgab. In der praktischen Arbeit auf dem Präparieresaal sah STIEDA mit Recht die Grundlage für das Studium der Medizin und hielt streng auf regelmäßigen Besuch der Übungen und gründliche Durcharbeitung der Präparate. Dabei lernte er seine Schüler gleichzeitig so weit kennen, daß er bei den Prüfungen Milde walten

lassen konnte. Seine große Beliebtheit beruhte jedoch nicht allein hierauf, sondern zu einem wesentlichen Teile auf der Art, wie er sich auch als Mensch um seine Studenten kümmerte und jeden, der zu ihm kam, mit Rat und oft auch mit Tat unterstützte. Die Verehrung für den „Vater STIEDA“ fand besonderen Ausdruck bei Gelegenheit seines 70. Geburtstags und der 50jährigen Jubiläen als Doktor und Dozent.

STIEDA war korrespondierendes und Ehrenmitglied vieler deutscher und außerdeutscher gelehrter Gesellschaften, Kaiserl. Russischer Wirklicher Staatsrat mit dem Titel Exzellenz und Königl. Preußischer Geh. Medizinalrat, außerdem Inhaber einer Reihe hoher russischer und preußischer Orden. Als er im Herbst 1912, am Schlusse des 100. Semesters als Universitätslehrer, Königsberg verließ, ehrten ihn seine früheren Assistenten und Schüler durch eine Festschrift. Zu seinem 50jährigen Jubiläum als Professor (1916) verlieh ihm die philosophische Fakultät Königsberg die Würde eines Dr. philos. h. c. Für ausgestellte Präparate erhielt STIEDA 1872 die große silberne Medaille auf der Polytechnischen Ausstellung in Moskau, 1894 die silberne Medaille auf der Internationalen Ausstellung für Medizin und Hygiene in Rom, 1895 die goldene Medaille auf der Nordostdeutschen Gewerbeausstellung in Königsberg und 1897 die Verdienstmedaille auf der Internationalen Ausstellung in Brüssel.

STIEDA war seit 1866 verheiratet mit MATHILDE LANGERMANN, der Tochter des Konsistorial- und Kammerdirektors LANGERMANN in Ortenberg in Hessen. Er hatte sie in Dorpat im Hause ihres Schwagers, des Professors der Archäologie LUDWIG SCHWABE, kennen gelernt. Das Glück dieser Ehe erfuhr nach dreißigjährigem Bestehen eine schmerzliche Unterbrechung, indem der älteste der drei Söhne, die sich alle der Chirurgie zugewandt hatten, als Assistent an der chirurgischen Klinik in Tübingen einem Tonsillenkarcinom erlag. Den Vater traf der Verlust schwer; die Mutter hat ihn wohl bis zu ihrem Tode (1908) nicht verwunden. Nun ruhen alle drei vereint im Erbbegräbnis der Familie LUDWIG STIEDA in Gießen.

P. EISLER.

Verzeichnis der Schriften STIEDAS.

- Über das Rückenmark und einzelne Teile des Gehirns von *Esox lucius* L. Diss. Dorpat 1861.
 Über das Capillarsystem der Milz. Habilitationsschrift. Dorpat 1862.
 Zur Histologie der Milz. VIRCHOWS Arch. Bd. 24, 1862.
 Ein Beitrag zur Kenntnis der Taenien. Arch. f. Naturgesch. 28. Jahrg. 1862.
 Ein Beitrag zur Anatomie des *Bothryocephalus latus*. Arch. Anat. u. Physiol. 1864. (Auch französisch in *Annales Sc. nat.* 1865.)
 Zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Cerebellum. Arch. Anat. u. Physiol. 1864.
 Über den Bau der Haut des Frosches. Arch. Anat. u. Physiol. 1865.
 Über die Psorospermien der Kaninehenleber und ihre Entwicklung. VIRCHOWS Arch. Bd. 32, 1865.

- Über die Anwendung des Kreosots bei Anfertigung mikroskopischer Präparate. Arch. mikr. Anat. Bd. 2, 1866.
- Über Halsrippen. VIRCHOWS Arch. Bd. 36, 1866.
- Beiträge zur Kenntnis der Parasiten. 1. Über Pneumonomycosis aspergillina bei Vögeln. — 2. Über das Vorkommen von Paramaecium coli beim Menschen. VIRCHOWS Arch. Bd. 36, 1866.
- Referate aus der russischen Literatur. Arch. mikr. Anat. Bd. 2, 1866.
- Beiträge zur Anatomie der Plattwürmer. Arch. Anat. u. Physiol. 1867.
- Über den Haarwechsel. Arch. Anat. u. Physiol. 1867.
- Über den Bau der Augenlidbindehaut des Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. 3, 1867.
- Studien über das zentrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. wissenschaft. Zool. Bd. 18, 1868.
- Studien über das zentrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere. Zeitschr. wissenschaft. Zool. Bd. 19, 1868.
- Über das Vorkommen von Milben in der Marmelade. St. Petersburger Mediz. Zeitschr. Bd. 16, 1869.
- Über Bau und Entwicklung der Federn. St. Petersburger Mediz. Zeitschr. Bd. 17, 1869.
- Über sekundäre Fußwurzelknochen. Arch. Anat. u. Physiol. 1869.
- Studien über das zentrale Nervensystem der Wirbeltiere. Zeitschr. wissenschaft. Zool. Bd. 2, 1870.
- Über den Bau des Polystomum integerrimum. Arch. Anat. u. Physiol. 1870.
- Zur Anatomie des Jochbeins des Menschen. Arch. Anat. u. Physiol. 1870.
- Eine Notiz über die Injektion von Leichen. Arch. Anat. u. Physiol. 1870.
- Über den Bau der Puderdünen der Rohrdommel. Arch. Anat. u. Physiol. 1870.
- Über das Alter der Fische. Sitzb. Dorpat. Naturf.-Ges. Bd. 3, 1870.
- Über die Stachelbeer-Blattwespe. Ibid.
- Die Abstammung des Namens Dorpat. Sitzb. d. gelehrten estn. Ges. Dorpat 1870.
- Biographische Notizen über Friedr. Hasselblatt, Pastor zu Karusen in Estland. Ibid.
- Über Bartholomaeus Anglicus. Ibid.
- Über die Familie von Thurn in Livland. Ibid.
- Über den angeblichen inneren Zusammenhang der männlichen und weiblichen Organe der Trematoden. Arch. Anat. u. Physiol. 1871.
- Über den Bau und die Entwicklung der Bursa Fabricii. Zeitschr. wissenschaft. Zool. Bd. 21, 1871.
- Über den Ursprung der spinalartigen Hirnnerven. Dorpater Medizin. Zeitschr. Bd. 2, 1871.
- Über Wilhelm Müller. Sitzb. d. gelehrten estn. Ges. Dorpat 1872.
- Biographische Notizen über G. C. REINTHAL. Ibid.
- Die angeblichen Terminalkörperchen an den Haaren einiger Säugetiere. Arch. mikr. Anat. Bd. 8, 1872.
- Über den Bau der roten Blättchen in den Schwingen des Seidenschwanzes. Arch. mikr. Anat. Bd. 8, 1872.
- Die Bildung des Knochengewebes. Leipzig, W. Engelmann 1872. (Festschr. d. Naturforscher-Vereins zu Riga zur Feier des 50jähr. Bestehens d. Ges. praktischer Ärzte zu Riga 13. Sept. 1872.)
- Über die VON VETTER'sche Methode zur Herstellung anatomischer Präparate. Arch. Anat. u. Physiol. 1872.
- Über die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirns. Zeitschr. wissenschaft. Zool. Bd. 23, 1873.
- Zur Kritik der Untersuchungen SCHÖBL'S über die Haare. Arch. mikr. Anat. Bd. 9, 1873.
- Studien über den Amphioxus lanceolatus. Mém. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg VII. Sér., T. XIX, 1873.

- Beiträge zur Biographie des Dr. med. WALDEMAR FERDINAND DAHL. Verhandl. d. gelehrt. estnischen Ges. Dorpat Bd. 7, 1871—73.
- Über PANSCH' Moorleichenfunde in Schleswig-Holstein. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1873.
- Studien über den Bau der Cephalopoden. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. 24, 1874. Auszüge aus dem Buche BORDIERS: L'Allemagne aux Tuileries 1850—1870. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat. 1874.
- Über ein Reisehandbuch des vorigen Jahrhunderts. Ibid.
- Über den Bau des zentralen Nervensystems des Axolotl. Zeitschr. wissensch. Zool. Bd. 25, 1875.
- Über den Bau des zentralen Nervensystems der Schildkröte. Ibid. (Gemeinsam erschienen unter dem Titel: Über den Bau des zentralen Nervensystems der Amphibien u. Reptilien. Leipzig 1875.)
- Studien über die Entwicklung der Knochen und des Knochengewebes. Arch. mikr. Anat. Bd. 11, 1875.
- Zur Naturgeschichte der mexikanischen Kiemenmolche. Sitzb. Dorpat. Naturf. Ges. Bd. 4. 1875.
- Über den Stirnfortsatz der Schuppe des Schläfenbeins am Menschenschädel. Ibid.
- Über die ethnographische Karte der Slaven von MIRKOWITSCH-BUDILOWITSCH 1875, St. Petersburg. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1875.
- Einige Bemerkungen über die Bildung des Knochengewebes. Arch. mikr. Anat. Bd. 12, 1876.
- Über die angebliche Runenschrift von Ohlershof. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1876.
- Über DOUMERS Lieder der Lappen. Ibid.
- Über J. R. ASPELINS Grundzüge der finnischen und russischen Archäologie. Ibid.
- Über LANKENAU und OELSNTZ' „Das heutige Rußland. Ibid.
- Über eine Landschaft bei Wolmar. Ibid.
- Über HÜNFALONGS Ethnographie von Ungarn. Ibid.
- Leben und wissenschaftliche Tätigkeit K. E. von BAERS. Ibid.
- Einige Bemerkungen über die Injektion von Leichen. Arch. Anat. u. Physiol. 1876.
- Literaturbericht. K. E. von BAERS Reden II. Teil. Russische Revue, St. Petersburg, Bd. 8, 1876.
- K. E. v. BAER in den Rigaer Kriegslazaretten im Winter 1812—13. Baltische Monatsschr. Riga Bd. 25.
- Über den Bau des Menschenhodens. Arch. mikr. Anat. Bd. 14, 1877.
- Über quergestreifte Muskelfasern in der Wand der Lungenvenen. Arch. mikr. Anat. Bd. 14, 1877.
- Über einen unechten Runenstein in Schweden. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1877.
- Über die nach GERHARD KÜGELGEN angefertigten Bildnisse Goethes. Ibid.
- VIRCHOWS Reise in den Ostseeprovinzen. Ibid.
- Die projektierte anthropologische Ausstellung in Moskau. Ibid.
- Zur Anthropologie Ostasiens: Der Volksstamm der Ainos. Nach D. N. ANUTSCHIN. Russ. Revue Bd. 11, 1877.
- Einleitende Bemerkungen zu K. E. v. BAERS Beschreibung der Schädel, welche aus einem skythischen Königsgrabe ausgegraben sind. Arch. Anthropol. Bd. 10, 1878.
- Beschreibung der Schädel, welche aus dem Grabhügel eines skythischen Königs ausgegraben sind, von K. E. v. BAER. Mit einleitenden Bemerkungen von L. STIEDA. Arch. Anthropol. Bd. 10, 1878.
- Die projektierte Anthropologische Ausstellung in Moskau im Jahre 1879. Russ. Revue Bd. 13, 1878.

- Aus K. E. v. BAERS Leben. Sitzb. Dorpat. Naturf.-Ges. Bd. 5, 1878.
- Über die Homerischen Lokalitäten in der Odyssee, von K. E. v. BAER. Nach dem Tode des Verf. herausgegeben. Braunschweig, Fr. Vieweg u. Sohn 1878.
- Einiges über Bau und Entwicklung der Säugetierlungen. Festschr. C. Th. E. v. SIEBOLD 1878.
- Über FRIEDR. PARROT. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1878.
- Über den Inhalt . . . (eines russischen Werkes). Ibid.
- Über GRUBES anthropolog. Untersuchungen an Esten. Ibid.
- Über WILHELM MÜLLER. Ibid.
- Nekrologe (GANTZBÖCK u. SCHWABE). Ibid.
- VIRCHOWS archäologische Reise in Livland. Ibid.
- Literarische Notizen. Ibid.
- Ein ausländisches Urteil über die Eingeborenen der Ostseeprovinzen. Ibid.
- Die 9. Versammlung der Deutschen anthropologischen Gesellschaft in Kiel. Ibid.
- Der Anthropolog. Kongreß in Paris. Ibid.
- Die Pariser Anthropologische Ausstellung. Ibid.
- Über JUNGS Ausgrabungen. Ibid.
- Über WITTS Ausgrabungen in Cabbina. Ibid.
- Die Ausgrabungen von Marienburg. Ibid.
- Nekrolog (KOHL). Ibid.
- Die Ausgrabungen in Kawershof. Ibid.
- Eine alte Grabstätte bei Friedrichsheim. Ibid.
- Nekrologe (BEISE u. LANTING). Ibid.
- Die Anthropologische Ausstellung in Moskau. — Zur Archäologie der Krim. (Bericht über K. GOERZ' Historische Übersicht der archäolog. Untersuchungen auf der Halbinsel Taman. Moskau 1876.) Russ. Revue Bd. 15, 1879.
- Über die Bedeutung des Stirnfortsatzes der Schläfenschuppe als Rassenmerkmal. Arch. Anthropol. Bd. 11, 1879.
- K. E. v. BAERS anthropologische und geographische Schriften. Arch. Anthropol. Bd. 11, 1879.
- MAINOWS Ethnologische Untersuchungen im Wessen. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1879.
- Die bei Friedrichsheim ausgegrabenen Knochen. Ibid.
- Anthropolog. Untersuchungen in den baltischen Provinzen. Ibid.
- Die anthropolog. Ausstellung in Moskau. Ibid.
- Die Schädel- und Knochenlager bei Nundt. Ibid.
- POKROWSKYS Programm über die erste physische Erziehung des Kindes. Ibid.
- Über die von KÜGELGEN gemalten Goethe-Bilder. Ibid.
- Ein Fund aus der Steinzeit. Ibid.
- Die Forschungen des Herrn EUROPÆUS. Ibid.
- Über WAPFAEUS, Briefwechsel zwischen RITTER u. HAUSMANN. Ibid.
- Nekrologe (H. GRAFF, FR. SIVERS, FR. SCHIEFNER u. Graf SIEVERS). Ibid.
- Über die Berechnung des Schädelindex aus Messungen an lebenden Menschen. Arch. Anthropol. Bd. 12, 1880.
- Erklärungen der Abbildungen zu D. M. Ussows Beobachtungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Dorpat, W. Just 1880.
- Historische Bemerkungen über den Processus marginalis des Jochbeins. Verh. Berlin. Ges. f. Anthropol., Ethnol. u. Urgeschichte Jg. 1880.
- Über Runenkalender. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1880.
- Über einige in Dorpat gefundene Schädel. Ibid.
- Der handschriftliche Nachlaß des Grafen G. v. SIEVERS. Ibid.
- Aus den Briefen ALEX. VON HUMBOLDTS. Ibid.
- Die Pflege der Wöchnerinnen und der neugeborenen Kinder der Kirgisen von SREMI-PALATINSKI. Ibid.
- Der Anthropolog. Kongreß in Berlin und die anthropol. Sektion der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig. Ibid.

- Der III. Band der Sammlung von Materialien und Abhandlungen zur Geschichte der baltischen Lande. Ibid.
- Die auf dem Blumenberg gefundenen Menschenschädel. Ibid.
- Die an den Baron UNGER-STERNBERG sich knüpfenden Sagen. Ibid.
- Nekrologe (C. MICKIEWICZ, W. MANNHARDT, H. HARTMANN). Ibid.
- Prof. SAMOKWASSOWS Untersuchungen an Gorodischtschen und Kurganen. Russ. Revue Bd. 16, 1880.
- Rußlands Teehandel mit China. (Aus dem Russischen des K. A. POPOW in Moskau: Der Tee und seine Bereitung durch die Russen in China.) Neues Jahrb. f. Pharmacie Bd. 35.
- Ein entlarvter Götze. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1881.
- JUL. OPPERT: L'ambre jaune. Ibid.
- Über GOETHE-Bilder. Ibid.
- Kleine literarische Mitteilungen. Ibid.
- Der bevorstehende 5. Archäologische Kongreß in Tiflis. Ibid.
- Aus STARK: Systematische Geschichte der Archäologie. Ibid.
- Die Gesellschaft für finnische Literatur in Helsingfors. Ibid.
- Über alt-estnische Runenkalender. Ibid.
- Die LOEWE-KREUTZWALDSchen Märchen. Ibid.
- DÖRING: Die Herkunft der kurländ. Letten. Ibid.
- Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, glandula thyreoides und glandula carotica. Leipzig, W. Engelmann 1881.
- Der Archäologische Kongreß in Tiflis im Sept. 1881. Russ. Revue Bd. 18, 1881.
- Die Arbeiten der Moskauer Ausstellung. Russ. Revue Bd. 19, 1881.
- KREUTZWALD-LOEWESche Märchen im Globus. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1882.
- Literarische Mitteilungen. Ibid.
- Estnisches Volkstum in der „Deutschen Rundschau“. Ibid.
- BUCHS Arbeiten über die Wotjäken. Ibid.
- Der 5. Archäolog. Kongreß in Tiflis. Ibid.
- OTTO MAGNUS v. STACKELBERGS Biographie. Ibid.
- Die medizinische Literatur der Armenier. Ibid.
- FERRIERIS Geschichte der Ostseeprovinzen. Ibid.
- Die Ausgrabungen der Frau SOPHIE v. TORMA in Siebenbürgen. Ibid.
- Über eine Reise durch Kurland, Livland und Witebsk. Ibid.
- Ein Kalender „Angebilde der 3 Doktoren“ (SCHOLVIN, BREHME, KÖHLER). Ibid.
- Der 5. Archäologische Kongreß in Tiflis, 8.—21. Sept. 1881. Russ. Revue Bd. 20, 1882.
- Ein Beitrag zur Anthropologie der Juden. Arch. Anthropol. Bd. 14, 1883.
- Über die Anwendung der Wahrscheinlichkeitsrechnung in der anthropologischen Statistik. Arch. Anthropol. Bd. 14, 1883.
- Die vorgeschichtlichen Menschen der Steinzeit am Ladogaufer. (Bericht über INOSTRANZEW). Russ. Revue Bd. 22, 1883.
- ANUTSCHIN, Anomalien am menschlichen Schädel: Pterion, Os Incae, Stirnnaht. (Referat.) Biolog. Centralbl. Bd. 2, 1882—83.
- HERDERS Denkmal JOHANN WINKELMANNS. Sitzb. d. gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1883.
- KREUTZWALDS Nekrolog im Globus. Ibid.
- Nekrologe (ROSSILLON u. KÖRBER). Ibid.
- 258 Biographien in: Biographisches Lexikon der hervorragenden Ärzte aller Zeiten und Völker. Wien u. Leipzig 1884 ff., Urban & Schwarzenberg.
- Demonstration von mit Glycerin behandelten Präparaten. Demonstration einiger seltenen Knochenanomalien. C. R. Congrès internat. des Sciences médicales Kopenhagen 1884.

- Die Buchdruckerei in Oberpalen. Sitzb. d. gelehrten estn. Ges. Dorpat 1884.
Dr. med. P. E. WILDE und seine livländischen Abhandlungen von den Arznei-
wissenschaften. Ibid.
- Erklärungen einiger Ausdrücke in unserer alten Handelssprache. Ibid.
- Die Ausgrabungen in der Ritterstraße (Dorpat). Ibid.
- Ein bei Grösen gefundener Schädel. Ibid.
- Aberglaube in Sibirien. Ibid.
- Nekrologe (Graf ALEXEI S. UWAROW u. JUL. BERGMANN). Ibid.
- PRSEWALSKI, Reise nach Tibet und zu den Quellflüssen des Hoangho 1879—80
Russ. Revue Bd. 24, 1884.
- Der 6^{te} Archäologische Kongreß in Odessa im Jahre 1881. Russ. Revue Bd. 25,
1885.
- P. SCHROETER, Anthropol. Studien. (Referat.) Biol. Centralbl. Bd. 4, 1885.
- 34 Biographien in: Allgemeine Deutsche Biographien. Leipzig, Duncker u.
Humboldt. 1885—1898.
- Über die Verwendung des Glycerins zur Anfertigung von anatomischen Dauer-
präparaten. Arch. Anat. 1885.
- Die russische Erzählung „Die Insel Eckholm“ eine estnische Sage. Sitzb. d.
gelehrt. estn. Ges. Dorpat 1885.
- Lenziana. Ibid.
- HENNUN, Die Gestalt der Zellformen. (Referat.) Biol. Centralbl. Bd. 5, 1885—86.
- TARENETZKY, Beitrag zur Craniologie. (Referat.) Ibid.
- Über GEORG WILHELM STELLER. (Vortrag.) Schrift. d. Physik.-ökon. Ges.
Königsberg Jg. 27. 1886.
- KARL ERNST VON BAER. Eine biographische Skizze. Braunschweig, Fr. Vieweg
& Sohn. 2. Ausgabe 1886.
- Die Knochenfunde des Pfahlbaus zu Kownatken und zu Werder am Arys-See.
Sitzb. Altertumsges. Prussia, Königsberg 1886—87.
- Die Knochenfunde auf dem Kuglacker Schloßberg. Ibid.
- Über Pelztiere und Bezeichnung der Pelze im Handel zur Hansa-Zeit. Ibid.
- Über die Namen der Pelztiere und die Bezeichnungen der Pelzwerksorten zur
Hansa-Zeit. Altpreuß. Monatschr. Bd. 24, 1887.
- Die sibirisch-uralische Ausstellung für Wissenschaft und Gewerbe in Jekaterin-
burg 1887. Königsberg i. Pr.
- LASKOWSKY, L'embaumement. (Referat.) Biol. Centralbl. Bd. 7, 1887—88.
- Über den Haarwechsel. Ibid.
- Graf BOBRINSKY, Kurgan-Forschungen. Sitzb. Altertumsges. Prussia, Königsberg
1887—88.
- CONSTANTIN GREWINGKS archäologische Arbeiten. Ibid.
- Über den Bau und die Entwicklung der Federn. Schrift. d. Physik.-ökonom.
Ges. Königsberg Bd. 29, 1888.
- Über Ausmessungen der Guanehen-Schädel. Ibid.
- Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtungen und Reflexionen v.
K. E. v. BAER. 2. Teil (Schlußheft). Königsberg 1888.
- Demonstration einer ägyptischen Mumie und Mitteilungen über die Methode des
Balsamierens bei den Ägyptern. Schrift. d. physik.-ökonom. Ges. Königs-
berg Bd. 30, 1889.
- Gedächtnisrede auf WILH. FRIEDR. SCHIEFFERDECKER, gest. am 5. Dez. 1889. Ibid.
- Der 7. russische Archäolog.-Kongreß in Jaroslaw 1887. Mitteil. Anthropol. Ges.
Wien Bd. 19, 1889.
- Literarische Mitteilung: BEZZENBERGER, Die Kurische Nehrung. Stuttgart 1889.
Sitzb. Altertumsges. Prussia, Königsberg 1888—89.
- Der M. peroneus longus und die Fußknochen. Anat. Anz. Bd. 4, 1889.
- Der Talus und das Os trigonum BARDELEBENS beim Menschen. Anat. Anz.
Bd. 4, 1889.

- Ein vermeintlicher Skythischer Schwertstab. Verh. Berlin. Ges. f. Anthropol. Ethnol. u. Urgeschichte Jg. 1890.
- Über die Caruncula lacrimalis des Menschen. Arch. mikr. Anat. Bd. 36, 1890.
- Über das Vorkommen der Haarbalgparasiten (*Demodex folliculorum*) an den Augenlidern. Centralbl. f. prakt. Augenheilk. 1890.
- Zur Geschichte der physikalisch-ökonomischen Gesellschaft 1790—1880. Festrede, geh. am 22. Febr. 1890. Schrift. d. physik.-ökon. Ges. Königsberg Bd. 31, 1890.
- Grundriß der Anatomie des Menschen, von AD. PANSCH. 3. veränderte und vermehrte Auflage. Berlin, R. OPPENHEIM 1891. — 4. Aufl. 1900, Hannover.
- Über ein neues Verfahren zur Herstellung trockner Hirnpräparate. Anat. Anz. Bd. 6, 1891.
- Über den Sulcus ethmoidalis der Lamina cribrosa des Siebbeins. Anat. Anz. Bd. 6, 1891.
- Über eine neue Methode der Konservierung des Hirns. Verh. Anat. Ges. München 1891.
- Über den knöchernen Gaumen. Ibid.
- Der 8. Kongreß russischer Naturforscher und Ärzte in St. Petersburg. Biol. Centralblatt Bd. 10, 1890—91.
- GILTSCHENKO, Die Osseten. (Referat.) Biolog. Centralbl. B 11, 1891.
- Über die Juden im südwestlichen Rußland. Bericht über einen Vortrag TALKOGRINZEWITSCHS. Mitt. Anthropol. Ges. Wien. Bd. 21 191
- Der Gaumenwulst (*Torus palatinus*). Festschr. RUD. VIRCHOW 1891.
- WATSONS Reisejournal aus den Jahren 1798 und 1801. Sitzb. Altertumsges. Prussia, Königsberg 1891—92.
- Eine neue Methode zur Anfertigung trockener Gehirnpräparate. Neurol. Centralbl. 1892.
- Referat über Dr. PJÄTNITZKY: Bau des menschlichen Schwanzes. (Russisch.) St. Petersburg 1893. Anat. Anz. Bd. 8, 1893.
- Über ein verbessertes Demonstrationsmikroskop. Verh. Anat. Ges. Göttingen 1893.
- Über den Haarwechsel. Ibid.
- I. Bericht über die russische Literatur (Anatomie, Histologie, Embryologie) der letzten Jahre. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 3, 1893.
- Über cranio-cerebrale Topographie. Biol. Centralbl. Bd. 13, 1893.
- Über die Homologie der Gliedmaßen der Säugetiere und des Menschen. Ibid.
- Über den Bau des Rückenmarks. Sitzb. d. Ver. f. wissenschaftl. Heilk. Königsberg i. Pr. 1893.
- KOSCHEWNIKOWS Berichte über die russische zoolog. Literatur 1888—89. Biolog. Centralbl. Bd. 14, 1894.
- Über die verschiedenen Formen der sog. Gaumennaht (*Sutura palatina transversa*). Arch. Anthropol. Bd. 22, 1894.
- Die Gefäßfurchen am knöchernen Gaumen des Menschen. Anat. Anz. Bd. 9, 1894.
- Ein Vergleich der Arterien des Vorderarmes und des Unterschenkels. Verh. Anat. Ges. Straßburg 1894.
- Zwei Königsberger Gelehrte des 17. und 18. Jahrhunderts, die beiden Schreiber (Vater und Sohn). I. D. MICHAEL SCHREIBER, Prof. der Theologie. Alt-preuß. Monatschr. Bd. 31, 1894.
- Verzeichnis der Manuskripte, Notizen und Aufsätze des weil. Akademikers K. E. v. BAER. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg 1895.
- II. Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Literatur Rußlands (1894—95). Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 5, 1895.
- Ein Vergleich der Brust- und Beckengliedmaßen. Verh. Anat. Ges. Basel 1895.

- BOBRINSKI, Kurgane von Smela. II. Bd. St. Petersburg 1894. Mitteil. Anthropol. Ges. Wien Bd. 25, 1895.
- Über die Plomben in Drogitschin. Sitzb. Altertumsges. Prussia, Königsberg 1893—95.
- Anthropologische Arbeiten in Rußland. (Referate.) Biol. Centralbl. Bd. 16, 1896.
- Lebensgeschichte CUVIERS von K. E. v. BAER. Arch. Anthropol. Bd. 24, 1896.
- Anmerkungen und Zusätze zu K. E. v. BAERS Lebensgeschichte CUVIERS. Arch. Anthropol. Bd. 24, 1896.
- Kleine Mitteilungen. 1. Großfürst GEORG MICHAJLOWITSCH. Russ. Münzen, geprägt für Preußen 1709—1762. — 2. BOLSUNIEWSKY, Die Plomben von Drogitschin. — Über eigentümliche Wertzzeichen in West-Rußland. Sitzb. Altertumsges. Prussia, Königsberg 1895—96.
- Über die Homologie der Brust- und Beckengliedmaßen. Biol. Centralbl. Bd. 17, 1897.
- Die LEYDIG'sche Zwischensubstanz des Hodens. Arch. mikr. Anat. Bd. 48, 1897.
- Der 10. russische Archäologische Kongreß in Riga 1896. Centralbl. f. Anthropol. usw. 2. Jg. 1897.
- Die Anthropologie auf dem Internat. med. Kongreß in Moskau 1897. Mitteil. Anthropol. Ges. Wien Bd. 27, 1897.
- Wie soll man einen Rückenmarksquerschnitt abbilden? Verh. Anat. Ges. Gent 1897.
- Über ein neues Kehlkopfmodell. Ibid.
- Über die vermeintlichen TYSON'schen Drüsen. Ibid.
- III. Bericht über die anatomische Literatur Rußlands. Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 7, 1897.
- Über die Homologie der Brust- und Beckengliedmaßen des Menschen und der Wirbeltiere. Anat. Hefte. Abt. 1, Bd. 8, 1898.
- Beantwortung der von Herrn EISLER gestellten Fragen in betreff der Extremitäten-Homologie. Verh. Anat. Ges. Kiel 1898.
- Einige Bemerkungen über die Homologie der Extremitäten. Eine Beantwortung der von Herrn EISLER (Halle) gestellten Fragen. Biol. Centralbl. Bd. 18, 1898.
- 12 Referate aus der russischen Literatur über Anthropologie, Archäologie, Ethnographie und Reisen. Arch. Anthropol. Bd. 9—26, 1876—1898.
- 10 Berichte über russische archäologische Kongresse, die Anthropologische Ausstellung in Moskau 1879, den Kongreß russischer Naturforscher und Ärzte in St. Petersburg 1890, den Internationalen mediz. Kongreß in Moskau 1896. Arch. Anthropol. Bd. 11—26, 1879—98.
- JAWORSKIS anthropologische Skizze der Turkmenen. Globus 1898.
- Über die ältesten bildlichen Darstellungen innerer Körperorgane des Menschen. — Über die älteste bildliche Darstellung der Säugetierleber. Verh. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. München 1899.
- Anatomisches von der Naturforscher-Versammlung zu Düsseldorf. Biol. Centralbl. Bd. 19, 1899.
- SAMUEL FUCHS, der Verfasser der Metoposcopia et Ophthalmoscopia JANUS. Arch. internat. pour l'histoire de la Médecine IV. Année, Harlem 1899.
- Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts. Jena 1899. (Aus Festschr. zum 70. Geburtstag KUPFFERS.)
- Nouvelle comparaison des membres thoraciques et pelviens chez l'homme et les quadrupèdes. C. R. XII. Congrès intern. méd. Moscou 1897, T. 2, 1899.
- Über die Stirnnaht und Stirnfontanellenknochen. C. R. XII. Congrès intern. méd. Moscou 1897, T. 2, 1899.

- Über die vermeintlichen TYSON'schen Drüsen. C. R. XII. Congrès intern.-méd. Moscou 1897, T. 2, 1899.
4. Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Literatur Rußlands (1898—1900). *Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 9, 1900.
- Anatomisch-archäologische Studien. 1. Über die ältesten bildlichen Darstellungen der Leber. *Anat. Hefte* Bd. 15, 1900.
- Anatomisches über alt-italische Weihgeschenke. *Anat. Hefte* Bd. 16, 1900.
- Der Embryologe SEBASTIAN Graf v. TREDERN und seine Abhandlung über das Hühnerei. *Anat. Hefte* Bd. 18, 1901.
- Über Talgdrüsen. *Verh. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte.* Hamburg 1901. 1902.
- Über die foveolae palatinae (Gaumengrübchen). *Verh. Anat. Ges. Halle* 1902.
- Das Vorkommen freier Talgdrüsen am menschlichen Körper. *Zeitschr. Morph. u. Anthropol.* Bd. 4, 1902.
- Anatomisch-archäologische Studien. 3. Die Infibulation bei Griechen und Römern. *Anat. Hefte*, Abt. 1, Bd. 19, 1902.
5. Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Literatur Rußlands) 1900—1902). *Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 11, 1902.
- Über die Sesambeine des Kniegelenks. *Verh. anat. Ges. Halle* 1902.
- Über gefärbte Menschenknochen in Gräbern. *Corr.-Bl. deutsch. Ges. Anthropol.* Bd. 34, 1903.
6. Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Literatur Rußlands 1902—1904. *Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 13, 1904.
- Über die Eminentia cruciata des Hinterhauptsbeines. *Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte Cassel* 1903. 1904.
- Über die Erfolge der Röntgenuntersuchung für die Anatomie. *Verh. Anat. Ges. Genf* 1905.
- Über die Verwendung des Glycerins zur Konservierung anatomischer Präparate. *Verh. Anat. Ges. Genf* 1905.
7. Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Literatur Rußlands, 1904—1906. *Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 15, 1906.
- Über die Bedeutung der Hirnwindungen. *Corr.-Bl. deutsch. Ges. Anthropol.* Jg. 38, 1907.
- Das Haarpigment und das Ergrauen. *Wiener med. Wochenschr.* 1909.
- Über den Haarwechsel. *Ibid.*
- Über die Varietäten der Oberarmarterien. *Verh. Anat. Ges. Brüssel* 1910.
- Ist plötzlich Ergrauen des Haupthaars möglich? *Deutsche med. Wochenschr.* Jg. 40, 1910.
- Untersuchungen über die Haare des Menschen. 1. Der Haarwechsel. 2. Das Haarpigment und das Ergrauen. *Anat. Hefte* Bd. 40, 1910.
8. Bericht über die anatomische, histologische und embryologische Literatur Rußlands, 1906—1910. *Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 20, 1911.
- Diskussion zu: ELZE, Entwickeln sich die Blutgefäßstämme aus netzförmigen Anlagen usw.? *Verh. Anat. Ges. Greifswald* 1913.
- Viele Beiträge, Originalabhandlungen und Referate über Russische Literatur im *Globus*, Braunschweig, Vieweg u. Sohn.

Verzeichnis der unter STIEDAS Leitung veröffentlichten Dissertationen.

- HÖRSCHELMANN, C., Ein Beitrag zur Anatomie der Zunge. Dorpat 1866.
- BLUMBERG, P., Über die Augenlider einiger Haustiere. Dorpat 1867.
- BORNHAUPT, TH., Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867.
- FRANKENHÄUSER, C., Untersuchungen über den Bau der Tracheal- und Bronchialschleimhaut. St. Petersburg 1879.

- HÖRSCHELMANN, E., Anatom. Untersuchungen über die Schweißdrüsen des Menschen. Dorpat 1875.
- GRUBE, O., Anthropologische Untersuchungen an Esten. Dorpat 1878.
- KRUSCHE, A., Anatom. Untersuchungen über die Arteria obturatoria. Dorpat 1885.
- BLUMBERG, C., Über den Bau des Amphistoma conicum. Dorpat 1871.
- CHODAKOWSKI, L., Anatom. Untersuchungen über die Hautdrüsen einiger Säugetiere. Dorpat 1871.
- GALLÉN, W., Über die Bursa Fabricii. Dorpat 1871.
- FEIERTAG, J., Über die Bildung der Haare. Dorpat 1875.
- DIEBOLD, JUL., Ein Beitrag zur Anthropologie der Kleinrussen. Dorpat 1886.
- BRENNSOHN, J., Zur Anthropologie der Littauer. Dorpat 1883.
- BLECHMAN, B., Ein Beitrag zur Anthropologie der Juden. Dorpat 1882.
- FEUERREISEN, J., Beitrag zur Kenntnis der Taenien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 18, 1888.
- SCHLOCKER, H., Über die Anomalien des Pterions. Dorpat 1879.
- SCHROETER, P., Anthropol. Untersuchungen am Becken lebender Menschen. Dorpat 1884.
- STRAUCH, M., Anatom. Untersuchungen über das Brustbein des Menschen, mit besonderer Berücksichtigung der Geschlechtsverschiedenheiten. Dorpat 1881.
- SWEDELIN, A., Ein Beitrag zur Anatomie des Doppeldaumens. Dorpat 1883.
- SZYDLOWSKI, J., Beiträge zur Mikroskopie der Fäces. Dorpat 1879.
- WAEBER, O., Beiträge zur Anthropologie der Letten. Dorpat 1879.
- WALDHAUER, F., Zur Anthropologie der Liven. Dorpat 1879.
- WITT, H., Die Schädelform der Esten. Dorpat 1879.
- v. WICHERT, P., Über den Canalis ethmoidalis. Königsberg 1891.
- POELCHAU, G., Ein Fall von Perodaktylie. Königsberg 1891.
- GROTE, G., Über die Glandulae anales des Kaninchens. Königsberg 1891.
- KALENSCHER, J., Über den sog. dritten Gelenkhöcker und die akzessorischen Höcker des Hinterhauptbeins. Königsberg 1893.
- VON ZUR MÜHLEN, A., Untersuchungen über den Urogenitalapparat der Urodelen. Dorpat 1893.
- PANGRATZ, A., Über die sog. Verdoppelung der oberen und unteren Hohlvenen. Königsberg 1894.
- v. HOLLÄNDER, P., Ein Beitrag zur Anatomie des Scheitelbeins. Königsberg 1894.
- JESCHKE, K., Über den Sulcus praecondyloideus des Hinterhauptbeins. Königsberg 1894.
- SANDMANN, S., Über das Verhältnis der Art. mammaria int. zum Brustbein. Königsberg 1894.
- WILL, E., Über die Articulatio cricoarytaenoidea. Königsberg 1895.
- LOEWENSTEIN, E., Über das Foramen jugulare spurium und den Canalis temporalis am Schädel des Menschen und einiger Affen. Königsberg 1895.
- KOPPETSCH, J., Über das Foramen jugulare spurium und den Canalis (meatus) temporalis am Schädel der Säugetiere. Königsberg 1896.
- KIRSTEIN, A., Historisch-kritische Untersuchungen über die Unterbindung der A. femoralis. Königsberg 1896.
- BLASCHY, R., Über die Crista supramastoidea des Schläfenbeins. Königsberg 1896.
- GOETZ, A., Über den Ursprung und Verlauf der A. subclavia dextra (Dysphagia lusoria). Königsberg 1896.
- OTTERSKY, E., Untersuchungen über Weichteile und Knochen der mittleren Schädelgrube, insbesondere über die Lage des Chiasma opticum. Königsberg 1896.
- FUNKE, E., Beiträge zur Anatomie des Ram. maxillaris nervi trigemini. Königsberg 1896.
- SYMANSKY, W., Über den Austritt der Wurzelfasern des N. oculomotorius aus dem Gehirn beim Menschen und einigen Säugetieren.
- SPRUNCK, H., Über die vermeintlichen TYSON'schen Drüsen. Königsberg 1897.

- SPRINGER, M., Über die Stirnnaht und den Stirnfontanellknochen beim Menschen. Königsberg 1897.
- FREY, E., Beiträge zur Anatomie des Steigbügels. Königsberg 1897.
- LENGNICK, H., Untersuchungen über das Os Kerckringii. Königsberg 1897.
- RAUTENBERG, E., Beiträge zur Kenntnis der Empfindungs- und Geschmacksnerven der Zunge. Königsberg 1898.
- STEDA, A., Über Situs inversus partialis abdominis. Königsberg 1898.
- LIEPMANN, P., Über das Vorkommen von Talgdrüsen im Lippenrot des Menschen. Königsberg 1900.
- LOSSEN, J., Anat. Untersuchungen über die Cartilagine euneiformes. Königsberg 1900.
- ZWEIBACK, S., Über die Incisura supraorbitalis et frontalis des Stirnbeins und ihre Varietäten. Königsberg 1900.
- BRAUN, W., Untersuchungen über das Tegument der Analöffnung. Königsberg 1901.
- BOSSÉ, Ü., Beiträge zur Anatomie des menschl. Unterkiefers. Königsberg 1901.
- KRAKOW, O., Die Talgdrüsen der Wangenschleimhaut. Königsberg 1901.
- BOEGE, KURT, Zur Anatomie der Stirnhöhlen (Sinus frontales). Königsberg 1902.
- FISCHER, BR., Über die Gaumengrübchen (Foveolae palatinae). Königsberg 1902.
- BOGUSAT, H., Anomalien und Varietäten des Brustbeins. Königsberg 1902.
- HILLER, A., Über die Fossula vermiana des Hinterhauptsbeins (Fossa occipitalis mediana). Königsberg 1903.
- BLADT, O., Die Arterien des menschl. Kehlkopfes. Königsberg 1903.
- STURMHÖFEL, O., Über die Eminentia cruciata des Hinterhauptsbeines. Königsberg 1903.
- KARLIN, M. M., Die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnis vom Bau des Gehörorgans. Königsberg 1905.
- SCHULTZ, W., Über kongenitale Brachydaktylie. Königsberg 1907.
- KRAUSE, GR., Über die Papillae filiformes des Menschen. Königsberg 1908.
- SOCHOW, S., Os trigonum tali. Königsberg 1909.
- STEIN, AD., Das Foramen mandibulare und seine Bedeutung für die Leitungsanästhesie des Unterkiefers. Königsberg 1909.
- LILIENTHAL, M., Anatomische Untersuchungen über das Os acetabuli des Menschen. Königsberg 1909.
- HENTZELT, M., Anatom. Untersuchungen über das distale Ende des Femur. Königsberg 1911.
- GORONZEK, L., Über Tätowierungen bei Soldaten. Königsberg 1912.

INHALT. Aufsätze. † Herbert von Berenberg-Gossler, Das Problem des Todes. Ein Fragment. Eingeleitet von FRANZ KEIBEL. S. 97—115. — W. J. Schmidt, Sind die Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Haut bei Rana ektodermalen Ursprungs? Mit 8 Abbildungen. S. 115—129. — E. Dehoff, Über den arteriellen Zufluß des Kapillarsystems in der Nierenrinde. Mit einer Abbildung. S. 129—131. — P. Eisler, LUDWIG STIEDA †. Mit einer Abbildung. S. 131—144.

Abgeschlossen am 31. Mai 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 21. Juli 1919. ✻

No. 8

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform.

Von Prof. OTTO AICHEL in Kiel.

II. Die Rostralzähne der Sägefische und das Prinzip der funktionellen Anpassung.

In der Frage, ob funktionelle Anpassung als Ursache für die Abänderung der Zahnform in Betracht kommt, wende ich mich zunächst dem Zahnbesatz der Sägen der Sägehaie zu.

STROMER¹⁾ bespricht den Zweck der Sägen und deren wahrscheinliche Entstehung. Er stellt das wenige über die Lebensweise der Tiere Bekannte zusammen. Von den lebenden Vertretern der Sägehaie frißt *Pristiophorus* Fische, *Pristis* Fische und daneben Krebse. Die *Pristidae* sollen Cephalopoden mit der Säge Fleischstücke und die Weichteile der Bauchhöhle herausreißen, um sie zu verschlingen²⁾. STROMER vermutet, daß sie auch andere Fische in gleicher Weise erbeuten. Natürlich würden die Sägen auch im Kampf gegen Feinde und in Eifersuchtskämpfen als Waffe benutzt. Nach PAPPENHEIM³⁾ sollen die *Pristidae* vor allem ganze Fische verschlingen.

1) STROMER, Abhandl. d. Kgl. bayer. Akad. d. Wiss. 1917. Math.-phys. Kl., Bd. 28, Abh. 8.

2) GÜNTHER, Handbuch der Ichthyologie, Wien 1886, S. 227.

3) PAPPENHEIM, Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde, Berlin 1905, S. 97 ff.

An den Sägen einiger Vertreter der Sägehaie kommen locker in der Haut befestigte Zähne mit häufigem Zahnersatz vor, andere besitzen Narben oder seichte Alveolen am Rostrum, die zur Zahnbefestigung dienen, endlich andere tiefe Alveolen, die eine feste Einkeilung der Zähne vermitteln. Locker in der Haut sitzende Zähne haben eine mit Schmelz überzogene Krone, die bei einfacher Pulpahöhle ebenso wie die Wurzel aus Dentin besteht; ist ein Wurzelsockel vorhanden, so zeigt er die Struktur des Trabeculardentins; bei fest eingekleiteten Zähnen besteht der ganze Zahn aus Trabeculardentin, und zwar von Jugend auf (Pristis) oder erst beim Erwachsenen nach Abnutzung der Krone (Oxypristis).

STROMER gelangt zu dem Ergebnis, daß locker in der Haut sitzende Zähne mit häufigem Zahnersatz wahrscheinlich die ursprünglichsten sind, sodann habe sich erst der Schmelz und dann die Krone zurückgebildet und zuletzt funktionierten die dem unteren Zahnteil entsprechenden Trabeculardentingebilde allein als dauerwachsende Zähne in festem Zusammenhang mit den Rostren.

Ursache für die Umbildung sei in verändertem Gebrauch und damit stärkerer Beanspruchung gegeben.

Nach dem Stand unserer Kenntnisse über die Zahnentwicklung ist nicht wohl anzunehmen, daß die aus Trabeculardentin bestehenden Rostralzähne der Pristidae nur dem unteren Abschnitt der sockelführenden Zähne entsprechen, vielmehr sind sie einem ganzen Zahn gleichzusetzen, selbst wenn sockelführende Zähne einzelner Sägehaie nur im unteren Abschnitt die Struktur besitzen, die bei Pristidae der ganze Zahn aufweist.

Die Entwicklung der Rostralzähne ist bei keinem Vertreter der Säugetiere Gegenstand der Untersuchung gewesen; die phylogenetischen Beziehungen, die STROMER aufbaut, fußen lediglich auf Struktur-differenzen der Zähne.

Ich stelle das über Struktur bekannte kurz zusammen.

	Wurzel	Krone	Kronenschmelz
Pristiophorus	Pulpadentin	Pulpadentin	Placoidschmelz
Propristis	wirres Trabeculardentin	wirres Trabeculardentin	Schmelzlos

	Wurzel	Krone	Kronenschmelz
Onchosaurus ¹⁾	regelmäßiges Trabeculardentin	regelmäßiges Trabeculardentin	Schmelz nur an Kronenspitze
Onchopristis	wirres Trabecular- dentin	Pulpadentin	Schmelz
Oxypristis	regelmäßiges Trabeculardentin	Pulpadentin	Vitrodentinecke
Pristis	regelmäßiges Trabeculardentin	regelmäßiges Trabeculardentin	Schmelzlos

Es kommen also Fälle vor, in denen der ganze Zahn aus Pulpadentin, aus wirrem oder aus regelmäßigem Trabeculardentin aufgebaut ist: ferner Kombinationsfälle, deren Krone aus Pulpadentin, deren Wurzel aber aus wirrem oder regelmäßigem Trabeculardentin besteht; Onchosaurus zeigt endlich eine Dreiteilung.

Warum nach STROMER bei Pristis der ganze Zahn nur dem unteren Abschnitt der strukturell zusammengesetzten Zähne entsprechen soll, ist nicht klar. Ebenso wie der Zahn in ganzer Höhe bei Pristiophorus aus Pulpadentin besteht, kann in einem anderen Fall der ganze Zahn aus Trabeculardentin aufgebaut sein, indem entwicklungsgeschichtlich die Schicht der Odontoblasten die entsprechende Umformung durchmacht. Wäre STROMER konsequent, so müßte er bei Onchosaurus lediglich die schmelzbedeckte Kronenspitze als Krone, den übrigen Kronenteil aber als unteren Abschnitt deuten, besteht er doch wie die Wurzel aus regelmäßigem Trabeculardentin.

Oxypristis besitzt in der Jugend eine Pulpadentinkrone mit Vitrodentinecke, beim Erwachsenen aber besteht der Zahn nach Abnutzung der Krone nur aus Trabeculardentin wie von Jugend auf bei Pristis. Dieser Unterschied zwischen Oxypristis und Pristis hat wohl hauptsächlich STROMER veranlaßt, den ganzen Zahn von Pristis einem Zahnabschnitt anderer Säugetiere gleichzusetzen.

STROMER zieht zum Vergleich an, daß auch bei Säugetieren Rückbildung des Schmelzes, Unterdrückung des Zahnwechsels verbunden

1) Bei Onchosaurus ist die Kronenspitze als Sonderabschnitt der Krone zu unterscheiden; die Kronenspitze besitzt als einziger Teil der Krone Schmelzbedeckung, die innere Struktur dieses Abschnittes ist nicht bekannt.

Von Sclerorhynchus besitzt nur die Kronenspitze oder die ganze Krone Schmelz, sonstige Zahnstruktur ist unbekannt; auch bei Pliotrema ist über Zahnstruktur nichts angegeben. Pliotrema, Pristiophorus, Oxypristis, Pristis sind rezent.

mit sekundärem Dauerwachstum beobachtet wird. Niemals findet aber bei Säugetieren wie überhaupt bei einem Tier eine Rückbildung der Krone in dem von STROMER angenommenen Sinne statt. Der dauerwachsende Zahn entwickelt seine Krone wie jeder Zahn, nur kann sie im Gebrauch abgewetzt werden.

Wenn bei *Pristis* der Sägezahn von Anbeginn in ganzer Höhe aus Trabeculardentin besteht, so darf daraus nur gefolgert werden, die Gesamtpulpa habe in dem Sinne variiert, daß in allen Zahnabschnitten Trabeculardentin geliefert wird.

Selbstverständlich kann bei einem dauerwachsenden Zahn, dessen Krone schließlich völlig abgekaut wird, gesagt werden, nunmehr funktioniere als Kaufläche ein Abschnitt, der einst dem Wurzelteil angehörte. Das hat aber mit der phylogenetischen Entwicklung der Zahnform nichts zu schaffen.

Jeder dauerwachsende nicht abgenutzte Zahn, auch der von *Pristis*, entspricht einem vollen Zahngebilde mit Krone und Wurzel; es sei denn, daß in einem Sonderfall entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen wurde, daß das Schmelzorgan angelegt, aber Hartschubstanz nur im Bereich der Schmelzschleide abgelagert wird, während der Kronenteil des Schmelzorgans, ohne Hartschubstanz geliefert zu haben, untergeht. Ein solcher Fall ist aber nicht bekannt, auch hat STROMER bei *Pristis* einen solchen Befund nicht erhoben.

Somit ist die Homologisierung des ganzen Sägezahns von *Pristis* mit dem unteren Zahnabschnitt anderer Sägehaie abzuweisen.

Zur Klarstellung, daß STROMER wirklich eine Homologisierung im Auge hat, zitiere ich ihn: „Die Wahrscheinlichkeit spricht nun nach dem auf Seite 19 und 20 Auseinandergesetzten dafür, daß locker in der Haut befestigte Zähne mit häufigem Zahnersatz die ursprünglichsten sind. Ihre Kronen bestehen aus Dentin mit einfacher Pulpaöhle und mit einem Schmelzüberzug und besitzen Widerhaken, ihre Wurzelsockel sind aus wirrem Trabeculardentin aufgebaut. Die Struktur ist also eine bei Zähnen von Elasmobranchiern sehr häufige. Der Schmelz und dann die Krone bildete sich zurück und zuletzt funktionierten die dem unteren Abschnitt entsprechenden Trabeculardentingebilde allein als ständig nachwachsende Sägezähne und kamen in festeren Zusammenhang mit den Rostren.“

Nur unter dem Gesichtspunkt einer Homologisierung des ganzen Sägezahns von *Pristis* mit dem unteren Abschnitt der Zähne, die in Wurzel und Krone verschiedene Hautsubstanzen besitzen, ist die

Stellungnahme STROMERS in der Frage der Bedeutung der funktionellen Anpassung für die Entstehung der Form bei Sägezähnen verständlich.

STROMER sagt S. 22 u. 23: „Die Ablehnung der Konkreszenzhypothese durch AICHEL billige ich dagegen vollkommen. — Vor allem entspricht die wichtigste Schlußfolgerung AICHELs, daß eine Änderung der Zahnkronenform durch funktionelle Anpassung nicht stattfinden könne, völlig meinen schon früher gemachten Darlegungen (1912, S. 303, 304).“ Richtig ist, daß STROMER an der von ihm angegebenen Stelle seines Lehrbuches der Palaeozoologie die funktionelle Anpassung der Zahnkronen ablehnt; um so auffälliger ist, daß im gleichen Buch auf Seite 11 das Gegenteil behauptet wird: „Die Form der Zähne ist durch die Funktion bedingt.“ Vielleicht ist dieser Widerspruch dadurch erklärbar, daß STROMER einmal lediglich Abänderung der Kronenform, das andere Mal Abänderung der Gestalt durch Abnutzung der Krone im Gebrauch vorschwebte; vielleicht dachte STROMER auch bei dem Satz auf Seite 11 seines Lehrbuches eben an seine Homologisierung des Pristidenzahnes mit einem Abschnitt der Sägezähne anderer Sägefische.

Tatsächlich handelt es sich aber bei den Verschiedenheiten der Zähne, auf die STROMER in diesem Zusammenhang Wert legt, nur um Strukturdifferenzen, die mit der Entstehung der Zahnform nichts zu tun haben. Für das Problem der Entstehung der Zahnform bei Sägezähnen kommt in Betracht, ob ein oder mehrere Widerhaken ausgebildet sind oder nicht, ob die Kanten flach, konkav oder konvex sind usw. Struktur hat zur Form an sich keine Beziehung.

STROMER erklärt nun die kausale Entstehung des Pristidenzahns folgendermaßen: „Rückbildung des Schmelzes und des Pulpadentins sowie des Zahnersatzes zugunsten von gut in Alveolen befestigten und ständig nachwachsenden Zähnen aus Trabeculardentin kann man in verändertem und dann zunehmendem Gebrauch und damit stärkerer Abnutzung sehen, wobei die Umbildung von Vorteil war.“

Nun ist aber bekannt, daß gerade bei dauerwachsenden Zähnen durch Abnutzung der Krone (Meißelform der Nagezähne usw.) Formen entstehen, die sehr zweckdienlich sind, und doch haben sie sich in keinem einzigen Fall vererbt. Stets bildet sich ein Zahn mit voller Krone und erst ontogenetisch wird er umgestaltet. Diese Fälle haben also keine Bedeutung für das Problem der Entstehung der Zahnform. Nach STROMER würde Pristis die erste und letzte Ausnahme bilden, STROMER bringt aber nicht den zu postulierenden entwicklungsgeschicht-

lichen Nachweis, daß bei *Pristis* im Gegensatz zu anderen Tieren mit dauerwachsenden Zähnen das Schmelzorgan im Kronenabschnitt die Ablagerung von Hartsubstanzen unterläßt. Ohne diesen Nachweis ist aber die phylogenetische Entwicklungsreihe STROMERS wertlos und steht ohne Zusammenhang mit dem Problem der Entstehung der Zahnform.

Gerade STROMER wies übrigens an Sägezähnen nach, daß sie Gebrauchsmarken in Gestalt scharfer Kritzer zeigen, die „von innen vorn nach hinten außen“ laufen. Der Verlauf dieser Gebrauchsmarken steht mit der von STROMER angenommenen Abänderung der Zahnform durch die Funktion nicht im Einklang.

STROMER bespricht die Gebrauchsmöglichkeiten der Rostren. In Betracht kommt folgendes:

1. Benutzung der Rostren als Baggerapparat; um Beutetiere aus dem Meeresboden zu gewinnen. Gegen diese Gebrauchsart spricht bei *Pristiden* die Tatsache, daß die Sägezähne alle „gleichartig und oben wie unten“ gekritzelt sind. Die Tiere müßten schon, was ENGEL¹⁾ annimmt, den Boden bald mit der linken, bald mit der rechten Seite der Säge aufreißen. Da aber die Hauptnahrung aus Fischen besteht, die in der Regel nicht im Boden oder höchstens im weichen Schlamm oder feinem Sande leben, außerdem das harte Dentin die Kritzer nur durch Reiben an harten scharfkantigen Körpern erhalten könne, lehnt STROMER auch die Erklärung ENGELS über die Entstehung der Kritzer ab.

2. Benutzung der Sägen zur Durchbohrung anderer Fische zwecks Nahrungsgewinnung. STROMER hatte früher schon diese Gebrauchsart angenommen und wird darin bestärkt durch die Angabe GÜNTHERS, daß die *Pristiden* mit der Säge Tieren, besonders *Cephaloden* Fleischstücke herausreißen und den Bauch aufschlitzen sollen, um dann die herausquellenden Weichteile zu verschlingen. Die Kritzer der Sägezähne sollen durch Reiben an den Rippen und anderen Hartteilen der Beute entstehen. Wenn STROMER für die Entstehung der Kritzer im ersten Fall angesichts der Härte des Dentins Reibung an harten scharfkantigen Körpern postuliert, so dürften die von Periost und anderen Weichteilen umkleideten Rippen, selbst im gewiß seltenen Fall einer Zersplitterung, kaum diesen mechanischen Anforderungen genügen, ganz abgesehen davon, daß hierbei nicht verständlich wird

¹⁾ ENGEL, Zool. Jahrb. 1909, Anat. Abt., Bd. 29, S. 50ff.

warum bei allen Zähnen der Säge eine Bekritzlung vorhanden ist, die von cranial medial nach caudal lateral verläuft. Diese Gebrauchsart ist also, besonders da nachgewiesen ist, daß die Hauptnahrung der Pristidae aus ganzen Fischen besteht, nicht geeignet, die gleichartige Bekritzlung der Sägezähne zu erklären.

3. Benutzung der Sägen als Waffe gegen Feinde und im Eifersuchtskampf. STROMER weist auf den Befund LINNÉ'S hin, daß in einer Säge der Zahn einer anderen steckte. In der Benutzung der Säge als Waffe, ebenso im zufälligen Anrennen gegen scharfe Felskanten auf der Flucht vor Feinden kann meiner Meinung nach wohl die Ursache erblickt werden, daß an Rostren abgebrochene Zähne gefunden werden, eine in bestimmter Richtung verlaufende, allen Zähnen zukommende Bekritzlung vermag aber der Gebrauch als Waffe nicht zu rechtfertigen.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß ich trotz der Kritik STROMERS voll berechtigt war im Arch. f. Anat. u. Phys. 1915, S. 83, die Ansicht zu vertreten, daß „die Zähne an den Schnauzenverlängerungen der Sägefische keinerlei Bildungen darstellen, die von irgendwelcher Bedeutung für die Existenz der betreffenden Tiere sind“, ebensowenig wie die Flossenstachelzähne von Doras, die in einem häutigen Überzug stecken! Ich hob dort hervor, daß die einzige regelmäßige wirkende Beanspruchung, der die Rostren ausgesetzt sind, durch ihre dorso-ventrale Abplattung bedingt ist: „die in transversaler Richtung breite, in dorso-ventraler Richtung abgeplattete Säge wird beim Schwimmen in einer Richtung, die von der Horizontalen abweicht. Widerstände des Wassers aufzunehmen haben“. Hierbei müssen zwischen den Zähnen mächtige Stromschnellen entstehen, die von „innen vorn nach hinten außen“ laufen, also in der Richtung der Kritzer. Ob das Wasser entsprechend der Wirkung des stetig auf einen Stein fallenden Tropfens kritzerartigen Materialverlust am Zahn verursachen kann, oder ob zwischen den Zähnen bei der Vorwärtsbewegung hindurchgehende Pflanzenteile in Rücksicht zu ziehen sind, sei dahingestellt; jedenfalls muß die Tatsache, daß die Kritzer sich an allen Zähnen finden und eine bestimmte Richtung haben, mit der Schwimmbewegung, dem Lückensystem zwischen den Zähnen und dem des Lückensystem Passierenden in ursächlichen Zusammenhang gebracht werden. Wichtig ist, daß die Kritzer nur bei den Sägehaien vorkommen, deren Zähne einer widerstandsfähigen Deckschicht entbehren, dann aber, wie gesagt, bei allen Zähnen einer Säge nachweisbar sind.

Ich glaube klargelegt zu haben, daß kein Grund vorliegt, den Sägezähnen in der Beurteilung der Frage, ob funktionelle Anpassung einen Einfluß auf die Entstehung der Zahnform besitzt, eine Sonderstellung einzuräumen.

Bei den verschiedenen Sägezähnen der Sägehaie handelt es sich nur um qualitative Variation in der Produktion von Hautsubstanzen und Variation in der Wachstumstendenz der Odontoblasten (Entstehung des Trabeculardentins). Diese Vorgänge gehören meiner dritten Periode der phylogenetischen Zahnentwicklung an.

Auch für Sägezähne gilt, daß für die Beurteilung der Entstehung der Zahnform nur die Gestalt der Krone im nicht abgenutzten Zustand von Bedeutung ist.

STROMER ist einer Meinung mit mir, daß die Konkreszenzhypothese abzuweisen ist und daß funktionelle Anpassung eine Abänderung der Kronenform nicht bewirken kann, damit besteht zwischen STROMER und mir in der Beurteilung der alten Hypothesen über die Entstehung der Zahnform grundsätzlich kein Gegensatz.

Über die Frage, ob man berechtigt ist, aus den Vorgängen an Flossenstachelzähnen auf das Geschehen an Kieferzähnen Rückschlüsse zu ziehen, wird STROMER sich auf Grund meiner letzten Auseinandersetzungen neuerdings äußern. Übrigens haben sich gerade Palaeontologen, welche das Zahnsystem als spezielles Arbeitsgebiet wählten, meine Auffassung über die Entstehung der Zahnform zu eigen gemacht und der Freude darüber Ausdruck gegeben, daß endlich ein Weg gefunden, der das Prinzip der funktionellen Anpassung als Faktor bei der Entstehung der Zahnform ausschaltet, ein Prinzip, bei dessen Anerkennung aus der Zahl der widersprechenden Tatsachen nicht herauszufinden sei.

Im Felde, den 3. September 1918.

[Eingegangen am 3. November 1918.]

Nachdruck verboten.

Ein Beitrag zur Morphogenese des „Dens in Dente“.

Von Dr. med. dent. TH. DE JONGE COHEN,
Assistent für Zahnanatomie an der Reichsuniversität in Utrecht.

Mit einer Tafel.

(Aus dem anatom. Laboratorium der Städtischen Universität zu Amsterdam.)

Der Gegenstand, dem ich einige Worte widmen möchte, ist nicht mehr neu: die erste Beschreibung des Dens in dente datiert bereits aus einer Zeit, die mehr als 20 Jahre zurückliegt. Doch können wir diesem Hinweise hinzufügen, daß diese erste Beschreibung bisher zugleich die einzige dieser Art geblieben ist, woraus gefolgert werden kann, daß die genannte Formabweichung wohl zu den außerordentlichen Seltenheiten zu rechnen ist, und daß es wohl ein sehr glücklicher Zufall war, daß ich bei einer Untersuchung nach der Wurzel-differenzierung unserer Prämolaren Gelegenheit hatte, nicht nur die Abweichung selbst in ihrer reinsten Form festzustellen, sondern gleichzeitig an Hand einer Serie von Präparaten die allmähliche Entwicklung des Dens in dente verfolgen zu können.

Der erste, der sich mit der Formbeschreibung und Formerklärung des Dens in dente beschäftigte, war BUSCH, der drei Fälle beschrieb: einen ersten Schneidezahn und einen überzähligen Schneidezahn, beide im Oberkiefer, sowie einen zweiten Schneidezahn im Unterkiefer. Bei allen drei war die linguale Hälfte des Zahnes — das Deuteromer²⁾ — also — so stark entwickelt, daß sich auch bei dem unteren Schneidezahn — was wohl eine außerordentlich seltene Erscheinung ist — auf der Krone ein selbständiges linguales Höckerchen (*D*) zeigte.

Man bemerkt in der genannten Beschreibung sofort, daß BUSCH selbst keinen Verband zwischen der letztgenannten Struktur-anomalie

1) Während der Niederschrift der vorliegenden Arbeit teilt uns der Autor mit, daß ihm der in der Österreichisch-ungarischen Vierteljahrsschrift für Zahnheilkunde, Jahrgang 1918, erschienene Aufsatz von HANS MORAL: „Eine seltene Zahnmißbildung (Dens in dente)“ aus Gründen, die durch die Kriegsverhältnisse bedingt sind, zur Zeit der Abfassung seines Artikels unbekannt war und er daher MORAL'S Arbeit nicht erwähnen oder referieren konnte.

2) Nomenklatur BOLKS.

und der Entwicklung des Dens in dente legt; im Gegenteil betrachtet er die kräftige Entwicklung der lingualen Hälfte der drei beschriebenen Inzisivi, abgesehen von einem Falle, als Koaleszenzerscheinung; gerade daher bespricht er seine Fälle unter der Rubrik: „Verschmelzung und Verwachsung der Zähne des Milchgebisses und des bleibenden Gebisses.“ Den Dens in dente betrachtet er als Komplikation und erklärt er dementsprechend, daß „das eine Zahngebilde das andere zirkulär umwachsen hatte“.

Diese Hypothese wird durch kein einziges positives Argument gestützt, im Gegenteil erweist sie sich strittig gegenüber dem ebenfalls von Busch festgestellten Vorhandensein einer radiären Schmelzbekleidung des Dens in dente. Diese Schwierigkeit fällt indessen weg, sobald wir den Dens in dente auf eine „Teilerscheinung“ einer im Nachstehenden noch näher zu behandelnden progressiven Formvariation zurückbringen.

Ich selbst traf den Dens in dente nicht nur bei Schneidezähnen an, sondern ebenfalls bei dem ersten unteren Prämolaren. Ebenso wie in den von Busch beschriebenen Fällen war die Entwicklung des Dens in dente mit einer ausgesprochen progressiven Entwicklung des Deuteromers verbunden, sodaß ich als angebracht erachtete, der Frage näherzutreten, ob der Koinzidenz von Dens in dente mit progressiver Entwicklung der lingualen Zahnhälfte nicht eine bestimmte Bedeutung zukommt.

Eine nähere Besprechung des Verlaufes dieser Entwicklung wird uns Gelegenheit bieten, diese Frage zu beantworten.

In den meisten Handbüchern der Zahnanatomie werden unsere unteren Prämolaren schlechtweg einwurzelig genannt. Diese Auffassung ist richtig, solange wir auf dem rein formbeschreibenden Standpunkt stehen, denn Manifestierung von mehreren, vollkommen getrennten Wurzeln kommt bei den unteren Prämolaren verhältnismäßig wenig vor. Eine umso häufigere Erscheinung ist, besonders bei dem ersten Prämolaren, unvollständige Wurzelteilung.

Diese Spaltung erfolgt, wie aus den Photos der Präparate erhellt, von einigen besonderen Abweichungen abgesehen, konstant von der mesialen Seite aus (Abb. 1¹), sodaß in einem weiteren Stadium zwischen mesialer und distaler Wurzelfläche nur ein dünnes Septum übrig bleibt (Abb. 1²⁻⁴), das noch immer eine Verbindung zwischen Protomer und Deutomer bildet. Erst wenn auch dieses Septum verschwindet, kann man von bukkaler und lingualer Wurzel sprechen, jedoch kommt vollständige Trennung, wie schon gesagt, nicht allzu oft vor.

Daneben ist als zweite Progression Spaltung des bukkalen Wurzelgebietes in eine mesio- und eine disto-bukkale Wurzel bekannt, so-

daß wir als Endstadium der Wurzeldifferenzierung vollständige Spaltung in zwei bukkale Wurzeln und eine linguale kennen¹⁾.

Soviel über die normalen Spaltungsercheinungen der Wurzeln. Wie gesagt: primär ist die von der mesialen Seite ausgehende, sagittale Wurzelspaltung. Kleine Abweichungen in dem historischen Verlaufe der beschriebenen Progression können vorkommen, sie sind jedoch nicht von prinzipieller Bedeutung und können also hier des weiteren außer Betracht bleiben. Hauptsache ist, festgestellt zu haben, daß die mesiale Wurzelwand, die auf horizontalem Querschnitt ursprünglich als schwach gebogene Linie von bukkal nach lingual verläuft, sich auf ungefähr einem Drittel ihrer Länge (von lingual an gerechnet) umzustülpen beginnt, wodurch der ganze Aspekt von Radix und Pulpa verändert wird.

Soviel über den horizontalen Querschnitt. Nehmen wir nun einen bukko-lingualen (vertikalen) Durchschnitt der Wurzel vor, und zwar derart, daß die mesiale Einstülpung intakt bleibt (in der Regel erweist sich dies nur bei noch jungen Exemplaren als möglich, wo die Aussicht auf teilweise oder völlige Obturation der Wurzelpulpa noch so gut wie ganz ausgeschlossen ist), dann sehen wir, daß diese Einstülpung gleichsam einen Knochenmantel²⁾ in der Pulpa bildet.

1) Obwohl damit der definitiven Publizierung vorgegriffen wird, sei es mir vergönnt, nunmehr die folgenden Ziffern zu geben:

		I P ₁ einwurzelig		II. Mehrwurzelig		III. Gesamtzahl
		Mesiale Wurzelfläche		Mesiale Wurzelfläche		1990
		glatt	gefurcht	eingeschnürt	gespalten in bukkale und ling. Hälfte	
Bukkale Wurzelfläche	glatt	666	680	421	129	
	gefurcht	1	13	65	15	
Gesamt- zahl		667	693	486	144	

2) Histologisch besteht dieser Knochenmantel natürlich nicht aus Knochen-
gewebe, sondern aus Dentin und — peripher — Zement.

dessen Aspekt sich je nach dem Entwicklungsstadium, in welchem sich dieser Knochenmantel befindet, ändert (Abb. 2¹⁻³).

Würden wir den Mantel von Abb. 2³ in mesio-distaler Richtung treffen, dann würden wir einen Durchschnitt erhalten wie in Abb. 3.

Wir finden dann einen Knochenmantel, der nicht mehr seiner ganzen Höhe nach mit der mesialen Wurzelwand verbunden ist, sondern sich teilweise von der Einstülpung abgeschnürt hat.

Sollte diese Abschnürung sich bis unten hin fortgesetzt haben, dann ist es klar, daß sich in dem Lumen der Wurzel eine neue, sekundäre Wurzel entwickeln muß, die ebenso wie die primäre aus Zahnbein und Zement aufgebaut und im Durchschnitt ihr gleich ist.

Wenn diese Hypothese jedoch richtig sein soll, dann ist es klar, daß sich der Zement der sekundären Wurzel des Dens in dente also zentral von der Dentinbekleidung befinden muß.

Tatsächlich habe ich nun in der Zahnkollektion des Herrn Professors BOLK einen unteren Prämolare gefunden, bei dem sich völlig frei in der Pulpahöhle eine sekundäre Wurzel entwickelt hatte.

Nicht nur war der Zement der sekundären Wurzel (man könnte von einer Radix centralis sprechen) peripher mit Dentin bekleidet, sondern es gab noch ein weiteres beredtes Argument für die Richtigkeit meiner Auffassung, nämlich die Lokalisation der sekundären Wurzel, welche, obwohl sie völlig frei in der primären Wurzel liegt (wenn auch nicht in der gleichen Achse), doch so weit nach mesialwärts verschoben ist, daß sich die mesialen Wurzelflächen von beiden beinahe berühren, insbesondere dort, wo Einstülpung und Abschnürung stattgefunden haben müssen.

Auch BUSCH weist bei der Beschreibung seiner Fälle auf die Topographie der beiden Wurzeln hin: „Aus der mikroskopischen Betrachtung der Zahnschliffe sowie aus den Photographien geht nun klar und deutlich hervor, daß hier in der Tat das eine Zahngebilde das andere zirkulär umwachsen hatte. Das höchst merkwürdige Verhalten besteht nun aber darin, daß bei dem äußeren Zahngebilde der Schmelz nach außen gewandt war, bei dem innern Zahngebilde aber nach innen. Das Verhältnis der beiden Zähne war also dasjenige von zwei Handschuhfingern, von denen man den einen in den andern hineingesteckt hat, so aber, daß der innere Handschuhfinger zuerst umgewendet wurde, so daß seine farbige Seite nach innen kam. An der Dentinseite waren beide Zahngebilde zum Teil miteinander verschmolzen, zum Teil aber

ließen sie einen freien Raum übrig, welcher jedenfalls während des Lebens von weicher Pulpenmasse erfüllt war.“¹⁾2)

Die Frage, ob wir den Dens in dente in der Krone oder aber in der Wurzel antreffen werden, ist völlig von der Art und Weise der Differenzierung abhängig, und so werden wir sehen, daß bei den Prämolaren der Dens in dente in der unteren Hälfte der Wurzel lokalisiert bleibt. Bei den Inzisivi, wo sich die Einstülpung, was beiläufig bemerkt sei, von inzisal nach apikal entwickelt, wird auch die Krone die besprochene Abweichung aufweisen. Schließlich ist noch zu bemerken, daß sich sowohl die von BUSCH beschriebenen Fälle als die meinen dadurch auszeichnen, daß bei keinen von ihnen die Wurzelspitze ganz geschlossen ist, und die Frage ist also berechtigt, welchen Einfluß die Entwicklung der primären Wurzel auf die Form der sekundären Wurzel ausüben wird: wird diese letztere wirklich in der primären ganz frei bleiben?

Hier zeigt uns nun die Wurzelformation der Prämolaren mit normaler Wurzeleinschnürung den Weg: Bei diesen biegt sich der sekundäre Knochenmantel an drei Seiten bukkal, distal und lingual in die gleichnamigen Flächen der primären Wurzel um, und so wird der Knochenmantel, falls derselbe sich auch mesial abschnürt (und er also auch mit der mesialen Fläche völlig frei in der primären Wurzel zu liegen kommt), ebenfalls in die gleichnamige Fläche der primären Wurzel umbiegen. Auf diese Weise erhalten wir dann statt eines mehr oder weniger konisch verlaufenden Apex einer Wurzelspitze, eine Einstülpung, welche sich am besten mit der Einstülpung des Bodens einer Flasche vergleichen läßt. Von derartig geformten Präparaten bilde ich in Abb. 5 u. 6 zwei ab, die eine ist in sagittaler Richtung offengelegt, die andere verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Backer, Arzt in Amsterdam, der so bereitwillig war, eine Röntgenaufnahme anzufertigen (Abb. 6 links bukkal, rechts lingual). Bei beiden ist zu bemerken, daß die sekundäre Wurzel, der Dens in dente, auch im erwachsenen Zustande hohl bleibt; ihre Exkavation endigt aufwärts in einer ziemlich scharfen Spitze, ebenso wie übrigens der Dens in dente selbst.

1) Prof. Dr. Busch, Über Verschmelzung und Verwachsung der Zähne des Milchgebisses und des bleibenden Gebisses. D. M. für Z. 1897, Heft 11.

2) Von einer näheren Besprechung der Inzisivi will ich indes absehen, da dieser Gegenstand schon vor geraumer Zeit seitens van LOON studiert worden ist und die Publikation seiner Untersuchungen in kurzem zu erwarten ist.

(Eingegangen am 30. November 1918.)

Nachdruck verboten.

Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Hypoglossusbahn.

Von Dr. BUDE,

1. Assist. d. chir. Klinik d. Lindenburg, Direktor: Geh. Rat Prof. Dr. TILMANN.

Mit 2 Abbildungen.

Aus der Cölner Akademie für praktische Medizin.

In Nachstehendem soll das Ergebnis einer im Jahre 1914 in der Festschrift der Cölner Akademie für praktische Medizin veröffentlichten Arbeit einem größeren Leserkreise zugänglich gemacht werden.

Es handelt sich um einen Fall von Rhachischisis anterior im Bereich des 3. und 4. Zervikalsegments, der in Band 52 der ZIEGLERSchen Beiträge ausführlich beschrieben ist und deswegen besonders bemerkenswert ist, weil ein erhalten gebliebener

neurenterischer Verbindungsstrang vom Boden der kaudalwärts verbreiterten Rautengrube zur Kardia des Magens zog. Auch die oberen Zervikalganglien zeigten Entwicklungshemmung im Sinne eines verzögerten Schlusses des Medullarrohres. Sie boten auf beiden Seiten ein verschiedenes Verhalten, gemeinsam war ihnen, daß beiderseits vom ersten Zervikalganglion dicke sensible Wurzelfasern in die zugehörige Seitenfurche des Halsmarks übertraten. Rechterseits (Abb. 1) hingen Ganglionzervikale I und II kontinuierlich zusammen, und es ließ sich mikroskopisch deutlich nachweisen, daß die Ganglienzellen eine ununterbrochene Leiste bildeten. Interessant war ein hierdurch bedingter Folgezustand, der darin sich äußerte, daß die rechte

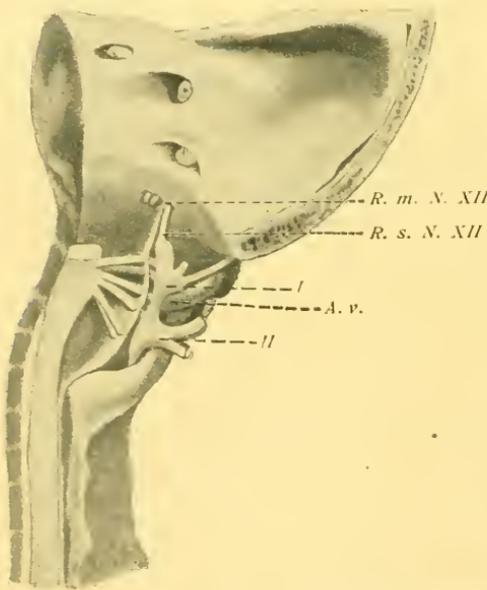


Abb. 1. *R. m. N. XII*: motorische Hypoglossuswurzel; *R. s. N. XII*: sensible Hypoglossuswurzel; *I*: Ganglion cervicale I; *II*: Ganglion cervicale II; *A. v.*: Art. vertebralis.

Atlasbogenhälfte nicht angelegt war. Linkerseits dagegen (Abb. 2) waren Ganglionzervikale I und II scharf von einander abgegrenzt, und zwischen beiden strebte der knöcherne Atlasbogenfortsatz der Mittellinie zu. Weiterhin

zeigte sich, daß in den Canalis N. hypoglossi nicht nur die normalen beiden motorischen Wurzelfäden eintraten, sondern daß sich ihnen extradural noch ein sensibler Wurzelfaden anschloß, dessen Ursprungsort auf beiden Seiten ein verschiedener war. Rechterseits entsprang er einer gangliösen Anschwellung, die knopfartig dem Ganglion zervikale I aufsaß. Linkerseits fand sich am Eingange des Canalis N. hypoglossi ein kleines Ganglion, das durch einen aus markhaltigen Fasern bestehenden Strang mit dem Ganglion cervicale I in Verbindung stand. Die Durchflechtung der motorischen und sensiblen Bestandteile ging im knöchernen Hypoglossuskanal vor sich.

Somit tritt im beobachteten Fall der N. hypoglossus als ein gemischter Nerv auf und kann den übrigen Spinalnerven als völlig gleichwertig an die Seite gestellt werden.

Ein Unterschied besteht auf beiden Seiten insofern, als nur linkerseits sich ein vollständig selbständiges sensibles Ganglion aus der primitiven Ganglienleiste herausdifferenziert hat, während rechterseits diese Sonderung unterblieb, und nur die der Summe der Dendriten der Nervenzellen entsprechenden Nervenfasern in den Hypoglossuskanal eintraten. Die Bedeutung des geschilderten Befundes liegt in folgendem: Nach der heutigen Anschauung ist nur der kaudale Teil des Kopfskeletts der Wirbeltiere aus ver-

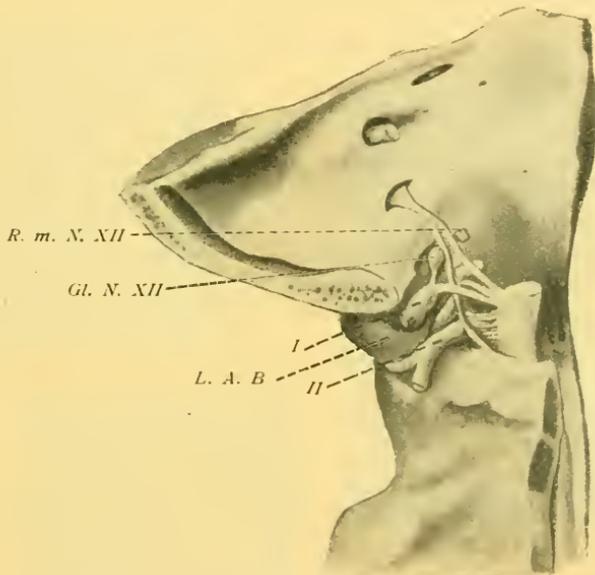


Abb. 2. R. m. N. XII: Abb. 1; Gl. N. XII: sensibles Hypoglossusganglion; L. A. B.: linke Atlasbogenhälfte; I: Abb. 1; II: Abb. 1.

schmolzenen Ursegmenten hervorgegangen, und zwar kommt hierfür bei Säugern nur das Occipitale in Betracht. Wenn das richtig ist, so muß auch der Nachweis geführt werden, daß der in dem durch Verschmelzung entstandenen Knochen gelegenen zwölfte Hirnnerv nicht als Einzelner angelegt ist, sondern ebenso der Vereinigung mehrerer spinaler Nerven-segmente seine Entstehung verdankt. Nun gehört zum Begriff des segmentalen Spinalnerven ein motorischer und ein sensibler Anteil, und nur das Auffinden des letzteren konnte die Beweiskette in dem Sinne endgültig schließen, daß auch der N. hypoglossus erst im Laufe der Entwicklung zum rein motorischen „Hirnnerv“ wird, während er seiner ursprünglichen Anlage nach zu den gemischten Spinalnerven gehört. Diese Umwandlung geht so vor sich,

daß die sensiblen Wurzeln ganz oder teilweise verloren gehen, während sich die motorischen Wurzeln zu einem einheitlichen Stamm zusammenfinden.

Über das in der Literatur über diese Verhältnisse Niedergelegte läßt sich mit kurzen Worten folgendes sagen: Ursprünglich hat der N. hypoglossus drei motorische Wurzeln, von denen die kranialste die schwächste ist und bald in der aufsteigenden Säugetierreihe verschwindet. Sensible Wurzeln besitzen nur die beiden kaudalwärts folgenden Ursprungsportionen, von denen die obere auch bald schwindet. Beim Schwein, der Mehrzahl der Wiederkäuer und sämtlichen Fleischfressern findet sich regelmäßig ein sensibler Bestandteil an der dritten am meisten schwanzwärts gelegenen Ursprungsportion. Weiter aufwärts in der Tierreihe bildet sich diese nicht nur völlig zurück, sondern auch die sensible Wurzel des I. Zervikalnerven ist äußerst reduziert oder kann auch völlig fehlen. Der Mensch steht in dieser Reihe zwischen den Insektenfressern und den Hundsaffen in der Nachbarschaft der Anthropoiden. Der ventrale Anteil des N. hypoglossus besteht bei ihm für gewöhnlich noch aus zwei Portionen. Befunde von sensiblen Wurzeln bei Menschen gehören zu den größten Seltenheiten, Näheres darüber findet sich in der Originalarbeit. Das Besondere des mitgeteilten Falles liegt darin, daß der sensible Wurzelfaden extradural entspringt und erst durch Vermittlung des Ganglion cervicale I seine Neuriten dem verlängerten Marke zuführt. Bisher war nur etwas von einem intradural gelegenen Ganglion bekannt, das für gewöhnlich stamm- und wurzelfaserlos war. Man muß also bei hierauf gerichteten Untersuchungen sein Augenmerk auch auf etwa vorhandene extradural gelegene und mit dem Ganglion cervicale I in Zusammenhang stehende sensible Hypoglossusbestandteile lenken.

Personalia.

Göttingen. Geh. Med.-Rat Professor Dr. FRIEDRICH MERKEL ist am 28. Mai 1919 gestorben. Nachruf folgt.

Hamburg. Professor Dr. FRIEDRICH MEVES in Kiel hat einen Ruf als ordentlicher Professor und Direktor der neu zu errichtenden anatomischen Anstalt der Universität erhalten und angenommen. Er hat bereits Anfang Mai d. J. sein neues Amt übernommen. (Adresse: Osterbeckstraße 6.)

INHALT. Aufsätze. Otto Aichel, Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform. II. Die Rostralzähne der Sägefische und das Prinzip der funktionellen Anpassung. S. 145—152. — Th. de Jonge Cohen, Ein Beitrag zur Morphogenese des „Dens in Dente“. Mit einer Tafel. S. 153—157. — Budde, Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Hypoglossusbahn. Mit 2 Abbildungen. S. 158—160. — Personalia. S. 160.

Abgeschlossen am 10. Juli 1919.

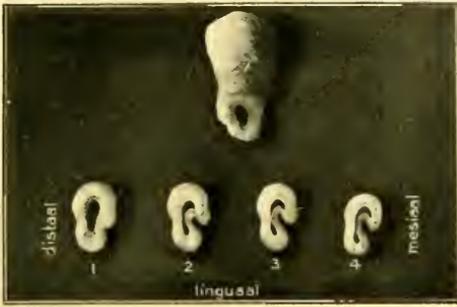


Fig. 1.



Fig. 3.

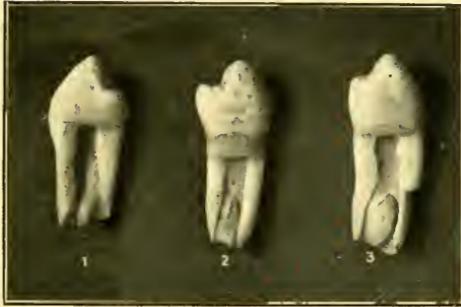


Fig. 2.

[mesiale Wurzelfläche]



Fig. 4.



Linguale und bukkale Hälfte des erwachsenen Dens in dente



Fig. 5 1 und 2.



Fig. 6.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 15. August 1919. ✻

No. 9/10.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Über die sog. Episternalbildungen bei den Säugetieren.

VON SIRI ÖHNGREN.

Mit 20 Abbildungen.

Aus dem zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.

Über die innerhalb der Säugetierklasse so stark variierenden sog. Episternalia gibt es eine ganz besonders reiche Literatur, in welcher dieselben in sehr verschiedener Weise beurteilt und homologisiert worden sind. Eine detaillierte Historik dieser Frage gibt EGGELING (1904), weshalb ich es für überflüssig halte, hier dieselbe zu wiederholen, sondern darf ich auf EGGELING verweisen.

Selbst möchte ich als Einleitung nur eine Übersicht derjenigen Untersuchungen und Theorien geben, welche den größten Einfluß auf die Auffassung des fraglichen Skeletteils gehabt haben; diejenigen hier zitierten Publikationen, welche nicht in dem von mir gegebenen Literaturverzeichnis angeführt, sind bei EGGELING nachzusehen.

Hier ist also die Frage von den Knochen oder Knorpelstücken, welche mit dem Manubrium und den medialen Schlüsselbeinenden in Verbindung stehen, und beim Menschen und bei anderen Primaten als Ossa suprasternalia und Sternoclavicularmeniscen, bei den übrigen Säugern meist als Episternalbildungen bezeichnet werden.

Die Grundlage der noch immer waltenden und in Hand- und Lehrbüchern am meisten wiedergegebenen Auffassung dieser sog. Episternalbildungen bei den Säugetieren hat GEGENBAUR 1864 geschaffen. Er untersuchte die Sternoclavicularverbindung einer größeren Anzahl von Säugetieren und kam dabei zu dem Ergebnisse, daß die Knochen oder Knorpelstücke, welche hier liegen, mit dem

Episternum der Reptilien homolog sind. Er fand, daß dieselben auch bei solchen Arten vorkommen können, denen ein Schlüsselbein fehlt. Bei den Monotremata treten sie in derselben Gestaltung wie bei den Sauriern auf. Der Ausgangspunkt der sogenannten Episternalbildungen der übrigen Säuger liegt nach GEGENBAUR bei den Beuteltieren, bei denen er ein knorpeliges, am kranialen Ende des Brustbeins gelegenes Episternum fand; dieses ist T-förmig, also aus einem unpaarigen Mittelstück und zwei Seitenstücken bestehend. Der unpaarige Teil ist nach GEGENBAUR homolog mit den Ossa suprasternalia beim Menschen, während die Seitenteile in den sog. Episternalia bei *Crocidura*, *Mus* u. a. sowie im Zwischenknorpel des menschlichen Sternoclaviculargelenkes wiedergefunden werden.

1868 erschienen PARKERS gründliche, groß angelegte Untersuchungen über den Schultergürtel. Nach ihm ist das Episternum der Saurier bei den Säugetieren verschwunden. Dagegen findet er das bei gewissen Anuren auftretende Omosternum bei den Säugetieren wieder, welche Bildung er mit dem paarigen Episternum GEGENBAURS homologisiert. Nach ihm handelt es sich aber um einen Präcoracoïdrest, welcher im intimen Anschlusse an die Schlüsselbeinspitze auftritt. Er gibt an, daß dieses Präcoracoïdeum in zwei Teile zerfällt, von denen der proximale sich zum Gelenkknorpel des Schlüsselbeins, während der distale sich zum Omosternum ausbildet, welches also auch dem Meniscus entspricht.

GÖTTE gab 1875 und 1877 Untersuchungen über die Anlage des Episternalapparates bei verschiedenen Wirbeltieren heraus. Das Schlüsselbein wird als ein Teil des primären Schultergürtels und das Episternum als ein Abschnürungsprodukt der medialen Schlüsselbeinspitzen aufgefaßt. Er hat bei seinen Untersuchungen über Saurier gefunden, daß sogar bei ihnen das Episternum vor dem Brustbein als Abkömmling der Schlüsselbeinspitzen angelegt wird. Außerdem nimmt er an, daß das Sauriersternum einst knorpelig präformiert gewesen ist. Seine Untersuchungsobjekte waren *Talpa* und *Lepus*, an welchen er fand, daß z. B. in dem *Talpamanubrium* sowohl die Brustbeinscheibe als das Episternum der Saurier steckt. GEGENBAUR sprach sich 1865 gegen eine Homologisierung des Episternums der Säuger und der Saurier aus, und zwar teils deshalb, weil dasselbe bei letzteren stets kranial-, nie ventralwärts vom Sternum liegt, teils weil das Säugerepisternum oft knorpelig, ligamentös oder verknöchert ist. Hiergegen bemerkt GÖTTE, daß PARKER bei einigen Säugern ein ventralwärts vom Sternum liegendes Episternum gefunden hat.

Eine eingehende Untersuchung des Episternalapparates der Säugetiere veröffentlichte C. K. HOFFMANN 1879. Wie GÖTTE faßt er das Schlüsselbein als einen Primordialknochen auf. Das sog. Episternum der Säuger ist nach ihm ein Abgliederungsprodukt des Schlüsselbeins, paarig angelegt, später zu einem T-förmigen Stücke verschmelzend, von welchem das Mittelstück mehr oder weniger vollständig mit dem costalen Sternum verwächst, während die Seitenstücke die paarigen Episternalia GEGENBAURS darstellen.

RUGE, welcher 1880 die Entwicklung des Brustbeines beim Menschen untersuchte, nimmt von GÖTTES Auffassung, daß andere als costale Elemente in das Manubrium eingehen, Abstand und äußert: „Ich konnte vielmehr bei allen menschlichen Föten nur die Überzeugung gewinnen, daß das Manubrium zu den Rippen in ganz gleicher Weise sich verhalte, wie es die folgenden Sternalabschnitte tun.“ Dagegen widerspricht er nicht der Auffassung, daß der *Cartilago interarticularis*

mit den zugehörigen sternalen und clavicularen Schichten homolog mit dem Episternum sei, während er die Frage betreffs der Phylogenie der Ossa suprasternalia offen läßt.

1899 hat GEGENBAUR seine frühere (1864) Auffassung gründlich verändert. Nach seiner späteren Ansicht gibt es bei keinen anderen Säugern als bei den Monotremen ein mit dem Saurierepisternum homologes Gebilde. Aber schon bei den Monotremen ist es insofern von demjenigen der Saurier abweichend, daß es als ein Belegknochen des hauptsächlich knorpeligen Prosternums auftritt. Diese Verschmelzung ist bei den übrigen Säugern so weit gediehen, daß das Episternum ganz in das Prosternum aufgegangen, welches seinerseits mit dem Manubrium verwachsen ist. Bei den Beuteltieren ist die Entwicklung noch nicht so weit gediehen, da hier das Prosternum noch vor dem ersten Rippenpaare erkennbar ist. Die Ossa suprasternalia beim Menschen sind Reste desselben. Was G. früher als paarige Episternalia bezeichnet hat, faßt er jetzt als von der Clavicula abge sonderte Knorpel auf. Er nennt sie Präclavium und weist ihre Verschiedenheit bei den verschiedenen Säugerordnungen nach; beim Menschen treten sie als Zwischenknorpel im Sternoclaviculargelenk auf. GÖTTES Untersuchungen haben ihn zu dieser Auffassung geführt, wenn er auch bei GÖTTE eine Erklärung betreffs des sog. Episternums vermißt. Den Zusammenhang des Präclavium mit Proster num bei Didelphys hält er aufrecht.

PATERSON (1901), welcher nachzuweisen versucht, daß das Sternum (bei Mus und beim Menschen) als selbständiger Skeletteil angelegt wird und erst sekundär mit den Rippen in Verbindung tritt, ist der Ansicht, daß Suprasternalknorpel, Manubrium, Meniscus sternoclavicularis und Clavicula gleichzeitig und getrennt aus einem gemeinsamen Blastem hervorgehen. Den Meniscus hält er für gleichwertig mit dem sternalen Teile des Clavicularknorpels.

Seine oben erwähnte Zusammenstellung schließt EGGELING (1904) folgendermaßen: „Der Hauptteil des Brustbeinhandgriffes der Säugetiere wird geliefert von der medianen Vereinigung des 1., 2. und eventuell 3. Rippenpaares. Von diesem Skelettstück erstreckt sich in kranialer Richtung ein Fortsatz von wechselnder Länge. Dieser ist hauptsächlich zurückzuführen auf Reste zugrunde gegangener Halsrippen. Dieser Fortsatz verbindet sich innig mit einer Gruppe von Skeletteilen, die aus der Claviculaanlage hervorgehen und deren eventuelle Ossifikation von dem dermalen Episternum niederer Formen herzuleiten ist. Meist besteht diese Gruppe von Skeletteilen aus einem unpaaren Mittelstück und Seitenstücken. Das unpaare Mittelstück kann mehr oder weniger, selbst bis zum völligen Verschwinden von dem kranialen Fortsatz des costalen Brustbeines assimiliert werden. Auch die beiden Seitenstücke kommen in sehr verschiedenen Entwicklungsgraden vor. Das Mittelstück ist seiner ersten Anlage nach paarig, da es aus der medianen Verschmelzung der beiden Enden der Claviculaanlagen entsteht. Dieses ursprüngliche Verhalten kann sich erhalten, indem keine Verschmelzung stattfindet, sondern die beiden Hälften auseinanderrücken. Diese werden repräsentiert durch die beiden Knöchelchen, die dem oberen Brustbeinrand von *Dasyus sexcinctus* aufsitzen, wahrscheinlich auch durch die beiden distalen Knorpelchen, die bei manchen Nagern in der Sternoclavicularverbindung ontogenetisch auftreten und durch Ossa suprasternalis, resp. die Suprasternalknorpel des Menschen. Den Seitenstücken, die mehr oder weniger scharf von den sternalen

Enden der Schlüsselbeine sich abgliedern, entsprechen die Knorpelstäbchen zwischen Suprasternalknochen bei *Dasypus*, der proximale Knorpel bei manchen Nagerembryonen und der Sternoclavicularmeniscus des Menschen“.

1906 folgert EGGELING aus eigenen und LÉBOUCQ'schen Beobachtungen, daß im menschlichen Manubrium der sternale Rest einer Halsrippe enthalten sei. Bei den didelphen Säugern verbinden sich die Clavicula durch das Präclavium mit dem präcostalen Skelettteil. Wie weit im Präclavium das dermale Episternum enthalten ist, bleibt unklar.

Einige frühere Arbeiten sind EGGELING entgangen. So BROOM (1900), welcher die Ansicht vertritt, daß bei den Beuteltieren die sog. lateralen Episternalia homolog mit vorderen Elementen des Sternum, und obgleich er sich der Auffassung PARKERS nicht unbedingt anschließt, daß sie den Omosterna der Amphibien homolog sind, sagt ihm diese Hypothese dennoch zu. Die von ihm gemachten gründlichen Untersuchungen betreffen Beuteltiere (*Trichosurus*, *Pseudochirus*, *Petrogale*), welche ja stark von *Didelphys* verschieden sind. Besonders hervorzuheben ist, daß er bei einem 8,5 mm langen Embryo von *Trichosurus* ein selbständiges Epicoracoideum nachweisen konnte, welches im Verlaufe der individuellen Entwicklung rückgebildet wird, sowie ein Coracoideum, welches Sternum und Scapula verbindet. Er spricht sich entschieden dagegen aus, daß Reste des Präcoracoideum in der Clavicula der Beuteltiere enthalten wären, und ist der Ansicht, daß der in der Clavicula auftretende Knorpel sekundär ist. Omosternum hat mit dem Präcoracoideum nichts zu tun.

L. P. KRAVETZ (1905) umfaßt auf Grund von Untersuchungen an Schweineembryonen die von PATERSON vertretene Ansicht, daß das Sternum ursprünglich selbständig angelegt wird und erst später mit den Rippen in Verbindung tritt. Der „Episternalapparat“ ist bei *Mus musculus* untersucht worden, und hält er denselben für das Produkt eines indifferenten, zwischen den Claviculaspitzen und dem Prästernum gelegenen Gewebes. Einen Grund gegen die Annahme, daß das sog. Episternum ein Derivat der Clavicula ist, findet KRAVETZ darin, daß der Knorpelkern erst in der Nähe des Sternum und nicht in derjenigen der Claviculaspitze auftritt.

CHARLOTTE MÜLLER (1906) fand, daß beim Menschen zwischen Sternum und Claviculaspitze eine Zellenplatte zur Anlage kommt, welche intim mit den besagten Nachbargebilden verbunden ist. Nachdem diese Platte das Vorknorpelstadium erreicht hat, erfolgt eine Auflockerung im medialen Teile, während lateralwärts die nunmehr paarigen Bildungen sich von den Claviculaspitzen abtrennen und in das Manubrium eingehen, so daß sie nach dem 2. Fötalmonat nicht länger als besondere Teile nachzuweisen sind. Nach M. sind es Episternalbildungen.

WHITEHEAD und WADDELL (1910) sprechen die Ansicht aus, daß das mediale Element, welches in dem Sternum bei *Sus*, *Felis* und *Homo* enthalten ist, dem Episternum der Nicht-Säugetiere entspricht.

A. ZIMMERMANN (1912) hat 37 Schafe und Embryonen derselben untersucht, um die bei diesen Tieren früher angegebenen Episternalia — bei einer Form ohne Schlüsselbeine besonders auffallend — wiederzufinden. Das Ergebnis war durchaus negativ.

Die in unseren Lehrbüchern gewöhnliche Darstellung dieses umstrittenen und unklaren Gegenstandes ist diejenige GEGENBAURS vom Jahre 1864; die Ossa suprasternalia werden als Mittelstück eines unpaaren Episternums und die Cartilagine interarticularae als Seitenteile desselben aufgefaßt.

Von besonderer Bedeutung für die vorliegende Aufgabe sind die neuerdings von FUCHS gemachten Beobachtungen an *Talpa* und *Lepus*. Aus praktischen Gründen berücksichtige ich dieselben erst in der folgenden Zusammenfassung.

Leider haben mich andere Verpflichtungen davon abgehalten, meinen eigenen Untersuchungen diejenige Ausdehnung zu geben, welche ich, um in dieser Frage zu einem befriedigenden und abschließenden Ergebnisse zu gelangen, für notwendig erachte. Ich habe, um künftigen Auseinandersetzungen einen morphologisch möglichst günstigen Ausgangspunkt zu bieten, meine Untersuchungen auf einige Insectivoren, Nager und Didelphys beschränkt. Die betreffenden Skeletteile sind teils als Ganzpräparate nach Durchsichtigmachen vermittelst Nelkenöls, teils an Schnittserien, meistens mit Hämalau, Boraxkarmin, Erythrosin oder Kongorot gefärbt, untersucht worden.

Insectivora.

Nach LECHE (1907) wird bei den Centetidae das sog. Episternum von starken, paarigen Knorpelscheiben, welche Clavicula und Manubrium verbinden, gebildet. Bei den meisten Centetiden sind dieselben recht

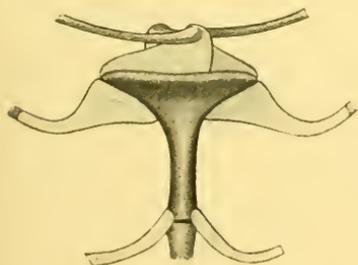


Abb. 1.

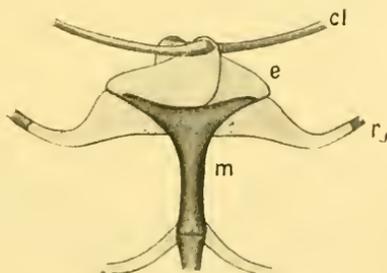


Abb. 2.

Abb. 1 u. 2. *Microgale dobsoni*, ausgewachsenes Individuum. 1. Von der ventralen, 2. von der dorsalen Seite.

cl Clavicula; e „Episternum“; m Manubrium; r₁ erste Rippe. (Dieselben Bezeichnungen sind für alle folgenden Abbildungen gewählt.)

groß, liegen dorsalwärts vom Manubrium und überlagern einander ebenso wie die medialen Clavicularenden in der ventralen Medianlinie, wie aus den hier wiedergegebenen Abbildungen (Abb. 1 u. 2) ersichtlich ist¹⁾. LECHE macht am angeführten Orte auf die Ähnlichkeit

¹⁾ Die von LECHE früher (in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Säugetiere. Taf. 97, Fig. 3) gegebene Abbildung dieses Organs bei *Eriulus setosus* ist, wie derselbe mir mitteilt, nach einem getrockneten Skelett angefertigt und deshalb irreführend.

dieser sog. Episterna bei den Centetiden mit den Epicoracoidea der Kloakentiere aufmerksam, sowie darauf, daß die ersteren stets knorpelig verbleiben.

Obgleich also die Centetiden mit ihrer anscheinend primitiven „Episternalbildung“, welche an das Epicoracoideum mancher Amphibien gemahnt, besonders geeignet erschienen, um Beiträge zur Beantwortung der vorliegenden Fragen zu geben, sind doch bisher wenige Untersuchungen an denselben angestellt worden.

HOFFMANN (1879) gibt Beschreibung und Abbildung des „Episternum“ bei *Ericulus* („Centetes“) *setosus*, leider ohne eine Angabe über das Alter der untersuchten Individuen zu geben. Er bezeichnet den Episternalapparat als das claviculare Sternum, und es soll aus

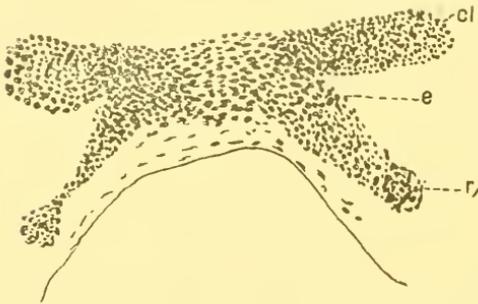


Abb. 3. *Centetes ecaudatus*, Embryo, 11 mm.
Frontalschnitt.

einem medialen unpaaren und paarigen Seitenstück bestehen. Alle drei und die Claviculaspitzen werden als ein Continuum angelegt; dann sondert sich das Mittelstück ab und verwächst mit dem costalen Sternum. In dem Bindegewebe, welches Mittelstück, Seitenteile und Claviculum verbindet, treten reichliche Knorpelzellen auf.

Ich habe zu meiner Verfügung Embryonen sowie junge und erwachsene Tiere von *Centetes ecaudatus* gehabt.

Stadium I: Embryonen von 11 mm Scheitel-Steißlänge, von denen sowohl Frontal- als Querschnittserien angefertigt sind. An den Frontalschnitten erkennt man, wie die Rippen und das Schulterblatt sich noch auf dem Vorknorpelstadium befinden, und daß das Brustbein noch nicht seine definitive Gestalt angenommen hat. Die Clavicula ist bereits im scapularen und medialen Teil verknöchert; etwas entfernt vom sternalen Ende, in dem die Vorknorpelzellen dicht angehäuft stehen, tritt junges Knorpelgewebe auf. Ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen Schlüsselbein und Schulterblatt ist nicht nachweisbar. An dem künftig vom „Episternum“ einzunehmenden Platze liegt eine dichte Vorknorpelzellenanhäufung (Abb. 3). Diese Anhäufung hat etwa dieselbe Form wie das künftige „Episternum“. Diese Zellenhaufen stehen mit den Schlüsselbeinspitzen in unmittelbarer Ver-

bindung. „Episternum“ und Claviculaspitzen verbinden sich mit den entsprechenden Teilen der entgegengesetzten Seite durch ein aus eben solchen, wenn auch etwas spärlicher stehenden Zellen bestehendes Gewebe. Bei diesem, dem jüngsten untersuchten Individuum, findet sich also im ventralen Teil des Schultergürtels eine Blastemscheibe, in der aber durch die Anordnung der Zellen das „Episternum“ den Eindruck einer paarigen Bildung macht.

An Querschnitten ist der Bau des Schlüsselbeins leichter festzustellen. Dasselbe ist in seinem scapularen Ende verknöchert (Abb. 4), aber etwa in der Mitte tritt Knorpel mit großen Zellen und geringer Zwischensubstanz auf. Knorpel gleicher Art findet sich in der Gelenkhöhle des Schulterblattes. Zwischen Episternum und dem Schlüsselbeinende besteht ein intimer Zusammenhang.

Stadium II: Bei einem Embryo von 25 mm Scheitel-Steißlänge, auf Querschnitten untersucht, hat in dem Schulterblatt die Verknöcherung begonnen. Das Schlüsselbein besteht in seinem scapularen Teil aus Knochen und besitzt fast seiner ganzen Länge nach Knochenlamellen, wäh-

rend das Innere vom sternalen Ende bis etwa zwei Drittel der Gesamtlänge durch einen soliden Knorpelstab mit recht großen Zellen gebildet wird (Abb. 5). Die „Episterna“ stimmen im ganzen mit dem Verhalten von Stadium I überein: doch liegen die Zellen dichter aneinandergedrängt. Die „Episterna“ machen auch nicht den Eindruck von Paarigkeit, da die Zellen in der Mittellinie fast ebenso dicht wie in den Seitenteilen stehen.

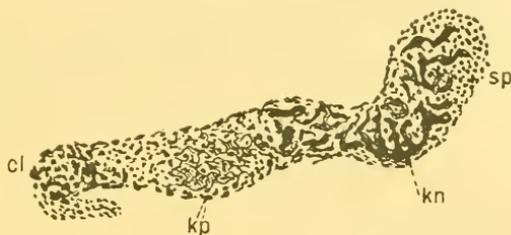


Abb. 4. *Centetes ecaudatus*. Embryo, 11 mm. Clavicula, Längsschnitt.

sp scapulares Ende; *st* sternales Ende derselben; *kn* Knochen; *kp* Knorpel. (Dieselben Bezeichnungen sind für alle folgenden Abbildungen gewählt.)

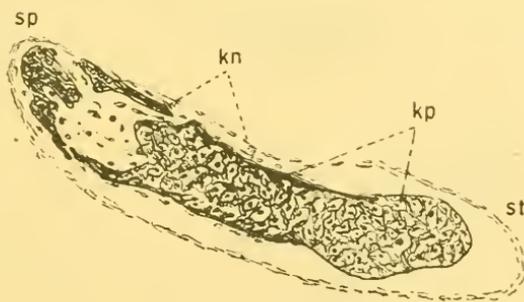


Abb. 5. *Centetes ecaudatus*. Embryo, 25 mm. Clavicula, Längsschnitt.

Stadium III: Ein Embryo von 7,2 cm Scheitel-Steißlänge, auf Frontalschnitten untersucht. Der Brustbeinkörper ist verknöchert, aber das Manubrium noch knorpelig. Das Schlüsselbein ist im scapularen Ende verknöchert, während in der Mitte noch große Knorpel- nester, teilweise in Verknöcherung begriffen, vorhanden sind (Abb. 6 u. 6 a). Sternalwärts besteht das Schlüsselbein aus großzelligem Knorpel mit kleineren, gedrängter stehenden Zellen an der Spitze. Die topo-

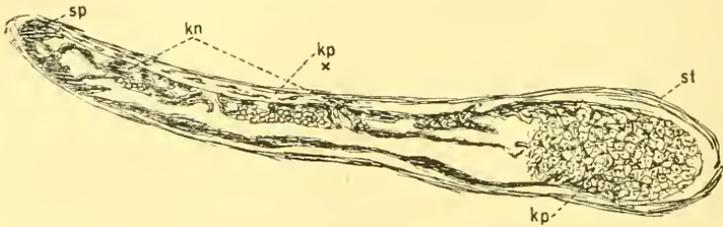


Abb. 6.

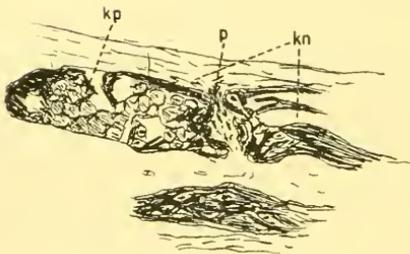


Abb. 6a.

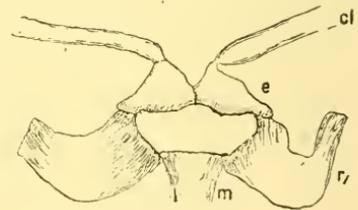


Abb. 7.

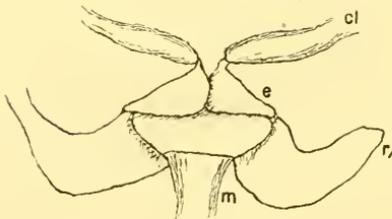


Abb. 8.

Abb. 6. *Centetes ecaudatus*. Embryo, 7,2 mm. Längsschnitt durch die Clavicula.

Abb. 6a. Die mit x bezeichnete Stelle der vorigen Abbildung bei stärkerer Vergrößerung. P Periostknospe.

Abb. 7 u. 8. *Centetes ecaudatus*. Embryo, 7,2 cm. Abb. 7 von der ventralen Seite, Abb. 8 von der dorsalen Seite.

graphischen Verhältnisse sind aus Abbildung 7 u. 8 zu ersehen. Die großen „Episterna“ überlagern dorsalwärts mit ihrem Hinterrande das Manubrium und das vorderste Rippenpaar. Sie reichen bis zur Mittellinie, ja überlagern einander hier um ein Geringes. Das Schlüsselbein befestigt sich an der kranialen und medialen Spitze des „Episternum“, so daß die Schlüsselbeinenden einander ganz nahekommen. Die Verbindung zwischen „Episterna“ und Schlüsselbein einer- und Manubrium

andererseits wird durch Knorpelzellen führendes Bindegewebe vermittelt. Das Episternalgewebe (Abb. 9) ist junger Knorpel auf derselben Ausbildungsstufe wie dasjenige der Schlüsselbeinspitzen, während Manubrium und Rippen aus reifem Knorpel bestehen. Der ganze Episternalapparat ist von einer Bindegewebskapsel, welche sich an das Schlüsselbein, Manubrium und erstes Rippenpaar befestigt, umschlossen.

Stadium IV: Junges Tier von 9,1 cm Scheitel-Steißlänge. Am Manubrium hat die Verknöcherung angefangen und am Schlüsselbein ist dieselbe fast abgeschlossen, nur in den sternalen Spitzen des letzteren hat sich noch Knorpel erhalten. Wie aus Abb. 10 ersichtlich ist, sind die „Episterna“ einander noch näher gerückt als beim Stadium III und überlagern einander in noch größerer Ausdehnung als bei diesem. Im Zusammenhang hiermit liegen auch die Schlüsselbeinenden übereinander.

Im Verhältnis zu den umliegenden Skeletteilen sind übrigens die „Episterna“ hier etwas kleiner als beim Stadium III; sie bestehen aus Knorpel mit großen Zellen mit mäßiger Zwischen substanz, und sind weniger weit entwickelt als die übrigen Teile

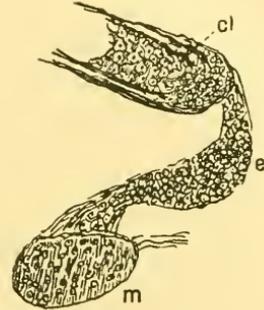


Abb. 9 *Centetes ecaudatus*. Embryo, 7,2 cm. Querschnitt.

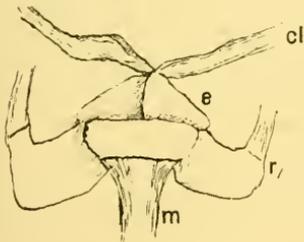


Abb. 10.

Abb. 10. *Centetes ecaudatus*. Junges Tier, 9,1 cm. Von der ventralen Seite.

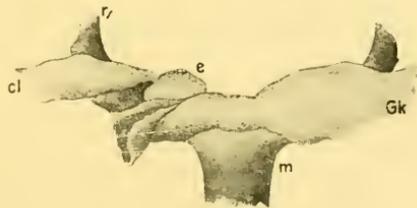


Abb. 11.

Abb. 11. *Centetes ecaudatus*. Erwachsenes Individuum. Von der ventralen Seite. *Gk* Gelenkkapsel.

des Schultergürtels. In den Ligamentenlagen derselben mit Schlüsselbein, Manubrium und erstem Rippenpaar finden sich Knorpelzellen.

Stadium V: Ein erwachsener *Centetes ecaudatus*, aus dem der Sternalapparat herauspräpariert ist, dessen Lage aus Abb. 11 hervorgeht. Wie aus derselben ersichtlich ist, sind hier die sog. Episterna verhältnismäßig viel kleiner als bei den vorhergehenden Stadien. Sie

liegen auch viel weiter lateralwärts, weshalb weder sie noch die Spitzen der Claviculae einander in der Mittellinie überlagern. Sie liegen nicht rein kranialwärts vom Manubrium, sondern überlagern dieses und das erste Rippenpaar an der Dorsalfläche mit ihren Spitzen. Bei diesem erwachsenen Centetes sind Manubrium und Clavicula verknöchert, aber aus den Schnitten geht hervor, daß in den „Episterna“ keine Spur von Verknöcherung vorkommt, sondern daß sie ganz und gar aus Knorpel bestehen. Mit den Claviculaspitzen, dem Manubrium und dem ersten Rippenpaar sind sie durch Bindegewebe befestigt, welches besonders stark nach den Rippen zu ist.

Zusammenfassung: Wie aus dem Obenstehenden hervorgeht, sind die sog. Episterna verhältnismäßig viel stärker bei jüngeren Individuen des Centetes ecaudatus als bei völlig erwachsenen entwickelt. Den Höhepunkt ihrer Ausbildung haben die „Episterna“ bei den von mir untersuchten Individuen im Stadium IV erreicht; sie erinnern hier an das Verhalten bei anderen Centetiden im erwachsenen Zustande, wie aus einem Vergleich der Abb. 10 mit Abb. 1, die das „Episternum“ von Microgale, jedenfalls der ursprünglichsten der recenten Centetidengattungen, darstellt. Bei beiden gemahnen die großen, paarigen, knorpeligen, kranial- und etwas dorsalwärts vom Manubrium liegenden, einander in der Mittellinie überlagernden Gebilde an Verhältnisse, welche unterhalb der Säugetierklasse wiedergefunden werden, nämlich bei den Anura arcifera, welche durch die sich überlagernden Epicoracoïden gekennzeichnet werden, sich in dieser Beziehung gewissen Urodelen anschließen und nachweislich den ursprünglichsten Zustand des Schultergürtels darstellen. Die Homologie dieser Epicoracoïdea und der „Episterna“ kann offenbar nicht beanstandet werden. Bei besagten Anura geht das Schlüsselbein ebenfalls vom oberen Rande der Coracoidscheibe aus. Bei vielen Eidechsen findet man bekanntlich entsprechende, einander überlagernde Epicoracoïdea wieder. Noch bei den Kloakentieren hat sich derselbe Zustand der Epicoracoïdea erhalten. Beim erwachsenen Centetes mit seinen relativ kleineren, mehr lateralwärts liegenden „Episterna“ haben sich Zustände angebahnt, welche an das Verhalten bei anderen Säugern, z. B. bei Arvicola (s. unten) erinnern.

Außerdem bemerken wir, daß bei Centetes ecaudatus die sog. Episterna paarig angelegt werden und teils mit den Schlüsselbeinspitzen, teils mit Vorknorpelgewebe zusammenhängen, welches die gegenseitigen Schlüsselbeinspitzen und die „Episterna“ miteinander verbindet. Aus

diesem Vorknorpel geht dann später dasjenige Bindegewebe, welches die Episterna mit den Schlüsselbeinspitzen, dem Manubrium und dem ersten Rippenpaar verbindet, hervor. Sie entwickeln sich langsam, und noch beim jugendlichen Tier bestehen sie aus jungem Knorpel. Ich habe bei den von mir untersuchten Individuen nicht den von HOFFMANN beschriebenen unpaaren Episternalteil, das unpaare claviculare Sternum, gefunden, welches nach ihm sich von den paarigen Teilen abschnürt und sich dem costalen Sternum angliedert. Möglich ist immerhin, daß ein Teil der medialen Vorknorpelzellen sich dem Manubrium anschließt und in diesem aufgeht. Ich habe jedoch keine Beobachtung gemacht, welche ich als entscheidend bezeichnen möchte, obgleich mir jüngere Stadien zu Gebote standen als HOFFMANN.

Im Zusammenhang mit dem uns beschäftigenden Problem ist es angezeigt, die Funde betreffs der Ontogenie des Schlüsselbeins, welche sich mir ergeben haben, hier zu berücksichtigen. Gleichzeitig mit der ersten Verknöcherung tritt in dem sternalen Teil der Clavicula eine Anlage von jungem Knorpel auf; in dem übrigen Teil findet sich außer Knochengewebe nur Vorknorpel, aber in einem etwas späteren Stadium tritt ein recht kräftiger Knorpelstab mit großen, blasenförmigen Zellen und spärlicher Zwischensubstanz auf. Bei den Individuen, über welche ich verfügte, fand ich niemals einen zusammenhängenden, durch die gesamte Clavicula gehenden Knorpelstab, aber in einem Stadium nimmt er $\frac{3}{4}$ ihrer Länge ein, während ihr scapularer Teil ausschließlich aus Knochengewebe besteht. Auf älteren Stadien tritt eine vollständige Verknöcherung ein, so daß die Clavicula sich schließlich als ein einheitlicher Knochen darstellt.

Crocidura caerulea.

1864 untersuchte GEGENBAUR *Crocidura leucodon* und fand ein „Episternum“ in Form von einem Paar länglicher Knorpelstücke mit Verknöcherungskernen. Sie liegen zwischen der mit einer Epiphyse versehenen Clavicula und dem Manubrium, mit beiden vermittelt Bindegewebe verbunden. Außerdem fand er an der Dorsalseite des Manubriums zwei verkalkte Knorpelstücke, welche er als Coracoidreste betrachtet. PARKER homologisiert GEGENBAURS Episternum mit seinem Omosternum und GEGENBAURS Coracoideum mit seinem Epicoracoideum. Mein Material ergab folgendes:

Stadium I: Ein Embryo von 59 mm Scheitel-Steißlänge, dessen Sternalapparat in eine Querschnittserie zerlegt wurde. Die Rippen und

das Manubrium bestehen aus Hyalinknorpel; das Sternum ist teilweise verkalkt. Die Clavicula ist zum Teil verknöchert, aber umschließt in ihrem sternalen Teil einen soliden Knorpelstab mit großen Zellen und geringer Zwischensubstanz. Ihr Verhalten ähnelt demjenigen der Clavicula bei *Centetes* (vgl. Abb. 6a). Wie aus Abb. 12 hervorgeht, liegen GEGENBAURS sog. Coracoidea am meisten dorsal von den Elementen des Sternalapparates und bestehen aus vollkommen entwickeltem Knorpel. Ventralwärts sieht man GEGENBAURS Epicoracoideum mit derselben histologischen Struktur. Es verbindet sich mit der medialen Spitze der Clavicula. Bindegewebe hält Epicoracoideum und Cora-

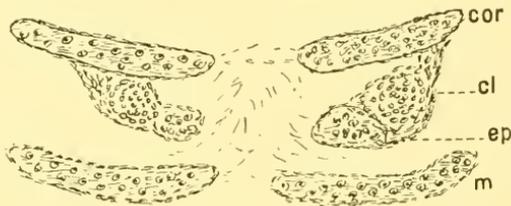


Abb. 12.

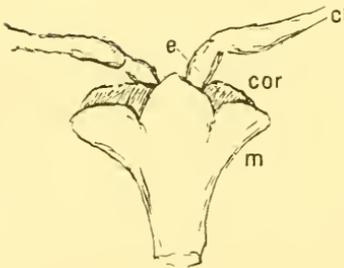


Abb. 13.

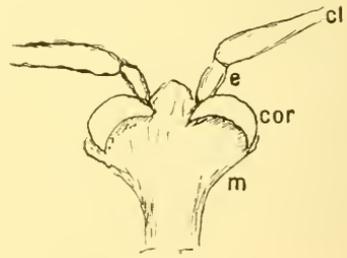


Abb. 14.

Abb. 12. *Crocidura caerulea*. Embryo, 59 mm. Querschnitt.
cor. GEGENBAURS Coracoideum.

Abb. 13 u. 14. *Crocidura caerulea*. Erwachsenes Individuum. Abb. 13 von der ventralen, Abb. 14 von der dorsalen Seite.

coideum sowie Coracoideum und Manubrium zusammen. Auf den Schnitten ist ersichtlich, daß das Coracoideum lose mit dem Manubrium verbunden ist, während ein sehr starkes Band Epicoracoideum und Coracoideum vereinigt.

Stadium II: Völlig erwachsenes Individuum, dessen Sternalapparat herauspräpariert ist. Das breite, verknöcherte Manubrium liegt am meisten ventral (Abb. 13 u. 14). Dorsalwärts finden wir GEGEN-

BAURS Coracoidea, beweglich mit Manubrium verbunden und dieses kranialwärts überragend. An den kranialen und medialen Ecken derselben schließt sich vermittelt Bindegewebe GEGENBAURS sog. Episternum an, welches seinerseits vermittelt Bindegewebe mit der Clavicula verbunden ist. Die Verbindung der Clavicula mit dem Sternum wird also hier sowohl durch Coracoideum als Epicoracoideum vermittelt.

Die oben mitgeteilten Befunde stehen meiner Meinung nach im Widerspruch zu GEGENBAURS Auffassung, daß sein Coracoideum und Episternum aus zwei völlig getrennten Ursprüngen herkommen, indem das erstere dem primären Schultergürtel angehören sollte, während das letztere ein später erworbener Knochen wäre.

Leider kann ich keinen Aufschluß über das früheste ontogenetische Verhalten dieser beiden Skeletteile geben, aber in einem späteren Stadium entwickeln sie sich in demselben Tempo und sind geweblich gleichartig. Beide vermitteln die Verbindung der Clavicula mit dem Sternum. Wo sowohl Episternum als Coracoideum vorhanden sind wie bei den Kloakentieren, hat ja das Episternum diese Aufgabe vollständig übernommen.

Aus den vorliegenden Beobachtungen betreffs des Episternalapparates bei *Centetes ecaudatus* und *Crocidura caerulea* geht hervor, daß nichts für eine Ableitung dieses Apparates von sekundären Knochen spricht. Im Gegenteil erhält man den Eindruck, daß man es hier mit knorpelig angelegten Skeletteilen zu tun hat. Sie entwickeln sich in etwas anderer Weise als die nächstliegenden Skeletteile, aber es ist am wahrscheinlichsten, daß sie in ihrer Entwicklung verspätet sind und sich deshalb von den letzteren in dieser Beziehung unterscheiden.

Auch nicht bei den erwachsenen Individuen enthält der Episternalapparat Knochengewebe. Man ist versucht anzunehmen, daß er dem primären Schultergürtel angehört.

Marsupialia.

Das Studium der Episternalgebilde bei den Beuteltieren hat viele Untersucher angelockt. Selbst habe ich Gelegenheit gehabt *Didelphys cancrivora* und *azarae* in verschiedenen Entwicklungsstufen durchzumustern.

1864 fand GEGENBAUR bei drei jugendlichen *Didelphys* ein als Episternum bezeichnetes Stück, welches ein einheitliches Knorpelgebilde darstellte und mit seinem medialen Teile an das Sternum befestigt war, während die lateralen Enden mit verbreiterten Spitzen mit den Schlüsselbeinen vermittelt eines Gelenkes oder eines Ligamentes sich verbanden. Er homologisierte dasselbe mit dem

gleichnamigen Skelettstücke der Monotremata. Bei erwachsenen Individuen fand er (1865) den medialen Teil verknöchert und mit dem Brustbein verwachsen.

Nach PARKER (1868) besteht das von GEGENBAUR beschriebene Episternum bei *Didelphys* aus drei getrennten Teilen, von denen das mittelste sich dem Sternum anschließt, während die Seitenstücke PARKERS Omosterna als ein Teil des primären Schultergürtels gedeutet werden, während er das Mittelstück, sein Prästernum, zum Brustbein zählt. Omosterna stehen in ligamentöser Verbindung mit dem Prästernum und bilden bei älteren Individuen eine Gelenkverbindung mit dem Schlüsselbein. Sie verbleiben stets knorpelig. SUTTON deutet PARKERS Prästernum als eine Fortsetzung des Brustbeines und beschreibt die Omosterna als kleine Knochen durch Gelenkhöhlen von den angrenzenden Skeletteilen getrennt. ANTHONY (1898) beobachtete im Sternoklavikularligament bei *Didelphys* ein kleines Knorpelstück, welches er als Episternum bezeichnet.

GÖTTE (1877) gibt an, daß bei einem jungen *Didelphys quica* das Mittelstück des Episternum nicht, wie GEGENBAUR will, kranialwärts vom Sternum liegt, sondern dasselbe teilweise von der Ventralseite her überlagert.

C. K. HOFFMANN (1879) untersuchte sowohl Junge als ein reifes Individuum von *Didelphys opossum*. Er fand, daß PARKERS Omosternum und Prästernum eine kontinuierliche Anlage bilden, daß sich später eine Abtrennung einstellt, wobei das Prästernum sich dem costalen Sternum anschließt und einen Teil des Manubrium sterni bildet; während die Seitenteile Selbständigkeit erlangen und sich mit Manubrium und Clavicula vermittelt Bindegewebe, welches Knorpelzellen enthält, verbindet. Eine Gelenkhöhle hat er nirgends gefunden. Er bezeichnet den ganzen Apparat als das klavikulare Sternum und hält ihn für ein Derivat der Clavicula.

Bezüglich der Funde BROOMS verweise ich auf obiges und auf die in Literaturverzeichnis angeführten Schriften desselben Autors.

Leider habe ich von *Didelphys* kein so junges Individuum zur Verfügung gehabt, wie es sich als wünschenswert erwies.

Stadium I: Ein Beuteljunge der *Didelphys azarae* von 19 mm Scheitel-Steißlänge. Es ist in eine Frontalschnittserie zerlegt. Die

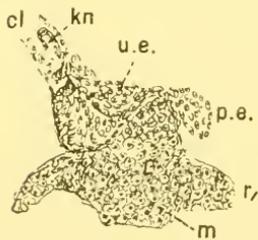


Abb. 15. *Didelphys azarae*. Beuteljunge von 19 mm. Frontalschnitt.

P.e. paarige Teile des Episternum, u.e. unpaarige Teile des Episternum. (Dieselben Bezeichnungen sind für alle folgenden Abbild. gewählt.)

Rippen sind knorpelig. Die Clavicula ist ihrer ganzen Länge nach knöchern. Das sog. Episternum besteht hier aus paarigen Seitenstücken, welche intim mit dem Mittelstück zusammenhängen (Abb. 15). Mittlerweile präsentiert sich dieses als eine selbständige Bildung, scharf von den Seitenteilen getrennt. Diese und die Claviculaspitzen bestehen aus sehr jungen Knorpel, während das Mittelstück schon aus reifem Knorpel gebildet wird, obgleich zwischen den recht großen Zellen wenig Zwischensubstanz vorkommt. Die Seitenstücke werden miteinander durch einige

Zellenreihen vor dem unpaarigen Mittelstücke verbunden. Dieses letztere schließt sich dem Sternum an, welches doch aus mehr entwickeltem Knorpel mit reichlicherer Zwischensubstanz besteht und für Färbung mit Hämalaun empfänglicher ist.

Stadium 2 und 3: Beuteljunge der *Didelphys azara* von 25 mm und 27 mm Scheitel-Steißlänge. Sternum und die ventralen Teile der Clavicula sind in eine Frontalschnittserie zerlegt. Im Sternum ist bereits Verkalkung eingetreten. Das Schlüsselbein ist beinahe in seiner ganzen Länge verknöchert, nur in der äußersten sternalen Spitze erhält sich fortdauernd junger Knorpel. Die Seitenstücke sind jetzt viel bestimmter abgegrenzt gegen das Schlüsselbein (Abb. 16), doch sind Knorpelzellen in ihren Ligamenten vorhanden. Mit dem unpaarigen Mittelstücke und miteinander hängen sie fortfahrend am

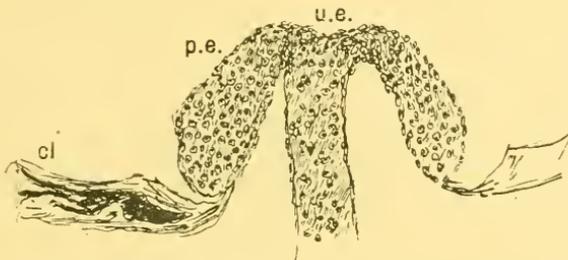


Abb. 16. *Didelphys azarae*. Beuteljunges, 25 mm.

Kranialende des Mittelstückes vermittelt Bindegewebe, in welchem Knorpelzellen eingelagert sind, zusammen. Auch in diesem Stadium scheint das Mittelstück etwas weiter entwickelt, denn im Knorpel ist reichliche Zwischensubstanz vorhanden; dasselbe ist sehr intim mit dem Sternum verschmolzen.

Stadium 4: Ein Beuteljunges der *Didelphys azarae* (Kopf schon abgeschnitten). Der Rumpf hat eine Länge von 50 mm. Sternum ist schon teilweise verknorpelt, aber sein vorderer Teil und das Mittelstück des sog. Episternum bestehen aus verkalktem Knorpel. Es ist schwer zu entscheiden, wo das Sternum aufhört und das unpaarige Episternum anfängt, denn sie bestehen aus gleichem Gewebe. Die beiden Seitenstücke sind deutlicher als in den vorhergehenden Stadien, aber in der Bandverbindung zwischen ihnen und dem Mittelstücke sind fortdauernd Knorpelzellen enthalten. Auch die Seitenstücke sind verkalkt.

Stadium 5: Ein beinahe erwachsenes Individuum von *Didelphys opossum*. In der Zeichnung (Abb. 17), welche den oberen Teil des herauspräparierten Sternum mit den vorderen Rippenpaaren, den Episternalapparat und die sternalen Schlüsselbeinteile darstellt, sind die paarigen Seitenteile lateral- und kranialwärts gelegt, während sie in Wirklichkeit etwas ventral- und schwanzwärts gerichtet sind. Das Schlüsselbein ist mit dem episternalen Seitenstücke verbunden, so daß seine Spitze fast zur Mitte der dorsalen Fläche des Seitenstückes reicht und von starkem Bindegewebe festgehalten wird. Scheinbar ist das sog. Epi-

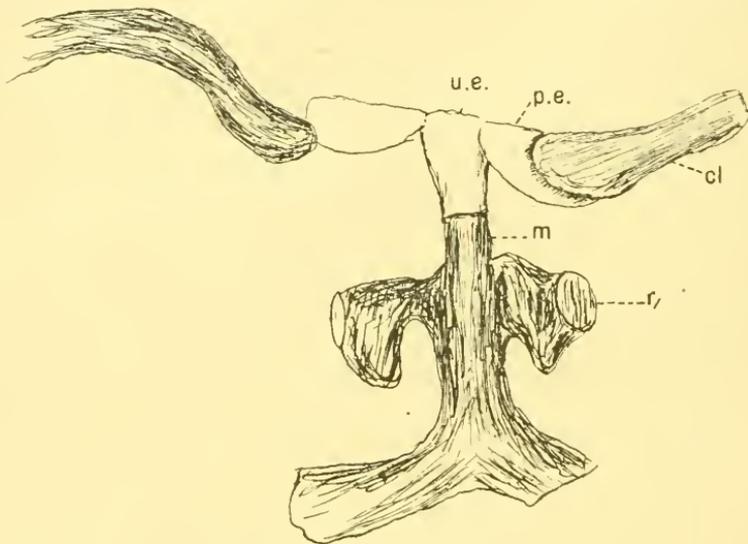


Abb. 17. *Didelphys opossum*. Erwachsenes Individuum, von der dorsalen Seite.

sternum verknöchert wie auch die Seitenstücke so von SURROX beschrieben worden sind. Jedoch ist das unpaarige Mittelstück hier deutlich vom Sternum zu unterscheiden, was bei den jüngeren Stadien nicht der Fall ist.

Das sog. Episternum besteht sowohl in dem unpaarigen Mittelstück wie in den Seitenstücken aus stark verkalktem Knorpel, überall völlig gleichartig. PARKERS Prästernum besteht somit aus ganz demselben Gewebe wie sein Omosternum, wogegen das costale Sternum verknöchert ist: so auch die Clavicula. Episternum und Clavicula sind, wie gesagt, verbunden durch Bindegewebe, in welchem ein kleines Knorpelstück liegt, vollkommen selbständig beiden gegenüber. Entsprechendes habe ich bei den jüngeren Individuen nicht gefunden, statt dessen eine starke Verdickung im Bindegewebe.

Wie aus obenstehendem hervorgeht, irrt GEGENBAUR, wenn er angibt, daß die Didelphysarten ein zusammenhängendes T-förmiges Episternum besitzen. Dieser Zustand ist schon von PARKER nachgewiesen, welcher ja das unpaarige Mittelstück (das Prästernum) zum Sternum zählt. GÖTTES Behauptung, daß das sog. Episternum das Sternum ventralwärts überlagere, kann ich nicht bestätigen, da dasselbe an den von mir untersuchten Individuen kranialwärts davon gelagert war. Auch HOFFMANN'S Auffassung, daß der Episternalapparat von den Claviculaspitzen abgeschnürt würde, kann ich nicht beistimmen.

Zusammenfassung: Der Episternalapparat und seine Entwicklung sind also ganz verschieden bei Insektivoren und bei Didelphys. Die größte Verschiedenheit liegt darin, daß ein unzweifelhaft unpaariges Mittelstück dort, wo im Sternalapparat beim Centetesembryo nur Vorknorpel vorkommt, angelegt wird. Schon in dem jüngsten von mir untersuchten Stadium ist dieses unpaarige Mittelstück dem Sternum so nahe angeschlossen, daß man sich versucht fühlt, es hierher zu rechnen. In den zwischenliegenden Stadien kann man es überhaupt nicht vom Sternum trennen. Dagegen spricht der Umstand, daß das unpaarige Mittelstück bei den ältesten untersuchten Individuen aus verkalktem Knorpel von ganz derselben Beschaffenheit wie in den paarigen Seitenstücken besteht, für die Ansicht, daß das Mittelstück nähere Beziehungen zu den Seitenstücken als zum Manubrium hat. Diese Frage wage ich doch nicht zu entscheiden, da keine genügend jungen Individuen zur Untersuchung vorlagen. Mittlerweile erhellt ja aus dem vorigen, daß die paarigen Seitenstücke im intimen Anschluß an die Schlüsselbeinspitze auftreten, und daß die Seitenstücke wiederum sehr nahe mit dem Mittelstück zusammenhängen.

Glires.

Der Episternalapparat mehrerer Nagerarten ist Gegenstand verschiedener Untersuchungen gewesen. Ich kann nur vereinzelte Beobachtungen in Bezug auf diese so interessante Gruppe bringen. Die untersuchten Individuen verschiedener Entwicklungsstadien gehören *Mus decumanus*, *Arvicola agrestis* und *Myodes lemmus* an.

1864 geb GEGENBAUR eine Darstellung seiner Beobachtungen bezüglich des „Episternum“ bei einigen Mus-Arten. Bei *Mus musculus* findet er paarige Episterna mit Gelenkverbindungen mit den Schlüsselbeinen und mit Bindegewebsbändern mit dem Manubrium; sie verknöchern bei älteren Individuen. Bei *Mus minutus* gehen die Episterna scheinbar in die sternalen Schlüsselbeinspitzen über, aber bei näherer Untersuchung stellt sich ihre Selbständigkeit heraus; jedes hat zwei Verknöcherungskerne. Bei *Mus decumanus* sind die Episterna verknöchert,

mit Knorpel überzogen, und mit Knochenmarkhöhlen versehen. Eine Gelenkhöhle zwischen ihnen und den Schlüsselbeinen ist nicht vorhanden. Der unpaarige Teil des GEGENBAUR'schen Episternum fehlt bei den Mus-Arten. Dagegen findet er dorsalwärts in der Mitte zwischen dem ersten Rippenpaare und dem Episternum ein paar Knorpelstücke, intim mit dem Manubrium verbunden, obgleich sie selbständig verknöchern. G. hält sie für Coracoidreste.

Nach PARKER (1868) bestehen die Omosterna (d. h. die paarigen Episterna GEGENBAURS) ursprünglich aus zwei Knorpelkernen, welche indessen später verschmelzen. Auch er hat GEGENBAURS Coracoidreste, welche er jedoch mit den Epicoracoidea homologisiert, angetroffen.

HOFFMANN (1879) gibt in folgender Weise seine Beobachtungen an einem Embryo von *Mus minutus* wieder. „Das sternale Ende der Clavicula besteht zum größten Teil noch aus Kalkknorpel, welcher allmählich in ein großes hyalines Knorpelstück übergeht. Dieses Stück ist das Seitenstück des klavikularen Sternums (GEGENBAURS Seitenstück des Episternums). Es wird deutlich durch einen, in der Mitte schmalen, nach den Rändern breiter werdenden Strang, in welchem die Knorpelzellen in regelmäßigen longitudinalen Reihen angeordnet sind, in zwei Teile getrennt, welche aber kontinuierlich zusammenhängen. Jeder dieser Teile scheint später von einem eigenen Knochenkern aus zu ossifizieren. GEGENBAUR und PARKER beschreiben wenigstens in diesem Knochenstück zwei Knochenkerne. Wie die Clavicula kontinuierlich in das Seitenstück übergeht, so geht auch letzteres kontinuierlich in das Mittelstück über. Auch hier bezeichnet ein dünner bikonkaver Strang, in welchem die Knorpelzellen dicht aufeinander gedrängt stehen, die Stelle, wo alsbald beide Teile voneinander abgliedern werden. Bei Embryonen von *Mus minutus* bilden also Clavicula, Seitenstücke und Mittelstück des Episternum GEGENBAURS ein Continuum. Das Mittelstück verwächst mit dem costalen Sternum, um mit diesem das Manubrium zu bilden, während die Seitenstücke sich abgliedern und als Verbindungsstücke zwischen Sternum und Claviculae fortbestehen bleiben. Das Manubrium besteht also wirklich aus der Verwachsung eines klavikularen und costalen Sternalstückes.“

PATERSON (1902) hat Embryonen von *Mus*, *Cavia* und vom Menschen untersucht. Er findet, daß Schlüsselbein, Manubrium sterni, Ligamentum interclaviculare, Suprasternalknorpel und die Synovialmembran des Sternoklavikulargelenkes sowie der Meniscus aus einer gemeinsamen Mesoblastanhäufung hervorgeht.

Schließlich hat KRAVETZ (1906) Embryonen von *Mus musculus* untersucht. Nach ihm beweisen diese Beobachtungen, daß der Episternalapparat nicht aus den Claviculaspitzen hervorgeht, und zwar weil die Knorpelbildung im Bindegewebsbande zwischen Schlüsselbein und Manubrium (dem letzteren am nächsten) anhebt. Daß GÖTTE und HOFFMANN zu einer entgegengesetzten Auffassung haben kommen können, beruht nach ihm darauf, daß sie ältere Embryonen, bei denen die Knorpelbildung im Episternum schon abgeschlossen war, untersucht haben. Er äußert: „Was die morphologische Bedeutung des Episternalapparates der Säugetiere anbetrifft, so wird es wohl schwerlich je gelingen, diese Frage auf Grund der Entwicklungsgeschichte zu lösen. Selbst wenn sich die Annahme bewahrheiten sollte, daß dieser Skeletteil bei manchen Säugetieren als „claviculares“ Gebilde (um die Bezeichnung BROOMS „costales“ Gebilde zu modifizieren) entstände, so würde uns die Frage entgegenreten, ob wir es hier nicht mit einer

sekundären Erscheinung zu tun hätten, in Anbetracht des Vorhandenseins eines anderen Entwicklungsmodus bei den Säugetieren. Wir haben gesehen, daß das Episternum der Säugetiere in Form einzelner Verknorpelungszentren zur Anlage kommt, und wenn wir die vorherrschende Auffassung des Episternums der Reptilien als Deckknochen annehmen, so muß man bei Vergleichung des Episternums der Reptilien und Säugetiere durchaus mit diesem Faktum rechnen. Und GEGENBAUR gibt ihm eine Erklärung, indem er sagt, das Episternum der Säugetiere hätte dadurch, daß es in einem so innigen Verhältnis mit den Knorpelclementen des Sternums stehe, seine selbständige Existenz aufgegeben.“

Bezüglich der Gattung *Arvicola* bemerkt GEGENBAUR (1864), daß das „Episternum“ bei *A. glareola* an dasjenige der Mäuse erinnert. Auch PARKER (1868) gibt an, daß das Episternum der *Arvicola*-Arten demjenigen der Mäuse ähnelt; es sind ebenso wie bei diesen zwei ursprüngliche Knorpelkerne im Omosternum vorhanden, von denen der eine in Bindegewebe übergeht. Auch hier findet sich ein *Epicoracoideum*.

Über *Myodes* findet sich meines Wissens keine Angabe in der Literatur.

Indem ich zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe, sei bemerkt, daß bezüglich *Mus decumanus* im erwachsenen Zustande ich nichts über das hinaus, was GEGENBAUR und PARKER beobachtet, anzuführen habe. An einer Querschnittserie durch Manubrium, Schlüsselbein und erstes Rippenpaar eines Embryo von 3,7 mm Scheitel-Steißlänge bestehen Sternum und Rippen aus verkalktem Knorpel. Der skapulare Teil des Schlüsselbeins ist verknöchert, aber im sternalen findet sich noch Knorpel (Abb. 18). Dieser Knorpel nimmt die Hälfte der Schlüsselbeinlänge ein. Gegen den medialen Schlüsselbeinteil hin ist dieser Knorpel von derselben Art wie in den Rippen: sehr große Zellen und verkalkt. Näher dem Manubrium kommt eine Schicht mit kleineren Zellen und reichlicherer Zwischensubstanz, aber

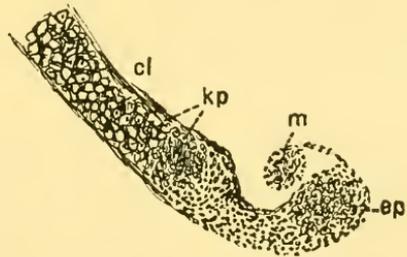


Abb. 18. *Mus decumanus*. Embryo, 3,4 cm. Querschnitt.

auch hier tritt Verkalkung auf; ganz medialwärts finden sich Vorknorpelzellen. Das Perichondrium des Schlüsselbeins geht allmählich in ein breites Band von derselben Zellenbeschaffenheit wie das der sternalen Claviculaspitze über. In diesem Streifen liegt nahe am Manubrium ein Knorpelnest mit Zellen denjenigen ähnlich, welche im Schlüsselbein zwischen den großen blasenförmigen Zellen liegen. Ein dünner Strang aus Vorknorpelzellen, welcher in Bindegewebe übergeht, bindet den Knorpel an das Sternum. Dieser Strang samt dem Knorpelneste

repräsentieren das paarige „Episternum“, welches somit auf diesem Entwicklungsstadium fester mit dem Schlüsselbein als mit dem Manubrium verbunden ist, obgleich der darin auftretende Knorpel dem Manubrium näher liegt. „Episterna“ sind recht lang und lagern ein ziemliches Stück schwanzwärts auf der dorsalen Manubriumfläche.

Das von mir untersuchte Stadium ist zu alt, um an demselben feststellen zu können, ob die beiden Claviculaspitzen in einem früheren Stadium verbunden sind, wie KRAVETZ gefunden hat. Nach den Befunden bei *Centetes* und *Crocidura* zu urteilen ist dies wahrscheinlich, denn bei ihnen strecken sich ja die Vorknorpelzellen zwischen den Schlüsselbeinspitzen. Ebenso wie KRAVETZ habe auch ich gefunden, daß der hier einheitliche Knorpelkern näher dem Manubrium als dem Schlüsselbein liegt. Doch kann ich diesem Befunde keine größere Bedeutung zuerkennen, da der Knorpel hier an derjenigen Stelle auftritt, die derselbe bei den erwachsenen Individuen einnimmt. Die dem Schlüsselbein zunächstliegenden Knorpelanlagen, welche ich keine Gelegenheit zu beobachten hatte, und welche ja KRAVETZ selbst als gering ausgebildet angibt, liegen in dem Teil der Vorknorpelplatte, wo ein bedeutender Teil des Sterno-Clavicularligamentes sich entwickelt. Wenn man hier von der Anlage im Anschluß an die Schlüsselbeinspitzen spricht, muß man Rücksicht darauf nehmen, daß aus derselben nicht nur das „Episternum“ sondern auch das Sterno-Claviculargelenk hervorgeht.

Arvicola agrestis.

Von dieser Art habe ich nur erwachsene und jugendliche Individuen zu meiner Verfügung gehabt. Ich kann deshalb nur feststellen, daß die von GEGENBAUR bei den Nagern beschriebenen „Episterna“ ebenso wie die Coracoidreste vorhanden sind. „Episterna“ sind bei dem jüngsten Stadium (4 cm lang), das ich an einer Frontalschnittserie untersuchte, durch ein Paar Knorpelstücke vertreten. PARKER hat zwei Paare gefunden, doch hat er wahrscheinlich jüngere Tiere vor sich gehabt. Sog. Coracoidea sind durch Knorpel mit dem Manubrium verbunden, haben aber einen gesonderten Verknöcherungskern. Eine Verbindung zwischen ihnen und dem „Episternum“, wie eine solche bei *Crocidura* vorkommt, habe ich nicht nachweisen können. Die Übereinstimmung mit dem von GEGENBAUR beschriebenen Episternalapparat bei *Mus* ist somit groß.

Myodes lemmus.

Der Episternalapparat des erwachsenen Myodes (Abb. 19 u. 20) ähnelt in hohem Grade demjenigen bei Arvicola. Das Manubrium ist sehr groß, lateralwärts verbreitert. Auf der dorsalen Seite sind die „Episterna“ befestigt, recht groß, länglich und aus Knorpel mit einem Knochenkern bestehend; mittels Bindegewebe vereinigen sie sich mit den Schlüsselbeinspitzen. In dem Winkel zwischen Manubrium und dem ersten Rippenpaar liegen an der dorsalen Manubriumfläche ein Paar kleine Knochenstücke, welche mit diesem stark verbunden erscheinen. Sie entsprechen offenbar GEGENBAURS Coracoidresten.

Ich habe mehrere Embryonen in Schnittserien zerlegt, aber dieselben waren zu ungenügend fixiert, um mir mehr eingehende Schluß-

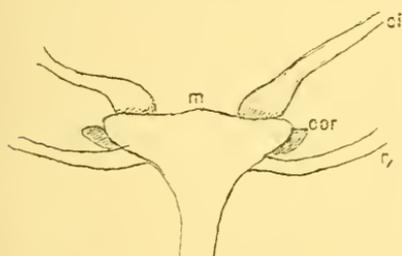


Abb. 19.

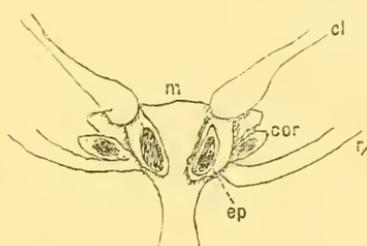


Abb. 20.

Abb. 19 u. 20. Myodes lemmus. Erwachsenes Individuum. Abb. 19 von der ventralen, Abb. 20 von der dorsalen Seite.

folgerungen zu erlauben. An einem Embryo von 11 mm Scheitel-Steißlänge bot sich ähnliches wie beim jugendlichen Centetes dar. Das Sternum ist hier freilich unpaarig. Das Schlüsselbein ist am scapularen Ende verknöchert: in der sternalen Spitze finden sich Vorknorpelzellen wie bei den Centetesembryonen, und diese Zellen gehen unmittelbar in das gleichartige Gewebe der „Episterna“ über, welche dorsalwärts vom Manubrium liegen. Die Schlüsselbeinspitzen und die Episterna sind mit ihrem Gegenüber durch spärliche Vorknorpelzellen verbunden.

Wenn ich mir auch vollkommen bewußt bin, daß die vorstehenden Untersuchungen keine weitgehenden Schlüsse erlauben oder endgültige Antworten auf die vorliegende, viel diskutierte schwierige Frage geben können, dürften sie nichtsdestoweniger zu folgenden Überlegungen berechtigen.

Bei den meisten Säugetieren — natürlich mit Ausnahme der Kloakentiere — ist das „Episternum“ knorpelig, wie z. B. die großen paarigen Episterna bei den Centetiden und bei *Crocidura*. Bei *Didelphys*, wo es ungewöhnlich stark ausgebildet ist, besteht es selbst bei dem ältesten von mir untersuchten, aber noch immer jugendlichen Tier aus verkalktem Knorpel. Bei den Nagetieren, auch bei vollkommen entwickelten Individuen, enthält es Knochenkerne. Aber bei allen von mir untersuchten Embryonen und sehr jugendlichen Tieren ist es knorpelig präformiert und erhält sich lange in diesem Zustande. Das Episternum entwickelt sich langsamer als die umliegenden Skeletteile. Trotzdem ist es ja allgemein als von einem sekundären Knochen abstammend aufgefaßt worden, nämlich von dem Episternum der Kriechtiere, eine Auffassung, welche von GÖTTE so lebhaft verteidigt wird, daß er, um dem Widerspruch, welcher in der histogenetischen Entwicklung liegt, zu begegnen, äußert: „Bei diesem offenbaren Wechsel des episternalen Gewebes kann einmal dem gleichen Unterschied zwischen Säugern und Sauriern nicht mehr die frühere Bedeutung zugeschrieben werden, und muß ferner das Postulat histologischer Gleichartigkeit in homologen Skeletteilen eingeschränkt werden.“ Von diesem Standpunkt sagt er sich jedoch dadurch los, daß er zu beweisen sucht, daß auch das Episternum der Saurier paarig angelegt wird und knorpelig präformiert ist. GEGENBAUR, welcher als erster ja den Gedanken aufgeworfen hat, daß ein „Episternum“ bei Säugern vorkommt, gibt selbst zu, daß der Umstand, daß das Säugetierepisternum knorpelig, ligamentös ist oder aus Primordialeknochen besteht, Zweifel an seine Theorie erwecken kann. Außerdem erscheint es ihm bedenklich, daß das Säugetierepisternum kranial- und nicht ventralwärts vom Manubrium, wie es bei Sauriern der Fall ist, liegt.

Ich möchte dem letztgenannten Bedenken auf das lebhafteste beistimmen, da bei den von mir untersuchten Arten das „Episternum“ niemals ventralwärts vom Manubrium, sondern entweder wie bei *Didelphys* kranialwärts oder wie bei den übrigen Tieren rein dorsalwärts gelegen ist. In den allermeisten Fällen tritt es außerdem paarig auf. Nur in einem Fall, *Didelphys*, ist ein starkes, unpaariges Mittelstück vorhanden. Doch ist zu bemerken, daß auch hier kein einheitliches unpaariges „Episternum“ wie bei den Kloakentieren auftritt.

Nach HOFFMANN sollte sich ein unpaariges Mittelstück bei fast allen von ihm untersuchten Tieren vorfinden. So z. B. behauptet er das Auftreten eines unpaarigen Mittelstückes bei einem Individuum

von *Ericulus setosus*, welches ich auf Grund der Beschaffenheit des übrigen Schultergürtels als viel älter als die jüngeren Stadien, welche ich von *Centetes ecaudatus* habe, ansehen muß. Jedenfalls findet sich keine Unpaarigkeit auf dem Knorpelstadium bei Centetiden vor. Die einzigen Spuren einer Unpaarigkeit sind meiner Meinung nach in den Vorknorpelzellen zu finden, welche die Anlagen der paarigen „Episterna“ verbinden. Ich halte es nicht für unmöglich, daß ein Teil dieser Knorpelzellen sich dem Manubrium anschließen und in dieses übergehen, obgleich ich dieses nicht direkt habe beobachten können.

Aus dem hier Angeführten geht hervor, daß auch in Bezug auf die Paarig- bzw. Unpaarigkeit das „Episternum“ der Säugetiere sich durchaus von dem der Kriechtiere unterscheidet.

Also: In Form, Lage und histogenetischem Verhalten können wir einen fundamentalen Unterschied zwischen dem Episternum bei den Kriechtieren und dem gleichgenannten der Metatheria und Eutheria feststellen.

Dagegen ist der von GÖTTE, HOFFMANN, PARKER u. a. beschriebene intime Zusammenhang der Clavicularspitzen mit dem Episternum unbestreitbar. Wir finden nämlich immer dieselbe Zellenart hier wie in den sog. Episterna. Diese und die Schlüsselbeinspitzen entwickeln sich in demselben Tempo. Was die Lage betrifft, stehen die Episterna ja immer in naher Abhängigkeit von den Schlüsselbeinen, indem sie deren Gelenkung mit dem Manubrium vermitteln. Diese Tatsache hat wohl die nächste Veranlassung zu ihrer Homologisierung mit dem Episternum der Kriechtiere gegeben. In der Tat ist auch der histologische Zusammenhang z. B. bei dem jüngsten *Centetes* der besagten Skeletteile der intimste.

Seiner Form nach stimmen bei den Nagern die „Episterna“ mit Clavicularepiphysen überein und bilden bei dem von mir untersuchten embryonalen *Mus* ein Kontinuum mit den Schlüsselbeinen.

Ich glaube, daß die Frage bezüglich des Vorkommens eines Episternums bei den Säugetieren nur dann gelöst werden kann, wenn die Phylogenie der Säugetierclavicula vollkommen klargelegt worden ist. Während dieser Skeletteil oft als sekundärer Knochen aufgefaßt wird, welcher nichts mit dem primären Schultergürtel zu tun hat, so finden wir andererseits Verfasser, welche sich entschieden gegen diese Auffassung aussprechen. So ist nach GÖTTE das Schlüsselbein ein primärer Knochen, in welchen kein sekundärer eingeht. Bei denjenigen Tieren (Reptilien), bei denen während der Entwicklung kein

Knorpel im Schlüsselbein auftritt, hält er diesen Vorgang für einen sekundären. Dieser Auffassung schließt sich HOFFMANN an. GEGENBAUR verneint wenigstens nicht die Möglichkeit, daß man in dem Knorpel des Schlüsselbeins ein Homologon des Procoracoideums erkennen kann, obgleich die Annahme ihm ziemlich unberechtigt erscheint, weil der Schlüsselbeinknorpel nicht im Zusammenhange mit dem Schulterblatt hat nachgewiesen werden können. OGUSHI (nach FUCHS) erscheint das Säugetierschlüsselbein von primärer Natur zu sein, während BROOM, EGGELING und WIEDERSHEIM dasselbe Schlüsselbein als einen Belegknochen auffassen.

FUCHS (1912) glaubt bezüglich der Phylogenie des Säugetierschlüsselbeins bewiesen zu haben, daß dieses als eine Verschmelzung eines Hautknochens, welchen GEGENBAUR bei den Anuren Clavicula nennt, mit einem primären Procoracoideum aufzufassen ist. Sein Untersuchungsmaterial war Embryonen von Talpa und Lepus. Bei beiden fand er, daß die Verknöcherung der Clavicula weder nach Art eines primären noch eines sekundären Knochens vor sich geht. Bei beiden Tieren konnte Knorpel nachgewiesen werden; bei Talpa ein Knorpelstrang, welcher durch die ganze Clavicula verläuft und den acromialen und sternalen Knorpelteil miteinander verbindet. Als einen starken Grund für seine Auffassung, daß das Säugerschüsselbein sowohl Haut- als Knorpelknochen ist, führt er an, daß an bestimmten Stellen in dem Schlüsselbein der Knorpel von dem umgebenden und in der Entwicklung sich befindenden Knochen durch in zwei Reihen geordnete Zellen besonderer Art getrennt ist — ganz wie GEGENBAUR das Verhalten bei den Anuren deutet. Ich selbst habe Knorpel im Schlüsselbein aller von mir untersuchten Säugetierembryonen gefunden, — allerdings nie als einen einheitlichen Strang, stets aber doch einen sehr großen Teil der Clavicula einnehmend und nicht nur an das zeitigste Entwicklungsstadium gebunden. Am wenigsten deutlich ist dieses bei Didelphys, wo ich Knorpel nur im sternalen Ende vorfand. Die in unmittelbarer Beziehung zu den übrigen Säugetieren stehenden Insektivoren und Nager bieten ja andere Verhältnisse dar.

Darf man sich die Claviculaentwicklung so vorstellen, wie es FUCHS getan hat, nämlich, daß ein Hautknochen (das „Thoracule“) sich des zum primären Schultergürtel gehörenden Procoracoideums bemächtigt hat, sowie daß der im letzteren auftretende Knorpel ein Rest des primären Schultergürtels ist, erscheint mir das Problem der sog. Episternumerkunft in folgender Weise gelöst werden zu können:

nach FUCHS ist der Schlüsselbeinknorpel und der aus ihm hervorgehende Knochen dem Procoracoideum der niederen Tetrapoden homolog. Wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, existiert ein intimer Zusammenhang zwischen diesem Knochen und dem „Episternum“. Dieses letztere würde also zusammen mit dem Schlüsselbeinknorpel den vordersten Ast der ursprünglichen Coracoidplatte darstellen. Ich bemerke aber ausdrücklich, daß wir, um uns den Gang dieser Entwicklung vergegenwärtigen zu können, uns zu den Amphibien, nicht zu den Kriechtieren zu wenden haben. FUCHS's „Thoracule“ hat sich des ältesten Procoracoideums bemächtigt und zusammen mit diesem das Schlüsselbein gebildet. Ein Rest der Coracoidplatte, welcher wohl demjenigen Teile der als Epicoracoideum bezeichnet wird, entspricht, vermittelt die Verbindung mit dem Manubrium.

Auf dieser Stufe schließt der Vorgang ab, bei denen kein Hautknochen, das heißt kein Episternum, in den Schultergürtel aufgenommen wird, wie dieses bei Rhynchocephali, Eidechsen, Krokodilen, Stegocephali und Monotremata der Fall ist.

Doch spielt dieses Epicoracoideum eine sehr verschiedene Rolle bei verschiedenen Tieren und wird in desto höherem Grade rückgebildet, als die Forderung auf größere Beweglichkeit der vorderen Extremität größer wird. Es wird nicht länger vollständig verknorpelt, sondern bleibt teilweise als Ligament bestehen. Deshalb dürfte das Ligamentum sterno-claviculare als ein Rest des primären Schultergürtels anzusehen sein. Die Verteilung des Knorpels kann ja recht stark variieren, was begreiflich ist, da dieses Epicoracoideum ja als ein rudimentäres Organ angesehen werden muß. So und nicht dadurch verursacht, daß hier freistehende Gebilde vorliegen, möchte ich die Unregelmäßigkeit deuten, welche KRAVETZ in der Episternalentwicklung bei *Mus musculus* beobachtet hat.

Bekanntlich tritt das Epicoracoideum bei den Anuren in zwei Entwicklungsformen auf, nämlich, teils in Form medialwärts einander überlagernder Platten (Arcifera), teils ist dasselbe rückgebildet, überlagert dasjenige der entgegengesetzten Seite nur im Jugendzustande, während es beim erwachsenen dem der Gegenseite in der Körpermitte anliegt und mit demselben zu einem unpaaren Stücke verwachsen kann (Firmisternia); selbstverständlich sind Übergänge zwischen Arcifera und Firmisternia vorhanden. Entsprechende Typen finden wir dann bei den Säugern, und zwar entsprechen in dieser Beziehung die Centetiden den Arcifera, *Didelphys* den Firmisternia. Von diesem

Standpunkt aus wird auch das Verhalten bei *Crocidura* begreiflich, wo die von GEGENBAUR als Episternum und Coracoideum beschriebenen, aus demselben Gewebe bestehenden und ontogenetisch sich gleich verhaltenden Skeletteile beide offenbar Coracoidreste sind. Es hat ja schon PARKER das „Episternum“ als ein Präcoracoideum und seine Differenzierungen als Omosternum und clavicularen Gelenkknorpel bezeichnet, das Mittelstück aber zum Prästernum gerechnet.

Auch HOFFMANN leitet das Episternum von dem Schlüsselbein ab, von welchem das claviculäre Sternum ausgeht. GEGENBAUR (1898) leitet sein Präclavium (siehe oben) vom Schlüsselbein ab. EGGELING steht der Frage nach der Natur des Präclaviums unsicher gegenüber: er nimmt an, daß der Knorpel, welcher in diesem auftritt, ein Rest des Epicoracoideum der niederen Tetrapoden sein kann.

Wie ersichtlich, hat die intime Verbindung zwischen dem Episternum der Nichtsäuger und der Monotremen mit dem Schlüsselbein mehrere Autoren zu der Auffassung geführt, daß das sog. Episternum der Metatheria und Eutheria in seiner Anlage von dem Schlüsselbein abhängig ist. Nach den oben angeführten Tatsachen zu urteilen erscheint mir dagegen das sog. Episternum als ein Rest der Coracoidplatte des primären Schultergürtels. Schließt man sich dieser Annahme an, braucht der an dieser Stelle vorkommende Knorpel nicht als sekundär zustande gekommen aufgefaßt zu werden, und man entgeht der Vorstellung, daß an einer Stelle und in einer Gelenkverbindung, wo ursprünglich ein knorpelig präformierter Knochen oder nur ein primordialer Knorpel gelegen, dieser durch einen sekundären Knochen unterdrückt worden ist, welcher später knorpelig präformiert oder vollständig von sekundärem Knorpel ersetzt worden ist. Huldigt man dieser Auffassung, muß man die traditionelle Benennung Episternum durch Epicoracoideum ersetzen.

Literaturverzeichnis.

- ANTHONY, RAOUL, Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des mammifères. Lyon 1898.
- BARDELEBEN, K. v., Über das Episternum des Menschen. Sitzungsber. Jen. Ges. Med. u. Naturw. in Jen. Zeitschr. Med. u. Naturw. Bd. 13, Sitzungsber. 1879.
- BROOM, R., On the early condition of the Shoulder-Girdle in the Polyprotodont marsupials *Dasyurus* and *Perameles*. Journ. Linn. Soc. London. Vol. 28. 1902.
- BROOM, R., On the development and morphology of the marsupial shoulder-girdle. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. 39. 1898—99.

- BROOM, R., On the development and morphology of the marsupial shoulder-girdle. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. 22.
- BROOM, R., On the morphology of the Coracoid. Anatom. Anzeiger Bd. 41. 1912.
- EGGELING, H., Zur Morphologie des Manubrium sterni. Abdruck aus der Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Ernst Haeckel. Jena 1904.
- EGGELING, H., Clavicula, Praeclavium, Halsrippen und Manubrium sterni. Berichtigung und Zusammenfassung. Anat. Anz. Bd. 29. 1906.
- FLOWER, W. H., An introduction to the osteology of the Mammalia. London 1885.
- FUCHS, HUGO, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates der Wirbeltiere. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Sonderheft 2. Stuttgart 1912.
- GEGENBAUR, C., Über die episternalen Skeletteile und ihr Vorkommen bei den Säugetieren und beim Menschen. Jenaische Zeitschr. Med. u. Naturw. Bd. 1, 1864.
- GEGENBAUR, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1870.
- GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. 1898.
- GÖTTE, A., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere. Arch. Mikr. Anat. Bd. 14. 1877.
- HOFFMANN, C. K., Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Zur Morphologie des Schultergürtels und des Brustbeines bei Reptilien, Vögeln, Säugetieren und des Menschen. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. 5. 1879.
- KRAVETZ, L., Entwicklungsgeschichte des Sternum und des Episternalapparates der Säugetiere. Bull. de la Soc. Imp. des naturalistes de Moscou. 1905.
- LECHE, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugetiere. Teil 2., Heft 2. Stuttgart 1907.
- MÜLLER, CHARLOTTE, Zur Entwicklung des menschlichen Brustkorbes. Morph. Jahrb. Bd. 35. 1906.
- PARKER, A., A monograph on the structure and development of the shoulder-girdle and sternum in the vertebrata. Transact. Roy. Soc. London 1868.
- PATERSON, A. M., Suprasternal ossifications. Journ. Anat. and Phys. Vol. 35. 1901.
- PATERSON, A. M., The sternum, its early development and ossification in man and mammals. Journ. Anat. and Phys. Vol. 35. 1901.
- PATERSON, A. M., Development of the sternum and shoulder-girdle in mammals. Brit. Med. Journ. Vol. 2, No. 2176. 1902.
- RUGE, G., Untersuchungen der Entwicklungsvorgänge am Brustbeine und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. 6. 1880.
- SUTTON, J. BLAND, On the nature of ligaments (Part. II). Journ. Anat. and Phys. Vol. 19. 1885.
- WIEDERSHEIM, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1906.
- ZIMMERMANN, A., Über das Episternum der Schafe. Anat. Anz. Bd. 40. 1912.
- WHITEHEAD and WADDELL, The early development of the mammalian sternum. Amer. Journ. Anat. Vol. 12. 1910.

Nachdruck verboten.

HERMANN ADOLPHI †.

VON FRANZ KEIBEL, Königsberg i. Pr.

Am 14. Mai 1919 ist HERMANN ADOLPHI aus dem Leben gegangen, und so sei dem sorgfältigen Forscher und liebenswürdigen Manne ein kurzer Nachruf gewidmet.

HERMANN ADOLPHI wurde am 4./16. Juni 1863 als Sohn eines Arztes in Wenden in Livland geboren. Er besuchte das Gymnasium Birkenruh in Wenden und die Universität in Dorpat, die damals noch durchaus deutschen Charakter hatte. Seine Doktordissertation schrieb er bei dem Physiologen ALEXANDER SCHMIDT und wurde, nachdem er 1888 sein Staatsexamen bestanden hatte, 1891 in Dorpat bei RAUBER Prosektor der Anatomie. Die Anregung zu seinem wissenschaftlichen Lebenswerk erfuhr er aber nicht von RAUBER, sondern er hatte sie schon 1888 von EMIL ROSENBERG erhalten (vgl. seine Arbeit: Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. Morphologisches Jahrbuch Bd. 19, S. 313).

Der vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule, besonders ihrer Gliederung und den diese bedingenden Verschiebungen des Thorax- und Beckengebietes galt sein Studium. Er bearbeitete sie bei den anuren und urodelen Amphibien, bei Säugetieren, Menschen und schließlich bei Vögeln. Leider sind die Untersuchungen über die Wirbelsäule der Vögel, welche ADOLPHI schon in seiner Arbeit „Über die Variationen des Brustkorbes und der Wirbelsäule des Menschen“ (Morph. Jahrbuch Bd. 33, 1905, S. 83) ankündigt, nicht veröffentlicht worden. Wie mir sein Jugendfreund Herr Dr. A. LEZIUS, dem ich auch sonst die Notizen über den Lebensgang ADOLPHIS verdanke, mitteilt, liegt in Dorpat vollständig druckfertig eine Arbeit über Wirbelsäule und Brustkorb der Vögel, die Vertreter fast aller Vogelordnungen in über 1500 Exemplaren behandelt. Schon 1904 (Morph. Jahrbuch Bd. 33, 1905) sprach ADOLPHI von Beobachtungen an einigen Hunderten von Vogelskeletten, die er untersucht habe.

Auch der in den Nova Acta Acad. Leopold. Carolina veröffentlichte Fall von Duplicitas posterior hängt mit den Wirbelsäulenstudien zusammen.

Außer diesen hat ADOLPHI interessante Beobachtungen über die Bewegung der Spermatozoen in strömenden Flüssigkeiten angestellt. Auch war er, wie seine Modelle über die Leitungsbahnen des menschlichen Gehirns beweisen, ein eifriger Lehrer.

ADOLPHI wurde 1911 als Nachfolger RAUBERS ordentlicher Professor der Anatomie und Direktor des anatomischen Institutes in Dorpat.

Er sollte sich seines neuen Amtes und des größeren Wirkungskreises nicht lange erfreuen. Dreimal wurde er von der russischen Regierung wegen seines Deutschtums aus Dorpat verbannt und dreimal durfte er auf die Bitten seiner Schüler wieder zurückkehren; 1918 wurde er von der bolschewistischen Regierung verhaftet, kam aber frei und konnte an dem kurzen Traum der deutschen Universität Dorpat teilhaben. Im Dezember 1918 mußte ADOLPHI erneut aus Dorpat fliehen und erreichte Ende Dezember Königsberg. Hier wurde er vorübergehend mit der Stelle des Abteilungsvorstehers im anatomischen Institut betraut und hier erlag er am 14. Mai der Schwere seines Schicksals. Amt, Haus und Heim waren ihm genommen, seine nächsten Verwandten und Freunde waren den Greueln der Bolschewisten zum Opfer gefallen oder er war über ihr Geschick im Dunkel; da sah er keinen Stern der Hoffnung mehr und schied aus dem Leben.

Veröffentlichungen von HERMANN ADOLPHI,
zusammengestellt von Frä. Dr. ELISABETH CORDS.

1. Über das Verhalten des Blutes bei gesteigerter Kalieinfuhr. Inaug.-Dissert. Dorpat 1889.
2. Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. Sitzgsber. Naturf. Ges. d. Univ. Dorpat, Bd. 10, 1892. (Auszug).
3. Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. I. *Bufo variabilis*. Morph. Jahrb. Bd. 19, 1892.
4. Über das Vorkommen eines Sacrum brachiale bei anuren Amphibien. Sitzgsber. Naturf. Ges. d. Univ. Dorpat Bd. 10, 1892.
5. Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. II. *Pelobates fusc.* und *Rana esculenta*. Morph. Jahrb. Bd. 22, 1895.
6. Über Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. III. *Bufo cinereus*. Ibid. Bd. 25, 1896.
7. Über das Verhalten der Extremitätenplexus und des Sacrum bei Triton taeniatus. Ibid. Bd. 25, 1896.
8. Über das Verhalten des zweiten Brustnerven zum Plexus brachialis beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 15, 1889.
9. Über die Wirbelsäule und den Brustkorb zweier Hunde. Morph. Jahrb. Bd. 27, 1899.
10. Über ein Hundeskelet mit sog. „Halsrippen“ bei nur 26 Praesacralwirbeln. Morph. Jahrb. Bd. 30, 1902.
11. Über den Ursprung des *M. piriformis* am Körper des menschlichen Kreuzbeines. Anat. Anz. Bd. 22, 1902.
12. Über die Zukunft des menschlichen Brustkorbes. (Russisch.) Acta et Comment. univers. Jurjewensis olim Dorpatensis. Jahrg 10. Jurjew 1902.
13. Über die Variationen des Brustkorbes und der Wirbelsäule des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. 33, 1905.
14. Die Spermatozoen der Säugetiere schwimmen gegen den Strom. Anat. Anz. Bd. 26, 1905.
15. Über das Verhalten der Wirbeltierspermatozoen in strömenden Flüssigkeiten. Ibid. Bd. 28, 1906.

16. Über das Erscheinen der Spina frontalis in der Gesichtsfläche des menschlichen Schädels. *Ibid.* Bd. 35, 1909.
17. Über das Anschaulichmachen der Leitungsbahnen des menschlichen Gehirnes und Rückenmarkes. (Erklärung zu Modellen). *Ibid.* Bd. 37, 1910.
18. Über den Bau des menschlichen Kreuzbeins und die Verschiedenheit seiner Zusammensetzung in Prag und Dorpat. *Morph. Jahrb.* Bd. 44, 1911.
19. Über die Cervicothorakalgrenze der menschlichen Wirbelsäule. *Ibid.* Bd. 44, 1912.
20. Ein Fall von Duplicitas posterior. *Nova Acta Acad. Leopold. Carol.* T. 97, Nr. 3, 1912.

Berichtigung

zu meiner Abhandlung „Zur Phylogenie der sog. Schenkelporen“ in *Jen. Zeitschr. f. Naturw.* Bd. 51, N. F. Bd. 44, 1914.

Von H. v. EGGELING.

Durch die Güte von Herrn Geh.-Rat Prof. M. BRAUN in Königsberg i. Pr. werde ich darauf aufmerksam gemacht, daß er bereits in einer Notiz „Über äußere Hilfsorgane bei der Begattung von Triton viridescens Ruf.“, *Zool. Anz.* Bd. 1, 1878, S. 124—126, eine kurze Beschreibung der verhornten Gebilde an der Unterseite des Oberschenkels dieses Urodelen gegeben und auf ihre Übereinstimmung in der Lage mit den Schenkelporen der Eidechsen hingewiesen hat. Dies dürfte die erste Schilderung der fraglichen Organe in der Literatur sein, die von späteren Beobachtern und in Lehrbüchern unerwähnt geblieben ist.

Bücherbesprechungen.

Kopsch, Fr. Die Entstehung von Granulationsgeschwülsten und Adenomen, Karzinom und Sarkom durch die Larve der Nematode *Rhabditis pellio*. Ein Beitrag zu den Bedingungen der Entstehung echter Geschwülste. Leipzig, Georg Thieme, 1919. 127 S., 23 lithogr. Tafeln, 23 Abb. im Text. Preis geh. 25 M. und 25% Teuerungszuschlag.

In überaus sorgfältigen, mühevollen Untersuchungen hat Kopsch eine zufällige Beobachtung bei der Aufzucht junger Frösche weiterverfolgt und ist dabei zu sehr wertvollen allgemeinen Ergebnissen über die Entstehung bösartiger Geschwülste gelangt. Als Ursache vielfacher Geschwulstbildungen bei Froschlarven gelang es ihm, die Larven eines Nematoden festzustellen, die mit den als Nahrung verfütterten Regenwürmern in den Körper der Froschlarven gelangten. Durch die Genauigkeit und Vollständigkeit, mit welcher Kopsch die durch die Wurmlarven verursachten Veränderungen verfolgte, sind seine Darstellungen von ganz besonderem Wert. Sie bilden eine wichtige Ergänzung ähnlicher Beobachtungen aus früherer Zeit, die namentlich an Mäusen und Ratten angestellt wurden. Außerordentlich reich und der Wichtigkeit der Befunde entsprechend ist die Ausstattung der Schrift mit Textabbildungen und mehrfarbigen Tafeln.

Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Herausgegeben von **FR. KOPSON.** 9. verm. und verb. Aufl. Abt. 2: Knochen und Bänder. Leipzig, Georg Thieme, 1919. Preis geb. 15 M. und 25% Teuerungszuschlag.

Die neue Auflage des bewährten Buches erscheint zu sehr gelegener Zeit, da das Vergriffensein von Lehrbüchern sich den jungen Medizinstudierenden bereits empfindlich bemerkbar machte. Es ist dies wohl auch der Grund, weshalb Abt. 2 zuerst herausgegeben wird. Text und Abbildungen haben durch die stets bessernde Hand des Herrn Herausgebers verschiedene Veränderungen erfahren, wobei der Umfang des Buches sich nicht vermehrt, sondern vermindert hat, was besonders zu begrüßen ist. Namentlich wurde wieder eine Anzahl älterer Abbildungen ausgeschieden und durch neue von großer Klarheit und Anschaulichkeit ersetzt. In der Ausstattung ist das unter den heutigen Umständen Mögliche erreicht worden. Das muß mit Anerkennung festgestellt werden, wenn der Vergleich der Abbildungen mit denen der vorigen Auflage nicht zu gunsten der neuen ausfällt.

Wertheim, E. Die operative Behandlung des Prolapses mittels Interposition und Suspension des Uterus. Berlin, Julius Springer, 1919. 137 S., 62 Abb. Preis geheftet 28 M.

Die Monographie des Wiener Gynäkologen über die von ihm ausgeübten und ausgebildeten Operationsmethoden bei Uterusprolaps ist für den Anatomen von besonders hohem Interesse durch die von Hajek hergestellten vorzüglichen Abbildungen, die in hervorragender Weise wiedergegeben sind. Namentlich sind einige Abbildungen wertvoll, die im Anschluß an eine Darstellung der anatomischen Studien des Verfassers über den Halt der Beckeneingeweide die Bindegewebsumhüllungen derselben im normalen weiblichen Becken erläutern. Die anregende Teilnahme **TANDLERS** an den Untersuchungen wird von dem Herrn Verfasser besonders hervorgehoben.

Zander, R. Vom Nervensystem. Aus Natur und Geisteswelt, Heft 48. 3. Aufl. Verlag B. G. Teubner. Preis 2,90 M.

Die Anatomie des Nervensystems nimmt in der aus volkstümlichen Vorträgen hervorgegangenen kleinen Schrift nur einen verhältnismäßig geringen Raum ein (etwa ein Drittel). Die vergleichende Anatomie ist weitgehend berücksichtigt. Dagegen sind die gröberen Bauverhältnisse des Gehirns an verschiedenen Stellen gar zu knapp behandelt. Ausführlich ist von den Hirngewichten und dem Ausbildungsgrad der Furchen und Windungen in ihren Beziehungen zu den geistigen Tätigkeiten und der Intelligenz die Rede. Die Abbildungen genügen nicht um dem Laien ein einigermaßen zutreffendes Bild vom Bau des menschlichen Nervensystems zu geben.

Heilborn, A. Der Mensch der Urzeit. 3. Aufl. Aus Natur und Geisteswelt, Nr. 62. Mit 47 Abb. Verlag B. G. Teubner. Preis 2,90 M., geb.

Das Büchlein schildert in 4 Kapiteln 1. unser gegenwärtiges Wissen vom Ursprunge des Menschen, 2. die Eolithenfrage und das Alter des Menschengeschlechts, 3. die Neandertalrasse und 4. die Aurignacmenschheit und die Mischrasse des ausgehenden Diluviums. Die neusten Entdeckungen und Forschungsergebnisse sind in der vorliegenden neuen Auflage berücksichtigt. Ein aus-

fürliches Literaturverzeichnis ist beigegeben. Die auf gründlichen Kenntnissen beruhende fesselnde Darstellung kann jedem warm empfohlen werden, der sich über den jetzigen Stand der Frage nach der Herkunft des Menschengeschlechtes belehren will.

Kaestner, Sándor. Kurzes Repetitorium der vergleichenden Embryologie.

BREITENSTEINS Repetitorien Nr. 67. 2., vollständig umgearbeitete Auflage. Leipzig, Johann Ambrosius Barth, 1919. Preis 4,40 M. u. Sortimenterzuschl.

Die vorliegende Neuauflage ist vollständig umgearbeitet. Die gründliche Beherrschung des Stoffes durch den Verfasser zeigt sich in der Auswahl des Wesentlichen, der Klarheit der Darstellung und der Übersichtlichkeit der Anordnung. Die Embryologie der Wirbeltiere ist in weitem Umfang zur Erläuterung der menschlichen Entwicklungsvorgänge herangezogen. Das Bändchen wird dem Studierenden bei Wiederholungen und bei der Vorbereitung zum Examen gute Dienste leisten.

H. v. E.

Anatomische Gesellschaft.

Dr. H. M. DE BURLET, Prosektor an der Anatomischen Anstalt der Universität Utrecht, ist in die Gesellschaft als lebenslängliches Mitglied eingetreten. Privatadresse: Bilthoven-Holland.

Professor A. WEBER, früher in Algier, jetzt in Genf, und Professor A. NICOLAS in Paris sind aus der Gesellschaft ausgetreten.

Seit der letzten Quittung in Bd. 51, Nr. 7, S. 175—176, sind folgende Beitragszahlungen eingegangen: für 1915, 16, 17, 18 PETERSEN, für 1917/18 ROSCHER, für 1918 SPANDOW; für 1919 mit 5 M JACOBSON, KAZZANDER, THOMA, mit 6 M ADLOFF, AHRENS, AICHEL, AUERBACH, BAUM, BENDER, BIELSCHOWSKY, BÖKER, DISSSELHORST, FÜRBRINGER, GROBBEN, HASSELWANDER, HEISS, JACOBSHAGEN, KOPSCH, KRAUSS, MÄRTENS, MARCHAND, MARKUS, MARTIN, PLENGE, ROSENBERG, ROSCHER, RÜCKERT, SCHAXEL, SPemann, SPENGEL, STIEVE, STOSS, v. SUSSDORF, TRAUTMANN, TRIEPEL, WASSERMANN, WETZEL, VOIT; für 1920 mit 6 M NEUMAYER. Ablösung erfolgte mit 75 M durch DE BURLET, DRÜNER, HAUSCHILD, ROMEIS, VOGT, WALLENBERG.

Der Schriftführer.

INHALT. Aufsätze. Siri Öhngren, Über die sog. Episternalbildungen bei den Säugetieren. Mit 20 Abbildungen. S. 161—187. — Franz Keibel, HERMANN ADOLPHI †. S. 188—190. — H. v. Eggeling, Berichtigung, Zur Phylogenie der Schenkelsporen. S. 190. — Bücherbesprechungen. KOPSCH, FR., S. 190. — RAUBERS Lehrbuch der Anatomie des Menschen, S. 191. — WERTHEIM, E., S. 191. — ZANDER, R., S. 191. — HEILBORN, A., S. 191—192. — KAESTNER, SANDOR, S. 192. — Anatomische Gesellschaft, S. 192.

Abgeschlossen am 1. August 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 16. September 1919. ✻

No. 11/12.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform.

Von Prof. OTTO AICHEL in Kiel.

III. Funktionelle Anpassung und Entstehung der Zahnform.

Die Frage, ob das Prinzip der funktionellen Anpassung auf Zähne Anwendung finden darf, ist für das Problem der Entstehung der Zahnform von einschneidender Bedeutung. Je nachdem die Antwort lautet, steht oder fällt die Differenzierungshypothese insoweit, als sie die kausale Entstehung der Zahnform erklären will, und gerade dies ist das Wesentliche der Hypothese. Lautet doch die vierte These COPES: „Das Wachstum der Cristen und Höcker nach jeder möglichen Richtung und die Faltung der Schmelzdecke ist direkt eine Folge des Reizes, welchen das Kaugeschäft auf das Relief des Zahnes ausübt. Also ist die Zahnform entstanden als ein Wechselspiel zwischen dem zerstörenden Einfluß der Tätigkeit und der ergänzenden Wirkung der Ernährung.“

Demgegenüber habe ich folgende Punkte hervorgehoben:

1. Die Schmelzfalten sind durchaus nicht immer senkrecht zur Bewegungsrichtung der Kiefer eingestellt, sie liegen oft sogar in der Bewegungsrichtung (Hase, Kaninchen, Tapir usw.).

2. Nahrungsqualität und Zahnform stehen keineswegs derart in Beziehung zueinander, daß eine kausale Abhängigkeit der Zahnform von der Nahrungsqualität anzunehmen ist; im Gegenteil dürfte in dem Falle die Zahl der Zahnformen doch nur sehr beschränkt sein, andererseits ist große Vorsicht nötig, wollte man aus dem Charakter der Zähne auf Nahrungsart eines Tieres schließen.
3. Beeinflussung des Zahnreliefs durch Abänderung der Nahrung ist nicht möglich, weil beim Zahn die Vorbedingungen zur funktionellen Anpassung fehlen.

Besonders der letzte Punkt ist Gegenstand der Diskussion geworden, ohne daß meine Gegner über das Wesen der funktionellen Anpassung die nötige Klarheit sich verschafft hätten. Dies bedingt der Hauptsache nach die Meinungsverschiedenheiten. Ich erinnere an STROMERS Polemik, die im vorigen Abschnitt besprochen ist.

Funktionelle Anpassung ist nach ROUX „die Anpassung an die Funktion durch die Funktion“. Der funktionelle Reiz übt eine trophische, d. h. die Assimilation, die Vermehrung und Selbsterhaltung fördernde Wirkung auf das Gewebe aus; fehlt der funktionelle Reiz, so verfällt das Gewebe der Inaktivitätsatrophie. Unter Wirkung dieser Faktoren entsteht neben der, der Funktion angepaßten Größe eines Organes auch seine funktionelle Gestalt und Struktur.

Funktionelle Anpassung ist also nur an Organen möglich, deren Zellen durch den funktionellen Reiz trophisch erregbar sind, oder anders ausgedrückt: Ein Organ muß unter der Wirkung der Funktion ontogenetisch einer Gestaltsveränderung zugänglich sein, soll phylogenetisch Anpassung an die Funktion Platz greifen.

Die vergleichende Zahnentwicklung lehrt, daß die Pulpa in ihrem Wachstum nicht immer von den Odontoblasten abhängig ist (AICHEL, Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. 1917, S. 531, 532); auch der Schicht der Odontoblasten kommt ein formbildender Einfluß zu (ebenda S. 523, 534, 533), vor allem ist aber den Schmelzzellen bei der Prägung der Zahnform eine treibende Kraft zuzumessen. Die Grenzlinie zwischen Schmelzzellen und Odontoblasten drückt der Krone der Hauptsache nach die Gestalt auf (Arch. f. Anat. u. Phys. 1915, Suppl. S. 48 ff.). Vor dem Zahndurchbruch schon ist die Zahnkrone fertiggestellt und konsolidiert, die Schmelzzellen sind zu dieser Zeit untergegangen.

Der Schmelz, eine starre Masse, ist in der Gebrauchsperiode des Zahnes mangels lebender Zellen nicht mehr imstande, auf einen funktionellen Reiz zu antworten, ausgeschlossen ist also, daß die Zähne nach ihrem Durchbruch ihre Kronenform durch irgendwelche Wachstumsvorgänge ändern könnten.

Funktionelle Anpassung ist folgerichtig beim Zahn auszuschließen, weil die Vorbedingung zur funktionellen Anpassung fehlt.

Diese Auffassung wird am schärfsten von ADLOFF und SICHER bekämpft.

Zunächst seien ADLOFFS Gegenschriften berücksichtigt. Sie zwingen mich, einige Sätze aus meinen Arbeiten dem Wortlaut nach wiederzugeben:

„Einer Formveränderung ist der Schmelz nicht fähig, er kann, einmal entstanden, nur untergehen, denn seine Mutterzellen, die Ameloblasten, sind nicht mehr. Da der Schmelz schon ehe der Zahn durchbricht, also lange ehe er zu funktionieren beginnt, ein zellenloses Gebilde ist, können wir auf das bestimmteste ausschließen, daß der fertige Zahn in seinem Kronenteil, der von starrer Schmelzmasse überzogen ist, irgendeinen auf Formveränderung wirkenden Reiz aufnehmen, geschweige denn darauf antworten könne. Die Vorbedingung zur funktionellen Anpassung, ‚das Vorhandensein reaktionsfähiger Zellen‘ ist beim Zahn nicht erfüllt.“ (Arch. f. Anat. 1915, Suppl. S. 49.)

„Vorbedingung zur funktionellen Anpassung ist aber die Existenz reaktionsfähiger Zellen! Da der Schmelz diese nicht mehr besitzt, ist der Zahn in der Gebrauchsperiode nicht mehr imstande, auf mechanische Einflüsse zu antworten; er ist mithin unfähig zu einer Umgestaltung der Form. Funktionelle Anpassung, ‚Anpassung an die Funktion durch die Funktion‘ (Roux), nämlich durch das Ergreifen und Zermalmen der qualitativ verschiedenen Nahrung, ist daher beim Zahn auszuschließen.“ (Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. 1917, S. 462.)

Hierzu bemerkt ADLOFF (Arch. f. Anat. 1917, Separatabzug S. 7): „AICHEL behauptet aber weiter, daß der Schmelz in der Gebrauchsperiode keine Zellen mehr besitze, ihm mithin jede Reaktionsfähigkeit und die Fähigkeit der Selbstgestaltung fehle.“ Im Anat. Anz. 1917, S. 351 sagt er: „AICHEL geht aber von vornherein von falschen Voraussetzungen aus. Er behauptet, daß der Schmelz in der

Gebrauchsperiode keine Zellen mehr besitze und ihm mithin jede Reaktionsfähigkeit und die Fähigkeit der Selbstgestaltung fehle.“

Die beiden Punkte: erstens fehle dem Schmelz jede Reaktionsfähigkeit, zweitens entbehre der Schmelz der Fähigkeit zur Selbstgestaltung, sind dann Gegenstand eingehender Erörterung.

Ich habe einige Sätze meiner Arbeiten im Wortlaut wiedergegeben, um klar zu stellen, daß von mir deutlich zum Ausdruck gebracht ist, nur von funktionellem Reiz, von einem auf Formveränderung wirkenden Reiz sei die Rede. Diesen aufzunehmen und darauf zu antworten, sei der Schmelz mangels lebender Zellen nicht imstande.

ADLOFF dagegen bildet sich ein, ich leugnete jede Reaktionsfähigkeit des Schmelzes; im Anat. Anz. 1917, S. 351 sagt er: „Es ist nicht zutreffend, daß der Schmelz keine Reaktionsfähigkeit besitzt, im Gegenteil: jeder Reiz wird zur Pulpa weitergeleitet und lebhaft empfunden“; im Arch. f. Anat. 1917, S. 7 steht: „Jeder stärkere Reiz, sei er z. B. elektrischer oder thermischer Natur, wird zur Pulpa weitergeleitet und lebhaft empfunden.“

Die Tatsache, daß vom Schmelz aus (wohl durch Vermittlung der zwischen den Schmelzprismen gelegenen Kittsubstanz) Schmerzempfindung fortgeleitet wird, hat wohl jeder schon zu seinem Bedauern empfunden, aber — was hat das mit dem Prinzip der funktionellen Anpassung zu tun ¹⁾?

Nun zum zweiten Punkt: Dem Zahn fehle in der Gebrauchsperiode die Fähigkeit der Selbstgestaltung.

ADLOFF kommt im Archiv und wörtlich im Anat. Anz. abermals auf einen von ihm in der D. Mon.-Schrift f. Zahnheilkunde 1907, S. 129 beschriebenen Fall zurück: Der zweite menschliche Schneidezahn der linken Seite war dachziegelartig über den großen Schneidezahn herübergeschobne, seine Form war ungewöhnlich, die Krone nach mesial schaufelförmig ausgezogen. ADLOFF sagt (Anat. Anz. 1917, S.354): „Ich habe schon vor vielen Jahren einen Fall beschrieben, in welchem offenbar infolge Raummangels durch Pressung der Zähne aneinander eine deutliche Gestaltsveränderung eingetreten war, und ich habe schon damals diesem Nachweis, daß selbst die Zähne, dieser Typus des Starren und Festen, mechanischen Einwirkungen nicht

1) Ich habe schon früher ADLOFF sagen müssen: „Es ist zur Bewertung der ADLOFF'schen Kritik nicht uninteressant zu sehen, wie ADLOFF sich durch Anwendung unklarer Begriffe selbst täuscht.“ (Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 42.)

unzugänglich zu sein scheinen, besondere Bedeutung für das Problem der Entstehung der Zahnform zugesprochen. AICHEL zweifelt denselben neuerdings an, indem er meint, daß die Abänderung noch vor dem Durchbruch der Zähne eingetreten sein kann. Mir scheint dies wenig wahrscheinlich, da die innerhalb des Kiefers liegenden, vom Zahnsäckchen geschützten Zahnkeime niemals einen derartigen Druck aufeinander ausüben können, wie es in diesem Falle notwendig gewesen sein müßte.“

ADLOFF beschreibt also einen abnorm gestalteten Zahn des funktionierenden Gebisses und hält sich für berechtigt, hieraus den „Nachweis“ abzuleiten, neue Formen der Zähne entstünden in der Gebrauchsperiode des Gebisses. Diese Schlußfolgerung ist unstatthaft, da die Entwicklung des abnormen Zahnes nicht beobachtet wurde und auch die Entwicklung eines analogen Falles nicht beigebracht wird, aus dem vielleicht ein Schluß auf den mutmaßlichen Entwicklungsgang in dem beschriebenen Falle möglich gewesen wäre.

Nun finden sich dem abnormen Falle ähnliche Zahnformen normalerweise beim Rind, wie ich schon in der Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. 1917, S. 477, 478 betonte. Die gegenseitige Lagerung der Zahnkeime macht hier durchaus verständlich, daß die schaufelförmigen Schneidezähne, die sich dachziegelartig decken, durch Raummangel ihre Form in der Entwicklung beeinflussen; nach dem Durchbruch findet aber nur noch Substanzverlust statt, keine weitere Umbildung der Form, was doch beim Rind nach der ADLOFF'schen Deutung seines Falles eintreten müßte. Überhaupt wäre, wenn ADLOFF mit seiner Vermutung (nicht „Nachweis“) recht hätte, unmöglich, daß schon in jugendlichen Gebissen an den Berührungsstellen der Zähne gegenseitige Abschleifung statthat (bekanntlich ein wichtiges Merkmal für die Zahnbestimmung): nach ADLOFF müßte Abänderung der Form beobachtet werden. Diese Einwände habe ich schon in der Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. ausführlich gebracht, trotzdem bleibt für ADLOFF sein abnormer Fall, dessen Entwicklung völlig unaufgeklärt ist, von „besonderer Bedeutung für das Problem der Entstehung der Zahnform“.

ADLOFF glaubt ferner, in der „fibrillären Struktur“ des Zahnes das Ergebnis der funktionellen Gestaltung erblicken zu können und sieht in ihr zugleich den Beweis dafür, daß der Schmelz nicht reaktionslos ist. Im Anat. Anz. 1917, S. 353 heißt es: „GEBIARDT hat nachgewiesen, daß das Zahnbein durchaus nach mechanischen Gesetzen

aufgebaut ist; und zwar sind die leimgebenden Fibrillen für die Zugfestigkeit und Elastizität, die verkalkte Kittsubstanz für den Druck und die Biegezugfestigkeit von Bedeutung. Wenn wir in dieser Tatsache nicht schon allein den Ausdruck der funktionellen Selbstgestaltung erblicken wollen, so beweist sie zum mindesten ebenfalls, daß der Schmelz nicht reaktionslos sein kann, denn wäre er das, dann würde dieser zweckmäßige Aufbau der Hartsubstanzen ganz unerklärlich sein.“ Im Archiv f. Anat. 1917, Separatabdruck S. 8 wird den gleichen Ausführungen folgender Nachsatz beigegeben: „Warum sollte also nicht eine ständige Wirkung der Funktion während des individuellen Lebens nur unmerkliche, im Laufe der Stammesgeschichte aber sehr beträchtliche Umwandlungen der Zahnform herbeiführen können?“

Ich habe schon 1915 auf die Arbeiten GEBHARDTS hingewiesen und betont, daß die fibrilläre Struktur im Kronenabschnitt des Zahnes — nur die Kronenform ist für das Problem der Entstehung der Zahnform von Bedeutung — nicht durch den Gebrauch des Zahnes entstanden ist (Arch. f. Anat. 1915, Suppl. S. 70), denn die fibrilläre Struktur der Krone ist schon vor dem Durchbruch des Zahnes fertiggestellt. Sie ist in der Krone und in dem Zahnteil, der in der Gebrauchsperiode des Zahnes entsteht, in der Anordnung nicht gleichartig.

ADLOFF genügt die Tatsache, daß er keine andere Erklärung für die Entstehung der fibrillären Struktur der Krone als durch funktionelle Beeinflussung des Gewebes kennt, um zu behaupten, sie beweise die Entstehung komplizierter Zahnformen durch funktionelle Anpassung, und zugleich, daß der Schmelz nicht reaktionslos sei, d. h. er müsse auf Reize antworten können, die formverändernd wirken.

Selbstverständlich ist eine Abänderung der fibrillären Struktur der Zahnkrone in der Gebrauchsperiode völlig auszuschließen, da Zellen fehlen, die Anbau und Abbau besorgen könnten; ohne Anbau und Abbau kann aber eine Abänderung trajektoriemer Bahnen nicht entstehen. Andererseits ist die Entstehung einer fibrillären Struktur der Zahnkrone ohne Wirkung der Funktion vor Eintritt des Zahnes in die Gebrauchsperiode schon am sich entwickelnden Zahnkeim durchaus verständlich. Zu berücksichtigen ist, daß der Zahnkeim sich beim Wachstum kronenwärts, wurzelwärts und nach der Breite hin ausdehnt. Hierbei hat er Widerstände zu überwinden, die vom Mechanismus des Zahndurchbruchs her bekannt sind (Verh. d. Akad.

d. Wissensch., Abhandl. 1918, Nr. 3). Ein Beweis dafür, daß der wachsende Zahnkeim wirklich Widerstände überwindet, liegt in der regelmäßig vor dem Durchbruch über der Zahnspitze nachweisbaren Epitheleinschmelzung (soweit mir bekannt, hat Graf SPREE die durch Epitheleinschmelzung über der Zahnspitze unter dem Wachstumsdruck des Zahnes entstehende Zyste zuerst gesehen; in meiner Abbildung 46, Tafel VII der Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. ist sie zur Darstellung gelangt). Die beim Wachstum des Zahnkeimes durch ihn zu überwindenden Widerstände erzeugen in der sich entwickelnden Zahnkrone eine fibrilläre Struktur, die notwendigerweise auch der Beanspruchung beim Kaugeschäft angepaßt sein muß, weil die Richtung der die Zahnkrone treffenden Widerstände in beiden Fällen gleich ist. Kurzsichtig wäre, wollten wir im Vorhandensein einer der Funktion entsprechenden Struktur ohne weiteres den Beweis dafür erblicken, diese sei in jedem Falle Folge der funktionellen Beanspruchung.

Die fibrilläre Struktur der Zahnkrone entsteht also vor Eintritt des Zahnes in die Gebrauchsperiode und kann in der Gebrauchsperiode nicht abgeändert werden.

Die von ADLOFF aus der fibrillären Struktur der Zahnkrone gezogenen Schlüsse sind mithin gegenstandslos, weil er von falschen Voraussetzungen ausgeht.

Obwohl nun ADLOFF an eine Reaktion des Schmelzes auf Reize, die formabändernd wirken, glaubt, verzichtet er auffallenderweise darauf, die zu Unrecht angenommene Reaktionsfähigkeit des Schmelzes für die Entstehung komplizierter Zahnformen durch funktionelle Anpassung verantwortlich zu machen. Er meint, die Abänderung der Zahnform sei „durch funktionelle Anpassung im gewöhnlichen Sinne“ nicht zu erklären. Warum ADLOFF eine ungewöhnliche Art funktioneller Anpassung annehmen zu müssen glaubt, ist nicht einzusehen. Wenn ADLOFF schon eine Umwandlung der Zahnform in der Gebrauchsperiode durch den oben besprochenen abnormen Fall nachgewiesen zu haben und an eine Reaktion des Schmelzes auf Reize, die formändernd wirken, glaubt, so wären ja die Vorbedingungen für ganz gewöhnliche funktionelle Anpassung gegeben und erübrigt sich, dem Zahn eine Sonderstellung einzuräumen, von der schließlich ADLOFF selbst sagen muß, er sei sich „wohlbewußt, daß diese Erwägungen nur hypothetisch sind“.

Über die funktionelle Anpassung beim Zahn hat ADLOFF nach

seinen letzten Darlegungen folgende Auffassung (Arch. f. Anat. 1917, Separatabzug S. 7): „Der ständige Reiz der Funktion trifft die Pulpa, die infolge des besonderen Charakters ihrer Zellen adaptiven Änderungen ganz besonders leicht zugänglich sein wird. Daß aber die Pulpa eine durch Generationen hindurch erworbene Abänderung schließlich festhalten und erblich übertragen wird, und daß von der Pulpa aus auch eine Umformung der äußeren Form eintreten kann, erscheint mir keineswegs so schwer vorstellbar.“ Der letzte Gedanke wird im Anat. Anz. 1917, S. 352 näher ausgeführt: „Dann können wir uns aber wohl vorstellen, daß im Laufe der Generationen durch die Wirkung der Funktion unter Vermittlung der Pulpa, die vielleicht die Reize zu den Keimzellen weiterleitet, eine Umformung auch der äußeren Zahnform eintreten kann. Durch Verstärkung der Reize im allgemeinen würde Größenzunahme, durch Lokalisation an bestimmten Punkten Höckerbildung erfolgen, während Verringerung der Kaufunktion Größensabnahme und Vereinfachung herbeiführte.“

Das wäre allerdings eine funktionelle Anpassung ganz ungewöhnlicher Art!

Voraussetzung für funktionelle Anpassung eines Organes ist, daß in der Ontogenese unter Einwirken der Funktion eine Abänderung auftritt, die erblich übertragen wird. In diesem Fall müßte aber die Pulpa einen Reiz aufnehmen, der erst in der folgenden Generation eine Organabänderung in dem Sinn bewirkt, wie sie für die vorhergehende Generation „zweckmäßig“ gewesen wäre. Soweit nämlich unsere Kenntnis reicht, ist nicht bekannt, daß die Pulpa in der Ontogenese unter dem Einfluß der Funktion auch nur in minimalstem Maße Abänderung der Form in dem Sinne erleiden könnte, die zu der Formbildung der Krone, also zu der Entstehung komplizierter Zahnformen irgendwie in Beziehung zu setzen wäre.

Variation der Wachstumstendenz der Pulpa als embryonaler Vorgang erzeugt allerdings Abänderung der Zahnform (vgl. Arch. f. Anat. Suppl. 1915, S. 60—63 und Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. 1917, S. 512—536), das hat aber nichts mit funktioneller Anpassung durch Abänderung der Qualität der Nahrung zu tun.

In der Gebrauchsperiode des Zahnes beobachtet man lediglich Hartschubstanzproduktion von seiten der Pulpa, die zu Verkleinerung der Pulpahöhle führt. Diese Gestaltsveränderung der Pulpahöhle steht aber nicht in Beziehung zur Form der Zahnkrone.

Ich habe auf die Untersuchungen TRUEBS hingewiesen, nach denen die Ablagerung der Hartschubstanz im Zahninnern ganz gesetzmäßig erfolgt, auch betonte ich, daß die Zahnbeinbildung quantitativ nicht von der Funktion abhängig sei, da z. B. im 8. Lebensjahr der zweite Milchmolar etwa dreimal so lange funktioniert als der erste bleibende Molar und doch die Dentinablagerung in diesem stärker als in jenem ist.

ADLOFF sagt, ich hätte mich in jedem Lehrbuch davon überzeugen können, daß bei Zahnkaries in der Tat an den gefährdeten Stellen eine vermehrte Produktion von Zahnbein erfolgt. Das habe ich auch nicht bestritten, behauptet habe ich, daß „nicht entsprechend dem Vorschreiten des Prozesses“ eine entsprechende Zunahme der Zahnbeinproduktion bei Karies nachzuweisen sei. Erst wenn die Dentinkanälchen eröffnet sind, sehen wir die entsprechenden Odontoblasten in Tätigkeit treten, und doch brechen kariöse Prozesse in die Pulpaöhle ein: Die stärkere funktionelle Beanspruchung durch Karies verdünnter Partien hat keinen Einfluß auf die dort erfolgende Zahnbeinproduktion.

Auch der Befund FISCHERS, daß bei Karnivoren eine vermehrte Hartschubstanzablagerung gegenüber der Bißfläche, bei Herbivoren dagegen eine mehr flächenhafte Zahnbeinproduktion statthabe, ist nicht einwandfrei auf Wirkung der Funktion zu beziehen, im Gegenteil: Die Bißbeanspruchung des Zahnes müßte bei beiden vermehrte Dentinablagerung in anderer Anordnung bewirken.

Im übrigen findet die Ablagerung des Dentins bei funktionierenden Zähnen nicht anders statt als bei retinierten Zähnen in Dermoidzysten, die niemals funktioniert haben.

Nehmen wir aber einmal an, einwandfrei sei nachgewiesen, daß entsprechend der Abnutzung der Zahnkrone unter unmittelbarem Einfluß der Funktion im Innern des Zahnes als „Schutzwall“ eine entsprechende Vermehrung der Hartschubstanz eintritt, so handelt es sich doch nur um einen Vorgang, der einer vermehrten Zellsekretion gleichzusetzen ist. Vergleichbar wäre dieser Vorgang etwa einer vermehrten Speichelsekretion bei Genuß reizender Genußmittel; die vermehrte Zahnbeinproduktion bei Karies wäre vermehrter Speichelproduktion bei Stomatitis vergleichbar.

Man darf die Wirkung der Funktion auf quantitative Vermehrung der Tätigkeit der Zellen eines Organes nicht mit einer funktionellen Anpassung eines Organes, die mit Vermehrung oder Verminderung der Zellzahl verbunden ist, verwechseln; um eine solche funktionelle

Anpassung handelt es sich bei der Frage der Entstehung der Zahnform. Würde eine vermehrte Fähigkeit zur Produktion von Zahnbein erblich fixiert, so ändert sich die Zahnform deswegen noch nicht, nur die Größe der Pulpahöhle würde sich abändern. Zellvermehrung oder Zellzahlveränderung sind unerlässlich, soll die Zahnform sich abändern.

Wenn ADLOFF sagt, die Pulpa sei „infolge des besonderen Charakters ihrer Zellen adaptiven Änderungen ganz besonders leicht zugänglich“, so denkt er jedenfalls an den Charakter der Pulpa des Zahnkeims (embryonaler Zellcharakter), warum aber beim funktionierenden Zahn — nur die Gebrauchsperiode des Zahnes kommt hier in Betracht — die Pulpa eine Sonderstellung anderen Geweben gegenüber einnehmen soll, ist nicht einzusehen.

ADLOFF erscheint es „keineswegs so schwer vorstellbar, daß von der Pulpa aus auch eine Umformung der äußeren Form eintreten kann“. Bei der Überlegung daß vermehrte Zahnbeinproduktion nur Verkleinerung der Pulpahöhle erzeugt, daß am Zahn im Kronenabschnitt Zellvermehrung oder Zellzahlverminderung durch Einfluß der Funktion nicht nachweisbar und nicht wahrscheinlich ist, muß doch wohl auf ADLOFFS Vorstellung verzichtet werden.

Auch vermehrte Produktion von Schmelz bedingt nur eine oberflächliche Abänderung des Zahnreliefs, die mit Abänderung der Zahnform grundsätzlich nichts zu tun hat. Niemals entstehen durch vermehrte Produktion irgendeiner der Hartsubstanzen neue Zahnformen, d. h. Vermehrung oder Verminderung der Höckerzahl oder der Schmelzfalten.

Nur bei Abänderung der Wachstumstendenz der den Zahn zusammensetzenden Grundgewebe — embryonale Vorgänge — ändert sich die Zahnform, abgesehen von der Entstehung primärer Höckerzähne in meiner Periode II der phylogenetischen Zahnentwicklung (mechanische Beeinflussung der Zahnkeime durch die Umgebung).

Ich habe im Archiv f. Anat. 1915, Suppl., S. 67 ff. darauf hingewiesen, daß zwischen Wurzelzähnen und wurzellosen Zähnen insofern ein prinzipieller Unterschied vorhanden ist, als beim wurzellosen Zahn der in der Gebrauchsperiode nachwachsende Abschnitt besondere Modellierung aufweisen kann, die vielleicht auf Wirkung der Funktion zurückzuführen ist. Denkbar wäre z. B., daß der spiralige Verlauf der Längsriefung der Eckzähne des Flußpferdes als Ausdruck der Torsionsbeanspruchung gelten könnte. Selbst wenn die

Entstehung derartiger Oberflächenmodellierung wurzelloser Zähne einwandfrei durch Wirkung der Funktion erwiesen wäre, würde diese Tatsache auf das Problem der Entstehung der Zahnform kein Licht werfen. Für das Problem der Entstehung der Zahnform kommt mir die Formabänderung der Krone in Betracht. Bei dauernd wachsenden Zähnen entsteht aber die in Rede stehende Oberflächenmodellierung in einem Abschnitt, der erst in der Gebrauchsperiode von der Schmelzscheide gebildet wird. Dieser Zahnabschnitt entspricht mithin nicht der Krone, sondern dem Wurzelabschnitt eines Wurzelzahns.

Nur unter völliger Verkennung dieses grundsätzlichen Unterschiedes zwischen dauernd wachsenden Zähnen und Wurzelzähnen konnte ADLOFF zum Ausspruch gelangen (Anat. Anz. 1917, S. 351): „Es ist nicht angängig, zwischen Zähnen mit offener Pulpa und zwischen Wurzelzähnen in dieser Beziehung einen prinzipiellen Unterschied zu machen. Der Unterschied ist kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller.“ Im Arch. f. Anat. 1917, Separatabzug S. 7 sagt ADLOFF hierüber: „Wenn AICHEL zugesteht, daß bei Zähnen mit offener Pulpahöhle die Zahngröße durch Funktion gesteigert werden und daß Formveränderung durch Beanspruchung erzeugt, als möglich betrachtet werden kann, dann muß diese Möglichkeit ebenso für Wurzelzähne zugegeben werden.“

Richtig ist, daß zwischen wurzellosen Zähnen und Wurzelzähnen an sich alle Übergangsformen vorkommen, indem manche Wurzelzähne kürzere oder längere Zeit in der Gebrauchsperiode noch offene Pulpahöhlen besitzen (verschiedene Grade der Hypselodontie). Solange die Pulpahöhle offen ist, ist vorstellbar, daß durch den funktionellen Reiz auf die Zellen, die den in der Gebrauchsperiode nachwachsenden Zahnabschnitt liefern, derart eingewirkt wird, daß Zellvermehrung statthaben und damit Abänderung der Oberflächenmodellierung und verstärktes Längenwachstum eintreten kann. Die Form der Zahnkrone kann hierdurch aber nicht beeinflußt werden. Die Zahnkrone, ein Produkt der embryonalen Schmelzkappe, ist bei dauernd wachsenden Zähnen längst verschwunden und selbst beim Stoßzahn des Elefanten (um ein Beispiel für dauernd wachsende Zähne, die nicht der Abkautung unterliegen, zu nennen) wird die äußere Schmelzbedeckung der Krone abgewetzt und im Innern des Zahnes existiert¹⁾ in der Gebrauchsperiode des Zahnes die ursprüngliche Kuppel

1) Vgl. meine Bemerkung zu Abb. 58 u. 59, S. 106, Nr. 3 der Abhandl. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. 1918. Einzelausgabe.

der Odontoblastenkappe nicht mehr. Wenn ich also sagte, daß bei Wurzelzähnen die Pulpa so geschützt in den Hartsubstanzen liegt, daß „bei der federnden Aufhängung des Zahnes auf die Schicht der Odontoblasten keine direkten Reize übermittelt werden können“, so konnte ich nur die Krone der Wurzelzähne, nicht die Wurzeln im Auge haben, im Gegensatz zu dem bei dauernd wachsenden Zähnen in der Gebrauchsperiode nachgelieferten Zahnteil, der schließlich als Krone funktioniert.

Die prinzipielle Unterscheidung zwischen Wurzelzähnen, deren Krone unter der Funktion keine Abänderung der Form erfahren kann und dauernd wachsenden Zähnen mit offener Pulpahöhle, bei denen vielleicht durch funktionelle Beeinflussung am nachwachsenden Abschnitt Formabänderung möglich ist, muß aufrecht erhalten werden.

ADLOFF glaubt, meine Auffassung von dem Gebiß der Wirbeltiere im allgemeinen korrigieren zu müssen. Er wisse nicht, wer behauptet habe, die Zahnform kompliziere sich aufsteigend in der Tierreihe in Anpassung an den Nahrungswechsel. Im Archiv f. Anat. 1915 habe ich auf S. 39 und 40 Zitate von ZITTEL, RÜTIMEYER, RÖSE, GEGENBAUR, SCHLOSSER und anderen gebracht, die wohl geeignet waren, zu veranlassen, daß obige Auffassung sich einbürgerte. Anders kann z. B. der Abschnitt auf S. 69 im Lehrbuche DE TERRAS (Jena, Fischer, 1911) nicht gedeutet werden, dessen Hauptsätze ich wiedergebe: „Wie schon erwähnt wurde, ist bei den niederen Vertebraten, besonders den Fischen, das homodonte Gebiß vorherrschend. — Die Fische haben bekanntlich zylinder-, kegel- oder hakenförmige Zähne, und die Zähne selbst gruppen- und reihenweise angeordnet; bei den Amphibien sind die Zahnformen schlank und kegelartig, gerade oder nach rückwärts gebogen; die Reptilienzähne zeichnen sich bei analoger Bildung noch durch Alveolenbefestigung aus, sowie durch bedeutende Größe. Bei allen diesen niederen Vertebraten ist die ursprüngliche Form der Säugetierzähne deutlich erkennbar. Man muß deshalb annehmen, daß sich die spezialisierten Formen der Säugetierbezaehlung erst später, durch Anpassung an bestimmte Lebensbedingungen, aus der homodonten Form entwickelt haben.“

ADLOFF meint nun, nicht die zunehmende Komplizierung der Zahnform allein beweise die aufsteigende Entwicklung, sondern auch die Spezialisierung, die Festlegung und Verringerung der Zahnzahl und anderes mehr. Dabei sei ganz bedeutungslos, daß schon bei Fischen komplizierte Zahnformen angetroffen würden.

Der erste Satz in dem betreffenden Absatz meiner Arbeit, auf den ADLOFF sich bezieht, lautet: „Für die Annahme, daß die Zahnform von niederen Tieren zu höherstehenden sich allmählich mit der Komplizierung des Kaugeschäftes ebenfalls kompliziere, scheinen eine Reihe von Tatsachen zu sprechen“, der vorletzte: „Es dürfte keinem Forscher möglich sein, die hohe Differenzierung der Zahnformen mancher Fische mit der verschiedenen Qualität der Nahrung oder der verschiedenen Bewegungsfähigkeit des Kiefers in ursächliche Beziehungen zu bringen.“ Mir kam es also darauf an, klarzustellen, daß schon bei Fischen vorhandene Zahnkomplizierung nicht durch Anpassung an verschiedene Qualität der Nahrung entstanden gedacht werden kann. Daß außer der Zahnform andere Erscheinungen das Säugetiergebiß als das höchststehende zu betrachten rechtfertigen, ist eine Frage, die von mir im Rahmen der Untersuchung, ob die Entstehung komplizierter Zahnformen durch funktionelle Anpassung entstehen könne, gar nicht angeschnitten war.

ADLOFF behauptet: „AICHEL geht von vornherein von falschen Voraussetzungen aus“; ich glaube klargelegt zu haben, daß diese Behauptung unzutreffend ist.

SICHER (Österr. Zeitschr. f. Stomatologie 1916, H. 2) vertritt den Standpunkt, auszuschließen sei selbstverständlich, „daß Zähne nach ihrem Durchbruch ihre Kronenform durch irgendwelche Wachstumsvorgänge ändern könnten“. Der Zahn sei aber nicht als starres Gebilde zu betrachten, absolut starre Gebilde kenne die Technik überhaupt nicht. Eine Änderung der auf den Zahn wirkenden Kräfte habe Änderung der Kraftlinien, der Zug- und Drucktrajektorien, zur Folge; hierdurch werde die Odontoblastenschicht beeinflusst.

SICHER kleidet seine Ausführungen in das Gewand SEMON'scher Ausdrucksweise. Er spricht von „Engrammen“, die in der Pulpa hinterlassen und erblich werden; SEMONS „Homophonie“ mache die Tendenz des Organismus verständlich, neu ererbte Engramme mit den alten in Einklang zu bringen, womit Änderungen in der Leistung und Ausbildung der zahnbildenden Gewebe zu erwarten wären.

Der springende Punkt in SICHERS Vorstellung ist seine Annahme, daß sich die Zug- und Drucktrajektorien des Zahnes unter der Wirkung der Funktion abzuändern vermögen. Das ist aber nicht der Fall. Abänderung der Trajektorien in der Ontogenese ist nur möglich

unter Abbau und Anbau durch Zellen, Vorgänge, die beim Zahn nicht nachgewiesen sind.

SICHER selbst bezeichnet seine Darstellung als im ersten Augenblick phantastisch erscheinend.

ADLOFF hat in der Sicherheit, mit der er die funktionelle Anpassung beim Zahn verteidigt, wesentlich nachgelassen. In der Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 36 hieß es noch: „Ganz verfehlt scheint mir aber die Schlußfolgerung AICHELS, daß die Funktion ohne Einfluß auf die Form der Zähne ist“; im Anat. Anz. 1917, S. 354 sagt er: „Ich glaube, daß nur auf Grund der Annahme der funktionellen Anpassung die Entwicklung der Gebißformen befriedigend zu erklären ist. Immerhin ist zuzugeben, daß hierüber die Ansichten verschieden sein können.“

Nach Lage der Diskussion hat mich keiner meiner Gegner davon überzeugen können, daß funktionelle Anpassung beim Zahn möglich ist. Diese veraltete Ansicht ist aufzugeben. Vielleicht interessiert es aber meine Gegner zu erfahren, daß mir W. Roux, der Begründer der Lehre von der funktionellen Anpassung, auf meine Untersuchungen hin schrieb, von Entstehung der Zahnformen durch funktionelle Anpassung könne gewiß keine Rede sein.

Man darf im Eifer theoretischer Diskussion die offenkundigsten Tatsachen nicht übersehen. Bei den Nagern z. B. finden wir einen ungeheuren Formenreichtum der Backzähne, zahlreichste Übergänge von bunodonten Zähnen zu kompliziertesten Faltenzähnen; eine Parallele zu den Zahnformen in der Elefantenreihe ist unverkennbar. Finden wir nun bei den Nagern tatsächlich so viele verschiedene Ernährungsarten als verschiedene Zahnformen vorhanden sind? Eine Hypothese müßte doch den Verhältnissen bei lebenden Tieren, deren Ernährungsweise bekannt ist, zum mindesten Rechnung tragen.

Im Felde, den 12. September 1918.

(Eingegangen am 27. November 1918.)

Nachdruck verboten.

Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform.

Von Prof. OTTO RICHEL in Kiel.

IV. Teleologische Betrachtungsweise des Problems.

Die Annahme, Abänderung in der Zahnfunktion, in der Art des Ergreifens und Zermalmens der Nahrung bei Nahrungswechsel bedinge Abänderung der Zahnform ist durch die Herrschaft der Differenzierungshypothese derart festgewurzelt, daß man auf den Nachweis, die Annahme sei berechtigt, verzichten zu können glaubte: Die Zweckmäßigkeit der Einrichtung allein schien genügende Unterlagen für die Annahme zu liefern.

Vielen Autoren kam das Teleologische dieser Betrachtungsweise des Problems der Entstehung der Zahnform gar nicht zum Bewußtsein, andere benutzen lediglich teleologische Ausdrucksweise, während sie Vorstellungen verwerfen, die, wie GEGENBAUR sagt, „auf der alten teleologischen Auffassung beruhen, die überall in der Ontogenese noch herrscht: ‚Zellen lösen sich ab, weil sie später eine besondere Bedeutung erlangen; das Ende soll zugleich Anfang, das Ziel soll Ursache sein!‘ Es käme das einer Negation der Entwicklung gleich.“

In der Polemik über die Entstehung der Zahnform, besonders in den Streitschriften zwischen ADLOFF und mir, ist die Frage der teleologischen Betrachtungsweise des Problems etwas scharf angeschnitten worden. Im allgemeinen ist der Streit über dieses Thema unerquicklich und ohne Erfolg. In diesem Fall erscheint aber nötig und nützlich, klarzustellen, was eigentlich unter teleologischer Betrachtungsweise eines kausalen Problems zu verstehen ist, weil, durch die besonderen Verhältnisse des Zahnsystems bedingt, Unklarheiten herrschen, und in den Streitschriften auf falscher Grundlage, dafür aber mit desto größerer Sicherheit niedergelegte Behauptungen ein unrichtiges Bild geben. Wichtige Einzelfragen werden unter diesem Gesichtspunkt beleuchtet und zur Entscheidung gestellt, für die sich nicht nur engere Fachgenossen auf dem Gebiete der Zahnanatomie, sondern weite Kreise: Anatomen, Physiologen, Zoologen, Palaeontologen und Zahnärzte, interessieren.

In der ersten Streitschrift ADLOFFS (Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 31) heißt es: „Ich muß offen gestehen, daß ich von vornherein Mißtrauen hege, wenn ich bei der Erörterung stammesgeschichtlicher Probleme das Wort ‚mechanisch‘ lese.“ Berücksichtigt man weiter, daß ADLOFF in der gleichen Schrift die Ansicht äußert, die Entstehung der Zahnform sei durch funktionelle Anpassung im gewöhnlichen Sinne des Wortes nicht zu erklären, und fortfährt: „Anderenfalls sind aber die Beziehungen zwischen Funktion und gesetzmäßiger Gestaltung der Zähne so offensichtlich, daß es kurzfristig wäre, sie zu leugnen,“ so wird verständlich, daß ich ihm entgegnete: „Als Teleologe tritt ADLOFF mechanischen Erklärungsversuchen voreingenommen gegenüber.“

In der Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 36 sagt ADLOFF dann: „Meine Auffassung, daß zwischen Funktion und gesetzmäßiger Gestaltung der Zähne Beziehungen bestehen, bezeichnet ATCHEL lediglich als Sache des Glaubens. Ich finde wirklich nicht, daß ein besonderer Glaube dazu gehört, diese offensichtlichen Tatsachen anzuerkennen.“

Betonen muß ich, daß in diesem Stadium der Diskussion ADLOFF seine Annahme, daß die Pulpa den funktionellen Reiz aufnehmen und darauf mit Abänderung der Zahnform in der folgenden Tiergeneration antworten soll, noch nicht veröffentlicht hatte, vielmehr erläuterte ADLOFF seine erste Gegenschrift dahin, er stelle nur die zweckmäßige Gestaltung der Zähne fest, während er „die Frage nach der Art ihrer Entstehung offen lasse“.

Festzustellen ist ferner, daß ADLOFF dem Satz aus seiner ersten Gegenschrift: „Anderenfalls sind aber die Beziehungen zwischen Funktion und gesetzmäßiger Gestaltung der Zähne so offensichtlich, daß es kurzfristig wäre, sie zu leugnen“, erst in den späteren Schriften den Zusatz gab: „daß wir aber nicht imstande sind, die Beziehungen zwischen Funktion und Organ so aufeinander zurückzuführen wie in anderen Fällen funktioneller Anpassung, daß sie vielmehr in einer Weise zustande kommen müssen, die uns noch unbekannt ist“. Da kaum anzunehmen war, ADLOFF wolle den Leser auf die selbstverständliche Tatsache aufmerksam machen, daß zwischen Funktion und Form der Zähne Beziehungen bestehen, die zu leugnen einer Negation der Funktion gleichkäme, konnte der zitierte Satz ADLOFFS ohne den späteren Zusatz nicht anders als teleologisch wirken, in dem Sinn also, daß die morphologische Form durch den physiologischen

Zweck erklärt werden sollte, während doch hierin niemals eine Erklärung kausaler Art gegeben, sondern nur das Verständnis des biologischen Sinnes einer Einrichtung des Körpers geweckt wird.

ADLOFF findet die Bezeichnung Teleologie „im naturwissenschaftlichen Sinne etwas anrühig“ und meint, sie „solle wohl ein Vorwurf sein“. Bei wissenschaftlicher Diskussion scheidet natürlich jedes persönliche Moment aus.

Im Arch. f. Anat. 1917 sagt ADLOFF, es scheine ihm „aussichtslos, die Zweckmäßigkeit alles Lebenden mechanisch erklären zu wollen, da ja die Entstehung des Lebens die Zweckmäßigkeit zur Voraussetzung habe“, zwecklos erscheine ihm, „darüber streiten zu wollen, ob vitalistische oder mechanistische Richtung der Naturwissenschaften die richtigere ist“. Der Streit über Lebensauffassungen berührt das Problem der Entstehung der Zahnform überhaupt nicht, darüber habe ich kein Wort verloren; es fragt sich nur, ob die Zweckmäßigkeit als gestaltendes Prinzip bei kausalen Forschungen berücksichtigt werden darf oder fallen gelassen werden muß, weil bei Anwendung dieses Prinzips der Weg verschleiert wird, weil durch die Zweckmäßigkeit als gestaltendes Prinzip alles erklärbar ist und schließlich jede Forschung entbehrlich wird.

ADLOFF beanstandet meinen Satz: „Die Zweckmäßigkeit hat bei einem kausalen Problem nur für den Forscher eine Bedeutung, der dem Geschehen eine Finalität zuschreibt“; er sagt: „Ich möchte dem Satz entschieden widersprechen.

Ich habe stets nur solche Einrichtungen als zweckmäßig bezeichnet, die dem angenommenen Zweck zu entsprechen scheinen, die also für das betreffende Tier vorteilhaft sind.

Hiergegen läßt sich wohl auch vom mechanistischen Standpunkt aus nicht das geringste einwenden“ (Anat. Anz. 1917, S. 349). Zweckmäßig ist selbstverständlich, was einem angenommenen Zweck entsprechend erscheint, — darüber dürfte kein Zweifel herrschen; dadurch wird aber dem Satze nicht widersprochen, daß die Zweckmäßigkeit eines Organs nicht imstande ist, Aussagen über seine kausale Entstehung zu machen, oder doch nur für den Forscher, der dem Geschehen eine Finalität zuschreibt. ADLOFF ficht vollkommen vorbei.

Während nun ADLOFF nach seiner zweiten Streitschrift (Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 36) die Frage nach der kausalen Entstehung der zweckmäßigen Gestaltungen der Zähne, „die in einer

Weise zustande kommen müssen, die uns unbekannt ist“, offen lassen will, verteidigt er in seinen letzten Streitschriften (Arch. f. Anat. 1917 und Anat. Anz. 1917), die Pulpa sei befähigt, funktionelle Reize aufzunehmen und durch Abänderung der Zahnform bei den Nachkommen des Tieres zu beantworten.

Gleichgültig nun, ob der Pulpa eine derartige Fähigkeit zuerkannt werden darf. — mit der Darlegung, in welcher Weise sich ADLOFF die Beziehung zwischen Funktion und Gestalt der Zähne vorstellt, wird die Auffassung hinfällig, ADLOFF sehe in der Zweckmäßigkeit ein gestaltendes Prinzip, eine Auffassung, zu der man durch seine erste Streitschrift gelangen mußte, weil ADLOFF „mechanischen Erklärungsversuchen von vornherein mit Mißtrauen gegenübertrat und die Beziehung zwischen Funktion und Gestalt der Zähne stark betonte („kurzsichtig wäre, sie zu leugnen“), ohne einen Kommentar dazu zu geben.

Hat ADLOFF in dieser Richtung seinen Standpunkt durch seine Gegenschriften geklärt, so bringt er neue Unklarheiten in die Diskussion, indem er Behauptungen aufstellt, die den Tatsachen nicht entsprechen.

Zunächst habe ich den Satz auf S. 349 im Anat. Anz. 1917 im Auge: „AICHEL beanstandet meine Annahme, daß die Zähne der Säugetiere zweckmäßig gebaut sind, und daß diese Zweckmäßigkeit durch funktionelle Anpassung entstanden ist, als teleologisch.“

Bedauerlich ist, daß ADLOFF einem Gegner derartige aus der Luft gegriffene Behauptungen unterstellt, ohne sie durch Wiedergabe des Wortlautes zu belegen.

Im ersten Teil dieses Satzes behauptet ADLOFF: „AICHEL beanstandet meine Annahme, daß die Zähne der Säugetiere zweckmäßig gebaut sind, als teleologisch.“ Schon im allgemeinen Teil meiner Arbeit im Arch. f. Anat. 1915, S. 35 steht: „Die wunderbare Übereinstimmung zwischen Zahnform und Zahnleistung verführt zu der Annahme eines ursächlichen Zusammenhangs in dem Sinne, daß die Leistung die Urheberin für die Form sei.“

Ist einerseits selbstverständlich, daß die Zähne als Kauwerkzeuge ihren Zweck erfüllen, also zweckmäßig gebaut sind, so ist andererseits doch nicht von der Hand zu weisen, daß viele Zahnformen unzweckmäßig erscheinen — (ich zog als Beispiel unter anderen an: die den eigenen Besitzer bei exzessivem Wachstum durch Blendung gefährdenden Hauer von *Sus babyrussa*; die großen Zähne

des Weibchens von Ziphius Layardi, die sich vom Unterkiefer nach oben erstreckend gegeneinander derart umbiegen, daß das Tier das Maul kaum öffnen kann). Mit Beispielen habe ich belegt, daß die vierte These COPES: die Faltung der Schmelzdecke sei entstanden infolge des Reizes, den das Kaugeschäft ausübt, nicht anerkannt werden kann; zahlreiche Tatsachen widersprechen ihr: die Schmelzfalten sind nicht immer senkrecht zur Bewegungsrichtung des Kiefers eingestellt.

Vergeblich habe ich aber in meinen Arbeiten nach einer Stelle gesucht, die dahin gedeutet werden könnte, ich beanstandete die Tatsache, daß die Zähne zweckmäßig gebaut sind, als „teleologisch“. Als zweckmäßig oder unzweckmäßig kann man betrachten, was einem beliebt, Teleologe ist man aus dem Grunde nicht; nur die Verwertung der Zweckmäßigkeit als Faktor für die Umgestaltung der Form eines Organes ist teleologisch.

Gegen die Unterstellung ADLOFFS muß ich Verwahrung einlegen, da die Leser des Anat. Anz., die kaum die ganze Serie der verschiedenen Orts erschienenen Streitschriften durchsehen werden, aus dem Anat. Anz. 1917, S. 349 gezwungen werden, sich die Meinung zu bilden, ich müsse über Teleologie sehr eigenartige Ansichten haben.

Zur gleichen Auffassung muß der Leser gelangen, wenn er den zweiten Teil des ADLOFF'schen Satzes liest: „AICHEL beanstandet meine Annahme, daß die Zweckmäßigkeit (der Zähne) durch funktionelle Anpassung entstanden ist, als teleologisch.“ Auch diese Beanstandung wird man vergeblich in meinen Arbeiten suchen, sie ist ein Produkt ADLOFF'scher Phantasie. Auf die Schriften ADLOFFS aus dem Jahre 1917 habe ich nicht geantwortet, weil ich keine Zeit fand; erst in diesen Schriften will ADLOFF die Pulpazellen als Verwirklicher der funktionellen Anpassung betrachtet wissen, früher vertrat ADLOFF den Standpunkt, die Entstehung der Zahnform sei durch funktionelle Anpassung im gewöhnlichen Sinne nicht zu erklären, sie müsse in einer Weise zustande kommen, die uns unbekannt ist. Wie und wo sollte ich da gesagt haben, ich beanstandete „als teleologisch“, daß die Zweckmäßigkeit der Zähne durch funktionelle Anpassung entstanden sei?

Behauptet habe ich, daß funktionelle Anpassung für die Zähne überhaupt nicht in Betracht kommen kann, daß die Beziehungen zwischen Funktion und Zahnform oder der für die Funktion zweckmäßige Bau der Zähne nur Fragen an uns stellen, die Entstehung der Zahnform aber nicht beleuchten können.

Hätte ich behauptet, die Entstehung der Zweckmäßigkeit der Zähne durch funktionelle Anpassung sei eine teleologische Vorstellung, so müßte ich alle Anhänger der funktionellen Anpassung für Teleologen halten!

Diese schwerbegreiflichen Irrtümer ADLOFFS durften nicht unwidersprochen bleiben.

Ganz unzweideutig schließlich legt ADLOFF dar, daß ihm der Begriff teleologisch in der kausalen Forschung unklar ist, wenn er sagt: „Um so befremdender wirkt, daß AICHEL selbst den Standpunkt vertritt, daß die Zahnform die Wahl der Nahrung beeinflußt. Ich wüßte nicht, was teleologischer wäre als diese Annahme.“ (Anat. Anz. 1917, S. 349.) Im Arch. f. Anat. 1917, Separatabdruck S. 15 sagt ADLOFF: „AICHEL weist immer wieder auf die teleologische Auffassung hin, die in meiner Verwendung des Begriffes der Zweckmäßigkeit liegen soll und merkt offenbar gar nicht, daß der Satz, der nach ihm an der Spitze des Problems der Entstehung der Zahnform zu stehen hat: Nicht die Nahrung beeinflußt die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung, durchaus teleologisch ist, da eine Wahl der Nahrung doch an sich schon eine zweckmäßige Handlung ist. AICHEL schreibt hiermit sogar dem Tier das Bewußtsein eines Zieles, welches es voraussieht, zu.“

Bei Organen mit willkürlicher Bewegung kann funktionelle Anpassung die Organform abändern. Die Organform bestimmt neben anderen Faktoren die Grenzen der Bewegungsfähigkeit.

Entsteht bei einem willkürlich benutzten Organ eine Abänderung der Form durch Mutation, so verschiebt sich ebenfalls die Grenze der Leistungsfähigkeit. Hieraus ergibt sich Beschränkung oder Erweiterung der Funktion. Die Inanspruchnahme des Organes durch Bewegung wird instinktmäßig oder verstandsmäßig je nach der erforderlichen Leistung quantitativ verschieden gewählt.

Das Aufsuchen, Ergreifen, Zerkleinern und Verschlingen der Nahrung ist eine der ursprünglichsten Handlungen des Tieres. Abänderung der Zahnform — gleichgültig, wodurch entstanden — kann z. B. bewirken, daß leicht zu beschaffende Nahrung, die bisher nur behelfsweise genommen wurde, weil die Zahnform die Zerkleinerung ungenügend besorgte, nunmehr ohne Schwierigkeit in größeren Mengen zermalmt wird. Das Tier wird daher die leicht zu beschaffende Nahrung nunmehr bevorzugen, es wählt diese als Haupt-

nahrung. Veranlassung war die Abänderung der Zahnform, sie beeinflusst also die Wahl der Nahrung.

Bei diesem Vorgang wird dem Tier durchaus nicht das Bewußtsein eines Zieles zugeschrieben, das es voraussieht, nur um Anpassung an neue Verhältnisse handelt es sich.

Oder sollte ADLOFF, falls er, wie die meisten Autoren, der Ansicht ist, daß eine allmähliche Umformung des Femur die Folge des langsamen Erwerbes des aufrechten Ganges ist, glauben, hierbei sei dem Tier oder dem Menschen das Bewußtsein eines Zieles zuzuschreiben, das es voraussieht?

Man wird — um ein auf anderem Gebiet liegendes Beispiel zu nennen — DOFLEIN nicht als Teleologen bezeichnen, wenn er die Entstehung der Schutzanpassung in der Weise erklärt, „daß das Aussehen eines Tieres ohne Zusammenhang mit der Nützlichkeit entstanden ist und erst nachträglich durch den Instinkt, durch die Fähigkeiten des Tieres ausgenutzt wird“. DOFLEIN, HERTWIG und andere rechnen schon bei niederen Tieren mit psychischen Vorgängen, im weiteren Sinne mit Reflexen oder Instinkten als Faktoren, die z. B. für die Entstehung von Mimikryfällen zu berücksichtigen sind. Mit dem Satz: „AICHEL schreibt sogar dem Tier das Bewußtsein eines Zieles, welches es voraussieht, zu“, trifft ADLOFF die Sachlage nicht:

Teleologische Lebensauffassung und teleologische Behandlung kausaler Probleme sind bei Anstellung des Satzes: „Nicht die Nahrung beeinflusst die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung“ völlig ausgeschaltet.

Auf andere Schwierigkeiten, die sich aus diesem Satze für meine Gegner ergeben, soll später eingegangen werden.

Die Anerkennung einer Erscheinung in der Natur als zweckmäßig berührt den Begriff teleologischer Denkweise nicht, wohl aber die Annahme, die Zweckmäßigkeit sei Ursache und Ziel der Entstehung.

Im Felde, den 24. September 1918.

(Eingegangen am 27. November 1918.)

Nachdruck verboten.

Notiz über das Integument von *Balistes*.

VON M. RAUTHER, Stuttgart.

(Mit 4 Abbildungen).

An der Haut von *Balistes capriscus* machte ich schon vor Jahren im Verlauf umfassenderer, jetzt schwerlich wieder aufzunehmender Studien über die Teleosteerepidermis einige Beobachtungen, die ich, zumal sie auch für sich nicht ganz ohne Belang sind, kurz mitteilen will. —

In der dritten seiner Abhandlungen über das Hautskelet der Fische¹⁾ beschreibt O. HERTWIG auch die Schuppen von *Balistes capriscus* als rhombische, einander dachziegelartig ein wenig mit den Rändern bedeckende Knochenplättchen, deren freiliegende Außenfläche mit 20—30 Stacheln besetzt ist, während das schmale bedeckte Feld glatt bleibt. Den Angaben über ihre Sonderung in eine „homogene“ (wenngleich geschichtete) oberflächliche und eine faserige (mächtigere) Innenlage und über die Ver-

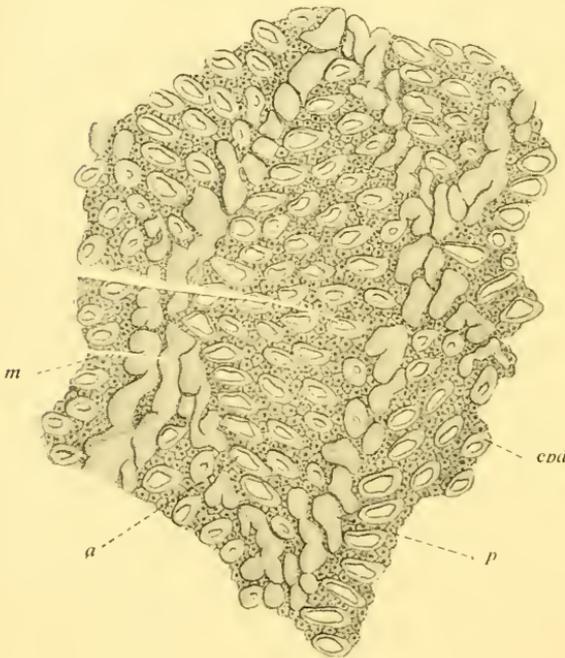


Abb. 1. Flächenansicht eines Hautstückes aus der seitlichen Körperwand von *Balistes* (25:1). *a* stärkste Stachelreihe am vorderen Rande des freien Schuppenbezirks; *epd* Epidermisbekleidung eines Stachels; *m* durch die Pigmentzellen hervorgerufene Musterung des Grundes; die stachellosen Papillen *p* bezeichnen die Grenzen der freiliegenden Bezirke benachbarter Schuppen.

1) Morph. Jahrbuch 1882, Bd. 7.

bindung dieser mit dem derben Korium habe ich nichts Wesentliches hinzuzufügen. Zwei Umstände aber kommen in HERTWIGS Darstellung nicht zur Geltung: Erstens nämlich sind die leicht gekrümmten Stacheln so geordnet, daß sie vom vorderen stumpfen Winkel des freiliegenden rhombischen Schuppenbezirks als Zentrum nach hinten, oben und unten auszustrahlen scheinen (d. h. mit ihrer Krümmungsebene etwa senkrecht zu dem ebenfalls einen stumpfen Winkel bildenden freien hinteren Schuppenrand orientiert sind, ohne strenge Reihenanordnung). Zweitens liegen entlang dem Vorderrande die stärksten Stacheln, während diese auf dem übrigen

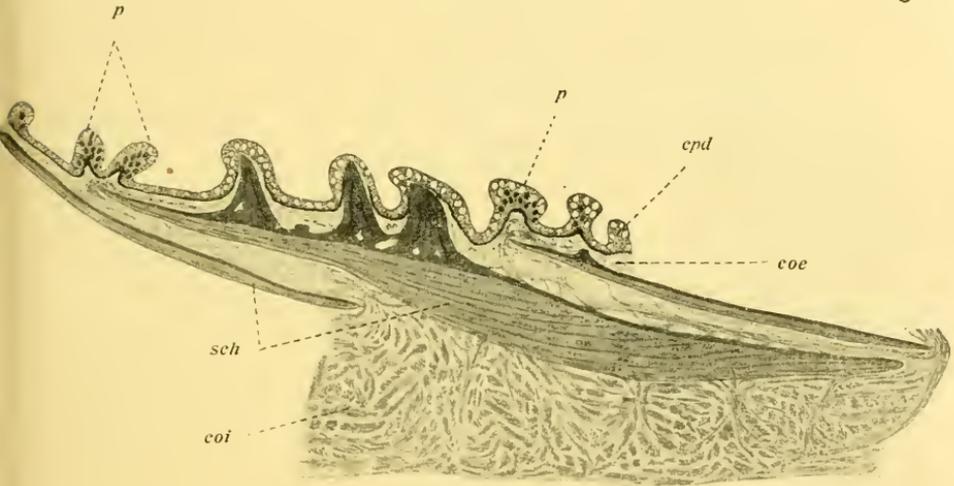


Abb. 2. Längsschnitt durch ein Hautstück von *Balistes* (37:1). *coe* äußere, *coi* innere derbe Koriumschicht; *epd* Epidermis (dicht darunter die Pigmentschicht); *p* stachellose Papillen; *sch* Schuppe.

freien Schuppenbezirk durchschnittlich entschieden zarter (wenngleich nicht wesentlich kürzer) sind; die kleinsten liegen unmittelbar am freien Hinterrande der Schuppe (Abb. 1). HERTWIG läßt ferner die Stachelspitzen die Epidermis durchbrechen, worin ihm neuerdings ROSÉN¹⁾ beipflichtet. Mein in Neapel frisch konserviertes Material verhielt sich hierin abweichend. Betrachtet man ein Hautstück von der Fläche bei mäßiger Vergrößerung, so erscheinen die Stacheln, da sie die bräunliche subepitheliale Pigmentschicht (s. u.) durchbrechen, hellglänzend; außerdem sieht man, daß jeder Stachel eingebettet ist in eine Papille mit einem Epidermisüberzug, dessen stets beträcht-

1) Arkiv f. Zoologi 1913/14, Bd. 8.

liche Dicke im umgekehrten Verhältnis zu der Mächtigkeit des Stachels steht. Besonders bemerkenswert ist nun, daß entlang den freien Schuppenrändern, hinter den kleinsten Stacheln, noch sehr dicke Papillen stehen, die keinen Stachel enthalten: sie sind oft unvollkommen voneinander gesondert und erscheinen dann als unregelmäßige, aber in den nach hinten zu divergierenden Richtungen der letzten Stacheln länglich ausgezogene wulstige Gebilde. Beachtet man das von dem gleichsam ein Wachstumszentrum darstellenden vorderen stumpfen Winkel des Schuppenbezirks nach hinten sich zu ungunsten der Stacheln abstufoende Verhältnis zwischen der Mächtigkeit dieser und der des weichen Papillengewebes, so kann man schwerlich umhin, die zuletzt besprochenen Bildungen für Äquivalente der Stachel-

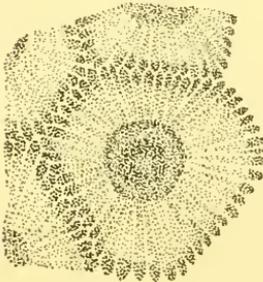


Abb. 3. Subepitheliale Pigmentzelle. Die Pigmentkörner sind teils um die Sphäre geballt, teils am Ende der Ausläufer angehäuft (500:1).

papillen zu halten, in denen aber die Tendenz zur Stachelbildung nicht mehr voll zur Auswirkung gelangt¹⁾.

Vergleicht man nun Längsschnitte durch die Haut (Abb. 2), so sieht man distal von den Schuppen zunächst lockeres Bindegewebe, das in sehr dünner Schicht auch die Spitzen der Stacheln noch überkleidet. Hart unter der zarten Basalmembran des Epithels findet sich hier eine einzige epitheloide Schicht sehr flacher Melanophoren. Sie sind dadurch merkwürdig, daß ihre Pigmentkörner sich in sehr regelmäßig distalwärts sich verdickenden Strahlen anordnen können; sind sie auf diesen ganz an der Peripherie verdichtet, so entsteht dadurch bei schwacher Vergrößerung der Eindruck dunkler polygonaler Zellgrenzen (Abb. 1, 3); anderenfalls erscheinen mehr isolierte sternförmige Figuren.

Zu äußerst liegt dann die (ihrerseits mit einer schwer erhaltbaren kutikulaartigen Schleimdecke überzogene) vielschichtige Epidermis, auf den Stacheln eher stärker als zwischen ihnen und allenthalben reich an hellen (meist völlig leer erscheinenden) Schleimzellen. Die stachellosen Papillen aber zeigen mehrere bemerkenswerte Besonderheiten.

1) An Körperstellen, wo die Ossifikationen klein und mit nur wenigen Stacheln besetzt sind (vgl. HERTWIG l. c. S. 30), scheinen für diese auch weiche Papillen zu vikariieren. In Ermangelung eines neuen intakten Exemplars bin ich zurzeit nicht in der Lage, diesen regionalen Verschiedenheiten weiter nachzugehen.

Die auffallendste ist das massenhafte Auftreten von in der übrigen Epidermis fehlenden oder nur in sehr geringer Anzahl zwischen den Stacheln oder auf den zarteren unter diesen vorkommenden plump ovalen, an Größe den Schleimzellen etwas nachstehenden Zellen mit wie bei diesen flachem, basal (wandständig) gelegenen Kern, aber entschieden azidophilem Inhalt (Abb. 4). Letzterer erscheint sehr selten homogen, meist in Form glänzender rundlicher oder stabförmiger Körperchen, deren Zwischensubstanz das mit sauren Plasmafärbstoffen

oder z. B. im VAN GIESON-Gemisch mit Fuchsin eigentlich Färbbare ist. Es handelt sich jedenfalls um sog. seröse Drüsenzellen, wie sie bei Teleosteen bereits öfter, freilich in sehr mannigfaltiger Ausbildung, beschrieben wurden²⁾. Über die Lebensgeschichte dieser Zellen, sowohl über ihre Entstehung als darüber, ob sie etwa, an die Oberfläche rückend, dort zur Entleerung gelangen oder, wie die Kolbenzellen gelegentlich, in toto ausgestoßen werden, ließ sich an meinen Präparaten, wo sie sich

durchweg auf eine mittlere Zone der Epidermis beschränkten, leider nichts entscheiden. — Die andere wichtige Eigentümlichkeit der Epidermis der stachellosen Papillen ist die besondere Ausbildung der Ba-

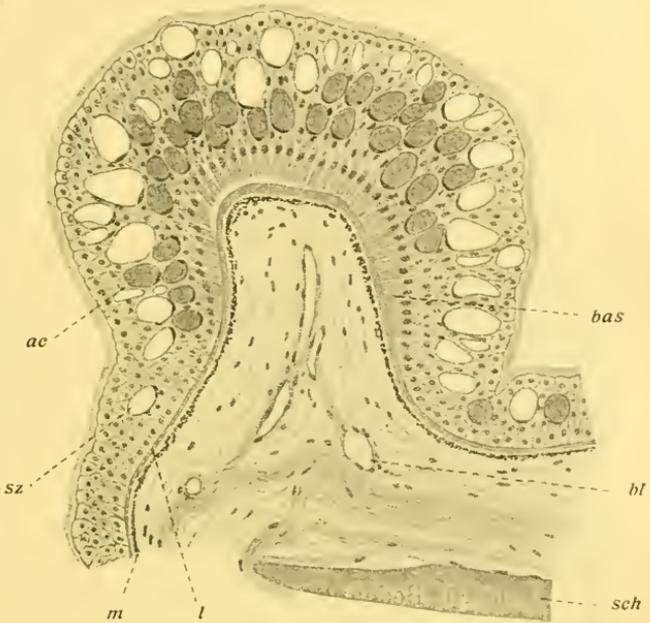


Abb. 4. Stachellose Papille vom freien Schuppenrand (320:1). *ac* azidophile Drüsenzellen; *bas* Basalschicht der Epidermis; *bl* Blutkapillaren; *l* Basalmembran; *m* Melanophorenschicht; *sch* Schuppe; *sz* Schleimzellen.

1) Vgl. BYKOWSKI und NUSBAUM in: Bull. internat. Acad. Sc. Cracovie, Classe Sc. math.-nat. 1905 (Fierasfer); STUDNICKA, F., in: Anat. Anz. 1906 Bd. 29, (Lepadogaster); RAUTHER, M., in: Ber. Oberhess. Ges. Natur. Heilk. Gießen (2), 1907 Bd. 1, Nat. Abt (Callichthys. Plceostomus); HASE, A., in: Jen. Zeitschr. f. Nat. 1911, Bd. 47, (Cyclopterus).

salschicht, die sonst aus niedrigen indifferenten Elementen, hier aber aus ebenfalls mit Orange-G stark färbbaren, hoch prismatischen, den Kern — in der für das Schmelzepithel echter Hautzähne kennzeichnenden Weise — ganz am distalen Ende bergenden Zellen besteht (Abb. 4).

Beide Befunde, in denen eine örtliche Kompensation des Mangels von Hartgebilden des Koriums durch bestimmte Modifikationen der Epidermis zutage tritt, scheinen mir anschaulich zu beweisen, daß, auch wenn das Hautskelet keinen Schmelzüberzug erhält, dennoch eine innige Wechselwirkung zwischen Epidermis und Korium fortbesteht. Die hier obwaltenden physiologischen Abhängigkeiten sind freilich vorläufig kaum auf eine einfache Formel zu bringen und bedürfen im einzelnen weiterer Aufklärung. Als an hierher gehörige morphologische Fakta sei einerseits an die in der Entwicklung der Zykloidschuppen vorübergehend auftretende Erhöhung der basalen Epidermisschicht, die Bildung gleichsam eines rudimentären Schmelzorgans¹⁾, erinnert, andererseits an den besonderen Reichtum mehr oder minder „nackthäutiger“ Fische an Kolben- bzw. serösen Drüsenzellen. Bei *Balistes* liegt eben der Fall vor, daß die Epidermis der stachellosen Papillen den Charakter eines solchen „rudimentären Schmelzorgans“ auch im ausgebildeten Zustand bewahrt, während zugleich spezifische „Sekrete“ in besonderen Zellen aufgespeichert, vielleicht eliminiert werden. Sichere Anzeichen einer von seiten der Basalschicht erfolgenden Absonderung lassen sich nicht feststellen; ob ein schmaler leerer Spalt zwischen jener und der Basalmembran, der an den mit Säure vorbehandelten Präparaten sehr regelmäßig auftritt, in dieser Hinsicht Bedeutung hat, will ich nicht entscheiden. — Endlich sei noch bemerkt, daß in den stachellosen Papillen die bindegewebige Basalmembran selbst eine Besonderheit insofern zeigt, als sie hier ganz außerordentlich viel dicker ist als in den stacheltragenden. Das läßt sich selbstverständlich teleologisch deuten als ein Mittel, die des Stachels entbehrende Papille zu festigen: aber es würde hier eben keine stachellose Papille entstehen ohne eine aus der besonderen örtlichen Wechselbeziehung von Epidermis und Korium sich ergebende, zugleich die zweckmäßige Struktur schaffende physiologische Notwendigkeit.

Gießen, im Februar 1919.

1) Vgl. HOFER, B., in: Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München, 1890, 6. Jahrg. und HASE, A., in: Jen. Zeitschr. f. Nat. 1907, Bd. 42.

Nachdruck verboten.

LUDWIG EDINGER.

† Februar 1918.

Von E. GÖPPERT, Frankfurt a. M.

Mit 1 Abbildung.

Im Anfang des vergangenen Jahres verschied nach kurzem schweren Leiden zu Frankfurt a. M. der Neurologe LUDWIG EDINGER, einer der hervorragendsten Forscher auf dem Gebiete der Anatomie des Zentralnervensystems.

LUDWIG EDINGER wurde 1855 in Worms geboren. Nach Erledigung des Gymnasiums seiner Vaterstadt studierte er Medizin in Heidelberg und Straßburg, wo er mit einer unter WALDEYERS Leitung entstandenen Dissertation promovierte, um dann Assistent KUSSMAULS zu werden. 1880 zog EDINGER nach Gießen und habilitierte sich dort 1881 als Assistent RIEGELS für innere Medizin. Bereits 1882 siedelte er aber nach Frankfurt a. M. über, um sich hier als Nervenarzt niederzulassen. Die Praxis ließ ihm genügend Zeit zu wissenschaftlicher Arbeit. In dem alten Theatrum anatomicum SENCKENBERGS fand er die Stätte, die ihm nicht nur äußere Arbeitsmöglichkeit, sondern in der Persönlichkeit des Pathologen WEIGERT eine Quelle reicher Anregung bot. Aus bescheidenstem Anfang im Rahmen der Dr. SENCKENBERGischen Anatomie schuf EDINGER im Laufe der Jahre das Neurologische Institut, als dessen Leiter er in die Reihe der ordentlichen Professoren der Frankfurter Universität eintrat.

Bereits in den ersten Arbeiten, die unter WALDEYERS und KUSSMAULS Einfluß entstanden, trat als kennzeichnend für EDINGERS Forschungsrichtung das Interesse für physiologische Fragen, verknüpft mit dem für phylogenetische Probleme, zutage. Dazu gesellte sich bald



die Anregung aus dem Sondergebiet der Neurologie, das auch nach der Richtung der vergleichenden Psychologie ausgebaut wurde, und bestimmte endgültig die Lebensarbeit EDINGERS.

Der zur Verfügung stehende Raum gestattet hier nur eine kurze Würdigung der anatomischen Leistungen EDINGERS. Eine eingehende Darstellung der Persönlichkeit, des Wesens und des Ertrages dieses reichen Gelehrtenlebens gibt der Nachruf Professor GOLDSTEINS in der Zeitschrift für die ges. Neurologie u. Psychiatrie (Bd. 44, 1918).

In weitesten Kreisen ist EDINGERS Name frühzeitig bekannt geworden durch seine „Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane“, die, aus Vorträgen im Kollegenkreise entstanden, 1885 erschienen und jetzt bereits die achte Auflage (1911) und eine Reihe von Übersetzungen in fremde Sprachen erlebt haben. Den Zusammenhang im Aufbau, die Beziehungen der Teile zueinander und zum Ganzen in großen Zügen darzustellen, war das Ziel des Werkes, das mit jeder neuen Auflage die Fortschritte der Forschung aufnahm, an denen die rastlose Arbeit EDINGERS und seiner Schüler wesentlich beteiligt waren. Eine besondere Seite des Werkes ist die weitgehende Heranziehung vergleichend-anatomischen Materials. Der immer weiter fortschreitende Ausbau der vergleichend-anatomischen Teile des Werkes führte schließlich dazu, die Abschnitte über vergleichende Faseranatomie aus dem Verband des Werkes herauszuschälen und als dessen zweiten Band 1908 selbständig erscheinen zu lassen. Zum erstenmal wurde hier eine Schilderung des Hirnbaues der Nichtsäuger gegeben, die in der Hauptsache erst durch die mehr als 20jährige Forscher-tätigkeit EDINGERS, seiner Schüler und Freunde möglich geworden war. Anfängern stellt EDINGER eine kürzere „Einführung in die Lehre vom Bau und den Verrichtungen des Nervensystems“ zur Verfügung.

Die anatomischen, auch vergleichend-anatomischen Spezialarbeiten EDINGERS stehen durchaus unter der Herrschaft physiologischer Gesichtspunkte. In den Dienst der Physiologie des Zentralnervensystems stellte er die vergleichende Anatomie. Zur Lösung der aufgeworfenen Probleme trug wesentlich auch sein Sinn für biologische Verhältnisse bei, seine Fähigkeit, die Tierart herauszufinden, deren Eigenschaften und Lebensverhältnisse eine besondere Entfaltung der in Frage stehenden Strukturverhältnisse erwarten ließen und ihre Klarstellung möglich machten.

Aus der außerordentlich großen Zahl der EDINGER'schen Arbeiten erwähne ich die Untersuchungen über die sensiblen Bahnen innerhalb der Schleife mit der Entdeckung des Tractus spino-thalamicus, die Arbeiten über die direkte sensorische Kleinhirnbahn und die nukleozerebellaren Bahnen, über das Corpus striatum, das Zerebellum, den zentralen Riechapparat, die großen Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns, die in den Abhandlungen der SENCKENBERGischen Naturforschenden Gesellschaft in den Jahren 1890 bis 1903 erschienen, die Abgrenzung der zentralen Apparate des sog.

Oralsinns mit dem Lobus parolfactorius und besonders die zahlreichen, grundlegenden Untersuchungen über die Großhirnrinde. Sie führten zu seiner Lehre vom Paläenzephalon und Neenzephalon, vom Archi- und Neopallium, mit ihren weittragenden Schlußfolgerungen, die tief in das Gebiet der vergleichenden Psychologie eingreifen. Die neurologischen Erfahrungen des Krieges führten zu einer Untersuchung der Regeneration entarteter Nerven, die kurz vor EDINGERS Tode erschien.

Als eine besondere Gabe war EDINGER die Fähigkeit verliehen, die Gegenstände seines Interesses einem größeren Publikum in fesselnder, anregender Weise vorzutragen. Ganz besonders aber verstand er es, Mitarbeiter heranzuziehen und für ihre Aufgaben zu begeistern. Besonders erwähnt sei hier seine Arbeitsgemeinschaft mit dem Danziger Neurologen A. WALLENBERG, der wir die Bearbeitung des Vogelhirns verdanken. Mit WALLENBERG gemeinsam gab EDINGER den „Bericht über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie des Zentralnervensystems“ heraus. Im übrigen verweise ich auf C. U. ARIENS KAPPERS, der in den Folia Neuro-biologica Nr. IX 1915 die zahlreichen Fäden darstellte, die EDINGER mit jungen und älteren Forschern Deutschlands und des Auslandes verbanden.

Die Technik unserer Wissenschaft verdankt EDINGER u. a. einen ausgezeichneten Zeichen- und Projektionsapparat, sowie das Zeigerdoppelokular. Auch seine Methode der Gelatinebedeckung der Schnittserien sei erwähnt. Ein wichtiges Hilfsmittel beim Unterricht ist das bekannte Modell des Faserverlaufs im Rückenmark.

In der Geschichte der jungen Frankfurter Hochschule wird EDINGER als Gründer des Neurologischen Instituts fortleben. Nach seinem Wunsche sollte es eine Forschungsstätte für das Gesamtgebiet der Neurologie sein, wie er es selbst vertrat, mit einer anatomischen, physiologischen, pathologischen und einer kleinen klinischen Abteilung. Ausgebaut ist vorläufig die anatomische Abteilung, mit einer einzig dastehenden Sammlung von Gehirnen in mustergültiger Aufstellung und einem Schatz von Schnittserien aus allen Abteilungen des Wirbeltierreiches.

Ein tragisches Geschick hat es verhindert, daß EDINGER sein reiches Wissen und sein großes Lehrtalent in Friedenszeiten in den Dienst unserer Studenten stellte. In den Tagen, in welchen mit der Rückkehr unserer Jugend aus dem Felde die Frankfurter Hochschule ihre Daseinsprobe zu bestehen hat, werden wir LUDWIG EDINGER besonders schmerzlich vermissen.

EDINGERS wissenschaftliche Arbeiten

nach Prof. Dr. K. GOLDSTEIN in Ztschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Bd. 44, 1918.

1. Über die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogene der Drüsen des Dünndarmes. Inaug.-Diss. Arch. f. mikr. Anat. Bonn 1876.
2. Die Endigung der Hautnerven bei Pterotrachea. Ebenda Bd. 14, 1877.

3. Zur Kenntnis der Drüsenzellen des Magens, besonders beim Menschen. Ebenda Bd. 17, 1879.
4. Zur Kenntnis des Faserverlaufes im Corpus striatum. Neurol. Centralbl. 1884, Nr. 15.
5. On the importance of the corpus striatum and the basal forebrain bundle and on an basal optic nerve root. Journ. of nervous and mental Disease T. 14, 1887. Dasselbe Deutsche med. Wochenschr. 1887, Nr. 2.
6. Zur Kenntnis des Verlaufes der Hirnstrangfasern in der Medulla oblongata und im unteren Kleinhirnschäkel. Neurol. Centralbl. 1885, Nr. 4.
7. Über den Verlauf der zentralen Hirnnervenbahnen. Arch. f. Psych. Bd. 16, 1885.
8. Die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn betreffend. Anat. Anz. Bd. 4, Nr. 15.
9. Einiges vom Verlauf der Gefühlsbahnen im Centralnervensystem. Deutsche med. Wochenschr. 1890, Nr. 20.
10. Über die Fasersysteme des Mittelhirns. Arch. f. Psych. 1890.
11. Die Entwicklung der Gehirnbahnen in der Tierreihe. Deutsche med. Wochenschr. 1896, Nr. 39.
12. Vergleichende entwicklungsgeschichtliche Studien im Bereiche der Hirnanatomie: I. Über die Verbindung der sensiblen Nerven mit dem Zwischenhirn. Anat. Anz. Bd. 2, Nr. 6 u. 8, 1887. — II. Über die Fortsetzung der hinteren Rückenmarkswurzeln zum Gehirn. Ebenda Bd. 4, Nr. 4, 1880. — III. Riechapparat und Ammonshorn. Ebenda Bd. 8, Nr. 10, 11, 1893. — IV. Die Faserung aus dem Stammganglion, Corpus striatum. Ebenda Bd. 9, 1894.
13. Über die Ursprungsverhältnisse des Acusticus und die „direkte, sensorische Kleinhirnbahn“. Arch. f. Psych. 1886.
14. Über die Bedeutung des Kleinhirns in der Tierreihe. Berichte der Senckenberg. naturf. Gesellsch. 1889.
15. Anatomische und vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Verbindung der sensorischen Hirnnerven mit dem Kleinhirn, direkte sensorische Kleinhirnbahnen. Neurol. Centralbl. 1899, Nr. 20.
16. A preliminary note on the comparative anatomy of the cerebellum. Brain Vol. 19, 1906.
- 16 a. Verlauf der Rückenmarksbahnen zum Kleinhirn und zu weiter vorn gelegenen Hirnteilen, Tectum und Thalamus.
17. Über die Einteilung des Cerebellums. Anat. Anz. Bd. 35, Nr. 13, 14, 1909.
18. Über das Kleinhirn und den Statotonus. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 45, 1912 und Centralbl. f. Physiol. Bd. 26, Nr. 15, 1912.
19. Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. I. Das Vorderhirn. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. Bd. 15, 1890. — II. Das Zwischenhirn. 1. Teil: Das Zwischenhirn der Selachier und der Amphibien. Ebenda 1892. — III. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien. Ebenda 1896. — IV. Neue Studien über das Zwischenhirn der Reptilien. Ebenda Bd. 20, 1903. — V. Das Vorderhirn der Vögel; zusammen mit A. WALLENBERG und GORDON HOLMES. Ebenda Bd. 20, 1903.
20. Das Cerebellum von Scyllium canicula. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 58, 1901.
21. Einiges vom Gehirn des Amphioxus. Anat. Anz. Bd. 28, Nr. 17, 18, 1906.
22. Die Deutung des Vorderhirns bei Petromyzon. Anat. Anz. Bd. 26, Nr. 22, 23, 1905.
23. Über die Herkunft des Hirnmantels in der Tierreihe. Berl. klin. Wochenschr. 1905, Nr. 4.

24. Über das Gehirn vom *Myxine glutinosa*. Aus dem Anhang zu den Abhandl. d. Kgl. Preuß. Akad. d. Wissensch. 1906.
25. Untersuchungen über das Gehirn der Tauben; zusammen mit A. WALLENBERG. Anat. Anz. Bd. 15, Nr. 14, 15, 1899.
26. Untersuchungen über den Fornix und das Corpus mamillare; zusammen mit A. WALLENBERG. Arch. f. Psych. Bd. 35, H. 1, 1901.
27. Der Lobus parolf. (*Tuberculum olfact.*, *Lobus olfact. post.*). Anat. Anz. Bd. 38, Nr. 1, 1911.
28. Über die dem Oralsinn dienenden Apparate am Gehirn der Sängler. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 36, 1908.
29. Über die Hypophysis. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1911.
30. Wege und Ziele der Hirnforschung. Naturwissenschaften 1913, Jahrg. 1, H. 19.
31. Die Entstehung des Menschenhirnes. Wien. med. Wochenschr. 1914, N. 43.
32. Rückenmark und Gehirn in einem Falle von angeborenem Mangel eines Vorderarmes. Arch. f. pathol. Anat. Bd. 89, 1882.
33. Nachahmung der Vorgänge beim Nervenwachstum; zusammen mit LIESEGANG. Anat. Anz. Bd. 47, Nr. 8, 1914.
34. Über die Regeneration durchschnittener Nerven. Naturwissenschaften 1916, Jahrg. 4, H. 17.
35. Über die Vereinigung getrennter Nerven. Grundsätzliches und Mitteilung eines neuen Verfahrens. Münch. med. Wochenschr. 1916, Nr. 7.
36. Über die Vereinigung getrennter Nerven. Zeitschr. f. orthop. Chir. Bd. 36, H. 2/3, 1916.
37. Über die Regeneration der entarteten Nerven. Deutsche med. Wochenschr. 1917, Nr. 25.
38. Zur Überbrückung von Nervendefekten. Münch. med. Wochenschr. 1917, Nr. 7.
39. Untersuchungen über die Neubildung der durchtrennten Nerven. Festschr. zum 60. Geburtstag von H. OPPENHEIM. Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 58, 1918.
40. Bericht über die Leistungen auf dem Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems; zusammen mit A. WALLENBERG. SCHMIDTS Jahrbücher 1886—1913.
41. Zehn Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane. I. Aufl. Vogel, Leipzig 1885; 2. Aufl. ebenda 1889; 3. Aufl. ebenda 1892; 4. Aufl. ebenda 1893. — Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. 5. stark verm. Aufl. Vogel, Leipzig 1896; 6. Aufl. ebenda 1900. Bd. 2: Vergleichende Anatomie des Vertebratenhirnes. 6. Aufl. ebenda 1904. — Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Bd. 1: Das Centralnervensystem des Menschen und der Säugetiere. 7. Aufl. Vogel, Leipzig 1904. Bd. 2: Vergleichende Anatomie des Gehirns. 7. Aufl. ebenda 1908; 8. Aufl. ebenda 1911, Bd. 1.
43. Einführung in die Lehre vom Bau und den Verrichtungen des Nervensystems. Vogel, Leipzig 1909; 2. Aufl. ebenda 1912.

Bücherbesprechungen.

Berichte über Verhandl. Sächs. Ges. Wissensch. Leipzig, math.-phys. Kl., Bd. 70, 1918, Heft 3. Verlag B. G. Teubner, 1919. Preis 4 M.

Das vorliegende Heft enthält u. a. eine sehr lesenswerte Würdigung der wissenschaftlichen Lebensarbeit CARL RABLS aus der Feder von HANS HELD, begleitet von einem vollständigen Literaturverzeichnis. Auch ein Nachruf auf EWALD HERING von S. GARTEN mit ausführlichen Hinweisen auf weitere Biographien desselben Gelehrten dürfte viele Anatomen fesseln.

Lubosch, W. Neue Ergebnisse in der Erforschung des Aufbaues der Trigemini-
muskulatur. Aus Verhandl. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F. Bd. 45,
Heft 7. Leipzig, Curt Kabitzsch, 1918. 16 S., 2 Taf. Preis geh. 2 M.

Im Rahmen eines an Anregungen reichen Vortrages gibt LUBOSCH eine
kurze zusammenfassende Darstellung der Trigemini-
muskulatur bei Fischen, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren, um die Frage nach der Homologie
des für die Säugetiere besonders charakteristischen M. pterygoideus
externus zu klären. Im Anschluß hieran eröffnet er einen Ausblick auf eine
Lösung der Kiefergelenkfrage, die für die Erforschung des Wirbeltierkopfes
von grundlegender Bedeutung ist. H. v. E.

Anatomische Gesellschaft.

Prof. LAGUESSE in Lille ist aus der Gesellschaft ausgetreten.

Personalia.

Marburg a. L. Prof. E. GÖPPERT in Frankfurt a. M. hat den an
ihn ergangenen Ruf als ordentl. Professor der Anatomie und Direktor
der anatomischen Anstalt als Nachfolger E. GASSERS angenommen.

Göttingen. Prof. H. FUCHS, z. Z. in Marburg a. L., hat den an
ihn ergangenen Ruf als ordentl. Professor der Anatomie und Direktor
der anatom. Anstalt als Nachfolger FR. MERKELS zum 1. Oktober an-
genommen.

Stockholm. Prof. GUSTAF MAGNUS RETZIUS ist am 21. Juli 1919
gestorben. Nachruf folgt.

Würzburg. Der bisherige Prosektor an der anthropotom. Abt.
der anatom. Anstalt ist als Prosektor der Anatomie nach Zürich über-
gesiedelt.

INHALT. Aufsätze. Otto Aichel, Zur Diskussion über das Problem der
Entstehung der Zahnform. III. Funktionelle Anpassung und Entstehung der
Zahnform. S. 193—206. IV. Teleologische Betrachtungsweise des Problems.
S. 207—213. — M. Rauther, Notiz über das Integument von Balistes. Mit
4 Abbildungen. S. 214—218. — E. Göppert, LUDWIG EDINGER †. Mit einer
Abbildung. S. 219—223. — **Bücherbesprechungen.** Bericht über Verhandl.
Sächs. Ges. Wissensch. Leipzig, S. 223. — LUBOSCH, W., S. 224. — **Anatomi-
sche Gesellschaft, S. 224.** — **Personalia, S. 224.**

Abgeschlossen am 3. September 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eegeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 10. Oktober 1919. ✻

No. 13.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Betrachtungen über Ovulationstermin und Brunst.

Von HERMANN TRIEPEL.

(Aus der Abteilung für Entwicklungsmechanik des anat. Instituts in Breslau.)

Die Ansichten über die Lage des Ovulationstermins beim Menschen sind noch geteilt, wenn sie auch darin übereinstimmen, daß die Variabilität des Termins außerordentlich groß ist. Das Bestreben, einen mittleren Wert für seine Lage festzustellen, kommt vor allem in zwei Meinungen zum Ausdruck: nach der einen, die von FRAENKEL¹⁾ vertreten wird, findet die Ovulation in der zweiten Hälfte des Intervalls, im Mittel am 18.—19. Tage nach dem Beginn einer Menstruation, statt, nach der anderen, die auf R. MEYER und RUGE II²⁾ zurückgeht und neuerdings von GROSSER³⁾ präzisiert wurde, bald nach der Menstruation oder im Mittel am 8. Tage p. m.⁴⁾.

Ich selbst⁵⁾ ging von der Erwägung aus, daß der Beginn einer Schwangerschaft mit dem Zeitpunkt der Ovulation zusammenfallend

1) FRAENKEL, Literaturverz. 5, S. 1598.

2) MEYER und RUGE II (13) S. 52.

3) GROSSER (9) S. 500.

4) Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur findet sich bei GROSSER (7, 8, 9).

5) TRIEPEL (18, 19).

angesehen werden kann. Das ist natürlich, wie auch ZANGEMEISTER¹⁾ hervorhebt, nicht vollkommen genau, aber eine praktisch zulässige Annahme. Embryologische Altersbestimmungen menschlicher Keime und Früchte führten mich zu einem mittleren Ovulationstermin, der dem FRAENKEL'schen sehr nahe lag. Damals machte GROSSER²⁾ darauf aufmerksam, daß aus meiner Zusammenstellung einige (wenige) Fälle sich dem Schema nicht einfügten. Er zählte außerdem noch mehrere neue Fälle auf, die teils der Regel folgten, teils nicht. Wenn ich in meinem Lehrbuch³⁾ als mittlere Lage des Ovulationstermins zwei Wochen nach dem Beginn einer Menstruation angab, so geschah das nicht nur, um einen bequemen lehrbuchmäßigen Ausdruck anzuwenden, sondern auch deswegen, weil ich mich den von den Anhängern des frühen Ovulationszeitpunktes vorgebrachten Gründen nicht ganz glaubte verschließen zu dürfen.

In meiner Arbeit von 1915⁴⁾ habe ich besonderes Gewicht auf diejenigen Fälle aus der embryologischen Literatur gelegt, in denen bestimmte Angaben über die befruchtende Kohabitation gemacht sind. Einige dieser Fälle erlaubten mit Sicherheit, die meisten (sieben von neun) mit Wahrscheinlichkeit den Schluß, daß die Ovulation nicht vor dem 13. Tag p. m. erfolgt sein konnte. Hierzu bemerkt GROSSER⁵⁾, wie ich zugebe, mit Recht, daß in anderen Fällen meiner Zusammenstellung von 1914 sich aus dem Kohabitationstermin auf einen viel früheren Zeitpunkt der Ovulation schließen lasse. Es sind das vor allem die Fälle ECKER (His), KEIBEL-ELZE und MALL 208⁶⁾.

Wichtig sind für unseren Gegenstand einige Arbeiten aus jüngerer Zeit, die sich mit dem Konzeptionstermin beschäftigen. Ich erwähne zuerst die Angaben von SIEGEL⁷⁾, nach denen die Empfängnisfähigkeit der Frau nach der Menstruation zuerst zunimmt, um am 6. Tage p. m. (nach Beginn der Menstruation) ihr Maximum zu erreichen und sodann wieder abzufallen. Am 22. Tage soll die Frau vorübergehend steril werden, eine Behauptung, die beiläufig später an anderer Stelle von dem Autor zurückgenommen wird.

1) ZANGEMEISTER (21) S. 444, (22) S. 407.

2) GROSSER (7) S. 265 ff.

3) TRIEPEL (20) S. 33.

4) TRIEPEL (19).

5) GROSSER (9) S. 502.

6) Man vergleiche die Tabellen bei mir (18) S. 396, (19) S. 137 und GROSSER (9) S. 502.

7) SPIEGEL (14, 15).

Über ein sehr großes Material verfügte ZANGEMEISTER¹⁾. Er stellte 675 Fälle aus den Listen und Tabellen von SCHLICHTING, GOSSRAU und AHLFELD mit Angabe des Konzeptionstermins zusammen, wobei sich ergab, daß das Maximum der Konzeptionen auf den 7.—8. Tag p. m. fällt. Die überwiegende Mehrzahl der Konzeptionen findet sich in der ersten Hälfte des Intermenstruums, sie können aber zu jeder Zeit erfolgen, auch intra- und antemenstruell. Die Berechnung ergab: antemenstruelle Konzeptionen 3%, intramenstruelle Konzeptionen 15%, postmenstruelle Konzeptionen 82%²⁾. Man könnte vielleicht bezweifeln, daß alle Angaben dieser Statistik, soweit sie sich auf vollzogene Kohabitationen beziehen, einwandfrei sind. Indessen dürfte es kaum möglich sein, sie alle auf ihre Richtigkeit nachzuprüfen, und überdies spricht die Größe des Materiales dafür, daß, selbst wenn einige Fehler untergelaufen sein sollten, doch das Hauptergebnis richtig ist.

Nun hat der Autor weiter festgestellt, daß die vom Konzeptionstermin an gerechnete Dauer der Schwangerschaft variiert, sie ist um so größer, je früher die Konzeption stattfand, am größten bei antemenstrueller, am kleinsten bei spätpostmenstrueller Konzeption. Die Durchschnittszahlen, die sich bei einzelnen Gruppen ergaben, waren die folgenden³⁾:

	Konzeption					
	Ante- menstr.	Intra- menstr.	Postmenstruell (intermenstruell)			
	8.—1. T.	1.—4. T. p. m.	5.—11. T. p. m.	12.—18. T. p. m.	19.—25. T. p. m.	26.—34. T. p. m.
Schwangersch.- dauer p. c. i. D.	279,2	276,0	272,1	268,5	263,8	259,8

Da die wahre, von der Imprägnation an gerechnete Schwangerschaftsdauer im Mittel immer die gleiche sein muß, so schließt ZANGEMEISTER, daß die Ovulation entsprechend der von dem Autor angenommenen FRAENKEL'schen Regel in der zweiten Hälfte des Intermenstru-

1) ZANGEMEISTER (21, 22).

2) ZANGEMEISTER (21) S. 445.

3) ZANGEMEISTER (22) S. 416

ums erfolgen muß. Dabei fällt sie nicht etwa immer auf denselben Termin, denn dann müßte die Schwangerschaftsdauer postmenstruell stets die gleiche sein, was wiederum nicht der Fall ist.

Das klingt sehr bestechend, indessen ist zu bemerken, daß die beiden letzten Gruppen der oben wiedergegebenen Zusammenstellung ein anderes Verhalten erwarten lassen sollten. Nämlich hier findet die Konzeption nach der Ovulation des Zyklus statt, besonders wenn man diese mit ZANGEMEISTER i. D. auf den 16. Tag p. m. verlegt. Es könnte dann nur das Ei des nächsten Zyklus befruchtet werden, und die Schwangerschaftsdauer p. c. müßte länger sein als in der vorhergehenden Gruppe.

Ferner setzt die Ableitung ZANGEMEISTERS voraus, daß die Spermien innerhalb des weiblichen Genitale mehrere Wochen lebend und befruchtungsfähig erhalten bleiben. Eine solche Zähigkeit der Spermien wird jedoch durch verschiedene Beobachtungen sehr in Frage gestellt. Bei Säugetieren scheinen die Spermien im allgemeinen eine sehr kurze Lebensdauer zu haben. Ich erwähne die Angaben SOBOTTAS¹⁾, nach denen bei der Maus die Spermien nur einige Stunden am Leben bleiben. Ähnlich lauten die Ergebnisse, zu denen HOEHNE und BEHNE²⁾ bei Kaninchen und Meerschweinchen kamen. Die Fledermäuse mit der oft zitierten langen Lebensdauer ihrer Spermien nehmen offenbar eine Ausnahmestellung ein, die durch ihre Lebensgewohnheiten bedingt ist. Wie bei den Säugetieren, gehen auch beim Menschen nach HOEHNE und BEHNE die Spermien rasch zugrunde. Daß sie sich in dem normalen sauren Vaginalsekret nicht halten können, ist ohne weiteres klar. Aber auch supravaginal, in Uterus und Tube, bleiben sie höchstens zwei Tage am Leben. Man nimmt meistens eine viel zu lange Lebensdauer der Spermien an; HAUSMANN, auf den man sich gern beruft, wird oft falsch zitiert.

Es bietet Interesse, zu prüfen, ob die in der embryologischen Literatur vorliegenden Angaben über vollzogene Kohabitationen, wenn man sie zu dem geschätzten Alter der Embryonen in Beziehung bringt, der neuen Forderung über die Lebensdauer der Spermien genügen. Zieht man die Tabelle von GROSSER³⁾ zu Rate, so zeigt sich, daß

1) SOBOTTA (16) S. 35.

2) HOEHNE und BEHNE (11).

3) GROSSER (9) S. 502. Ich verzichte, um nicht zu weitläufig zu werden, auf einen Vergleich mit meiner eigenen Tabelle (19) S. 137.

unter elf Fällen bei sechs die Zeit zwischen Kohabitation und Ovulation bis zwei Tage beträgt. Dabei ist der Fall MALL 26 eingerechnet, bei dem, wenn man Kohabitations- und Ovulationsdatum um je einen halben Tag verschiebt, die Differenz 0 wird. Auch bei RABL W könnte man noch von einer kurzen Lebensdauer der Spermien (vier Tage) sprechen. Somit bleiben die Fälle KEIBEL-ELZE, MALL 208, ECKER (His), RABL P (vgl. o. S. 226). Bei RABL P (Differenz — 7) muß irgendein Fehler untergelaufen sein, denn die befruchtende Kohabitation kann nicht sieben Tage nach der Ovulation stattgefunden haben. Man könnte daran denken, daß ich das Alter des Embryos (40 Tage) zu hoch geschätzt habe, RABL selbst gibt 32—33 Tage an, was mir allerdings auch jetzt noch zu niedrig erscheint. Bei den anderen drei Fällen muß entweder die Lebensdauer der Spermien 5—12 Tage betragen haben oder es müssen Irrtümer untergelaufen sein, sei es in der Altersschätzung, sei es in den Angaben über Kohabitationen, sei es in beidem. Eine andere Möglichkeit gibt es nicht. Die Annahme von Irrtümern ist mir nach den oben gemachten Ausführungen am wahrscheinlichsten.

Wir kommen zu der vorhin nach SIEGEL und ZANGEMEISTER wiedergegebenen Feststellung zurück, daß Konzeptionen zu jeder Zeit des menstruellen Zyklus erfolgen können. Es erhebt sich die Frage, ob dasselbe für die Ovulation gilt. Wenn, wie es jetzt den Anschein hat, die Lebensdauer der Spermien nur kurz ist, so muß die Frage ohne Zweifel bejaht werden. Hier ist ein anscheinend gewichtiger Einwand zurückzuweisen. Man nimmt jetzt wohl allgemein an, daß die Menstruation und die prämenstruellen Erscheinungen abhängig sind von der inneren Sekretion des Corpus luteum. Bei regelmäßigem vierwöchentlichen Menstruationstypus tritt die prämenstruelle Veränderung der Uterusschleimhaut nach HITSCHMANN und ADLER¹⁾ am 6.—7. Tage vor Beginn einer Menstruation ein. Die Ovulation muß noch einige Tage weiter zurückliegen, während deren das Corpus luteum sich bis zur Funktionsreife ausbildet. Nun sollte man erwarten, daß zwischen Ovulation und Menstruation immer annähernd die gleiche Zeit verstreicht, eine Zeit, die man auf ungefähr acht Tage schätzen kann. Die Länge des Menstruationszyklus variiert zwar, aber doch bei weitem nicht so stark wie die Lage des Ovulationstermins. Die Mehrzahl der Zyklen entfernt sich in der Länge

1) HITSCHMANN und ADLER (10) S. 10.

nicht allzuweit von vier Wochen. Man sollte eigentlich bei der großen Menge von Konzeptionen, also auch Ovulationen, die in der ersten Hälfte des Intermenstruums vorkommen, erwarten, daß etwa 14 tägige Menstruationszyklen zur Beobachtung gelangen, ja sogar häufig sind. Das ist aber nicht der Fall. Die Überlegung scheint für den FRAENKEL'schen Termin zu sprechen. Indessen kann nach einer Konzeption von Menstruation gar nicht die Rede sein (vgl. u. S. 231).

Bei dem Versuche, in die Frage Licht zu bringen, stoßen wir vor allem auf zwei Erscheinungen, die uns Schwierigkeiten bereiten: das statistisch nachweisbare Vorkommen von Konzeptionen, also auch Ovulationen zu allen Zeiten des Menstruationszyklus und ferner die kurze Lebensdauer der Spermien im weiblichen Genitaltraktus. Vielleicht eröffnet sich uns ein Ausweg in der Annahme, daß wir zwei Arten von Ovulationen zu unterscheiden haben, eine spontane und eine artefizielle. Die letztere wird durch die Kohabitationen veranlaßt, möglicherweise in seltenen Fällen auch durch andere Einflüsse (Masturbation). Durch eine solche Annahme ließe sich wohl nicht alles, aber, wie zu zeigen sein wird, viel erklären. Das Vorkommen artefizieller Ovulationen ist auch schon von anderer Seite angegeben worden¹⁾.

Die spontane Ovulation würde bei vierwöchentlichem Menstruationstypus ungefähr auf den FRAENKEL'schen Termin fallen, d. i. den 18.—19. Tag p. m. Das würde zu dem vorhin geforderten Abstand von Ovulation und Menstruation um ca. (!) acht Tage stimmen. Beiläufig will ich erwähnen, daß ich mehrmals Gelegenheit hatte, bei einer Frau am 17. Tage p. m. (bei 30tägigem Typus) eine hochgradige Mattigkeit zu beobachten, die ich mangels anderer erkennbarer Ursachen mit einer spontanen Ovulation in Zusammenhang bringen möchte. Ein Praktiker würde vielleicht eher als ich die Möglichkeit haben, die Angelegenheit weiter zu verfolgen.

Es ist schwierig oder unmöglich, einen Mittelwert für die Lage des Ovulationstermins aufzustellen, wenn Ovulationen tatsächlich während des ganzen Zeitraumes eines Menstruationszyklus vorkommen. Erleichtert wird die Aufgabe, wenn man sich auf die spontanen Ovulationen beschränkt. Alle Ovulationen, deren Zeitpunkt sich mehr oder weniger weit von dem festgesetzten Mittelwerte entfernen, sind als artefizielle anzusprechen.

1) Vgl. ZANGEMEISTER (22) S. 410.

Wenn das Ergebnis ZANGEMEISTERS zu Recht besteht und der Mehrzahl der Konzeptionen in der ersten Hälfte des Intervalls die Mehrzahl der Ovulationen und Imprägnationen in der zweiten Hälfte gegenübersteht, so wäre allerdings die Langlebigkeit der menschlichen Spermien trotz der Arbeit von HOEHNE und BEHNE (s. o.) wieder wahrscheinlicher gemacht. Doch wäre für unsere Frage nicht viel gewonnen. Die Ergebnisse der Statistik beziehen sich auf die Mehrzahl der Fälle und es bleibt immer noch eine nicht unbeträchtliche Minderzahl von Fällen zu erklären, in denen, was nicht bestritten wird, Frühovulationen und Frühimprägnationen vorliegen. Hier ist es, wie mir scheint, von Nutzen, wenn man neben den spontanen die artefiziellen Ovulationen mehr berücksichtigt, als es bisher geschehen ist. Dabei wäre es auch möglich, die kurze Lebensdauer der menschlichen Spermien anzuerkennen.

Die Möglichkeit scheint nicht ausgeschlossen zu sein, daß bei Frühovulationen die wahre Schwangerschaftsdauer i. D. verlängert ist, und daß deswegen auch die Schwangerschaftsdauer post conc. länger wird. Doch ist das eine Frage, deren Erörterung hier zu weit führen würde.

Die Unterscheidung von spontanen und artefiziellen Ovulationen ermöglicht es, den verschiedenen, von FRAENKEL, R. MEYER, mir und anderen über den Ovulationstermin geäußerten Ansichten gerecht zu werden. In den Fällen der FRAENKEL'schen Statistik handelt es sich wahrscheinlich größtenteils um spontane, in den meisten Fällen, die R. MEYER anzieht, um artefizielle Ovulationen. Die vorliegenden Literaturangaben reichen zu einer sicheren Entscheidung hierüber nicht aus.

An Ovulationen, die von einer Kohabitation abhängen, wird sich wohl meistens eine Schwangerschaft anschließen. Darum fehlt natürlich hier jede Beziehung zu einer nachfolgenden Menstruation, d. h. diese Fälle sind für die Berechnung des Abstandes von Ovulation und Menstruation (s. o. S. 230) nicht zu verwerten.

Die größte Schwierigkeit der neuen Theorie liegt m. E. darin, daß sie voraussetzt, es seien bei der geschlechtsreifen Frau zu allen Zeiten sprungreife Follikel vorhanden. Das entspricht aber nicht den Befunden, die bei Operationen gemacht werden. Indessen könnte man sich denken, daß durch die Kohabitation ein Zustand gesetzt wird, durch den ein Follikel, der nicht weit von der Reife entfernt ist, innerhalb kurzer Zeit, während der die Spermien am Leben bleiben, zur völligen Reife gebracht wird (s. u.).

Mit der Annahme, daß zwei Arten von Ovulation beim Menschen vorkommen, nähern wir uns den Verhältnissen, die bei Säugetieren bestehen. Daß bei einigen, wie Hunden, Schafen, Schweinen, spontane Ovulation eintritt, wissen wir seit BISCHOFF¹⁾, später wurde es mehrfach bestätigt. Von den Nagern wird gewöhnlich angenommen, daß der Coitus die Ovulation veranlaßt. Aber ich bin der Meinung, daß man nicht, wie es z. B. KÜSTNER²⁾ tut, nach der Art der Ovulation zwei Gruppen von Säugern voneinander scheiden kann. KÜSTNER sagt: „Bei zahlreichen Säugern wird die Ovulation nur durch den Coitus hervorgerufen (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus, Katze), bei anderen (Hund, Pferd, Schwein, Rind) erfolgt sie spontan, ebenso wie beim Menschen.“ Denn einmal halte ich es zum mindesten für wahrscheinlich, daß auch die Tiere der ersten Gruppe, wenn sie isoliert gehalten werden, spontan ovulieren. Nach SOBOTTA³⁾ braucht sich beim Meerschweinchen Follikelsprung und Coitus nicht zu decken, jener kann erheblich früher (also spontan!) erfolgen. Bei den Tieren der zweiten Gruppe ist es nicht leicht, über die gewöhnliche Art der Ovulation Klarheit zu bekommen. Spontane Ovulation isolierter weiblicher Tiere ist nachgewiesen. In Freiheit lebende Tiere begatten sich zur Zeit der Brunst, vorwiegend am Ende derselben⁴⁾, und der Züchter benutzt dieselbe Zeit für das Belegen. Es ist kaum zu sagen, ob der Follikelsprung schon vor dem Coitus eingetreten oder ob er eine Folge desselben ist. Ich möchte das letztere annehmen, schon weil Belegen während der Brunst mit großer Wahrscheinlichkeit, wenn nicht Sicherheit Befruchtung zur Folge hat. Wie BONNET⁵⁾ berichtet, ist es in Züchterkreisen bekannt und wird auch von HAUSMANN angegeben, daß beim Schaf ein Sprung während der Brunst genügt, um Befruchtung zu erzielen.

Beim Menschen sind viele einmalige Kohabitationen befruchtend. Man könnte versucht sein, diese Tatsache zugunsten des Zusammenhangs von Coitus und Ovulation ins Feld zu führen; beweisend ist sie freilich nicht. Wenn andererseits viele Kohabitationen bei vollkommen gesunden coitierenden Personen, die auch keine Prohibitivmittel anwenden, ohne Folgen bleiben, so ist, wie ich glauben möchte,

1) BISCHOFF (1).

2) KÜSTNER (12) S. 30.

3) SOBOTTA (17) S. 92.

4) Vgl. BONNETS entsprechende Angaben über den Hund (3) S. 423.

5) BONNET (2) S. 172.

hieran eine geringe sexuelle Empfindlichkeit der Frau schuld. Die sexuelle Reizbarkeit variiert ja bekanntlich bei den Frauen außerordentlich.

Es bleibt zu überlegen, in welcher Weise ein Coitus (bei Mensch und Säugetier) die Ruptur eines Follikels veranlassen kann. Daß eine rein mechanische Einwirkung in Frage komme, kann nicht wohl ernstlich behauptet werden. Dagegen ist es naheliegend, an einen reflektorischen Vorgang zu denken, besonders im Hinblick auf die reichliche Nervenversorgung der Scheide und vor allem der Clitoris. Man könnte annehmen, daß es durch den ausgelösten Reflex zu einer Hyperämie des Ovariums kommt und daß unter deren Einfluß die in der Entwicklung am meisten fortgeschrittenen Follikel zur völligen Reife gelangen. Die Hyperämie müßte einige Zeit anhalten. Dafür spricht, daß nach COSTE, PRÉVOST und DUMAS¹⁾ beim Hund die Ovulation ziemlich spät nach der Begattung erfolgen kann: zwischen dem Abgang des ersten und letzten Eies kann mehr als ein Tag liegen.

Auf dem Gebiete der Zeugungsgeschichte hat die Ursachenforschung zu bemerkenswerten Ergebnissen geführt. Am besten begründet ist wohl die Anschauung, nach der die Vorbereitung des Uterus zur Aufnahme des Eies und damit die ganze prägravide bzw. prämenstruelle Veränderung der Uterusschleimhaut durch ein von dem Corpus luteum geliefertes Hormon bewirkt wird. Dagegen sind wir über die Ursachen, die zur tierischen Brunst und zur spontanen Ovulation bei Mensch und Säugetier führen, noch sehr ungenügend unterrichtet. Bei Erwägungen über diesen Gegenstand sollte man die Erscheinungen des menschlichen Geschlechtszyklus und die der tierischen Brunst zusammen im Auge behalten, wenn sie auch anscheinend weitgehende Differenzen zeigen.

Zur Zeit der Brunst tritt eine starke Hyperämie der Genitalorgane ein, die, wie bekannt, bei manchen Tieren zu Blutungen aus Vagina und Vulva führen kann und die bisweilen unrichtigerweise für ein Analogon der Menstruation gehalten wurde. (Eine echte Menstruation kennt man nur beim Menschen und bei höheren Affen.) Zu gleicher Zeit kommt es zu einer Verdickung des Uterus sowie einer Schwellung und Hyperämie seiner Schleimhaut, Erscheinungen, die als Prooestrus bezeichnet werden. Diesem schließt sich an das

1) Zitiert nach BONNET (3) S. 425.

Oestrum, der Höhepunkt der Schwellung, der mit der Ovulations- und Begattungszeit zusammenfällt.

Wir können diesen Zeitpunkt dem Ovulationstermin des Menschen gleichsetzen, müssen aber feststellen, daß bei letzterem keine histologischen Veränderungen vorkommen, die dem Prooestrum der Säuger entsprechen, oder wenigstens, daß keine solchen bekannt sind. Somit haben wir keinen sicheren Anhalt für die Bestimmung einer Zeit im Geschlechtszyklus des menschlichen Weibes, die der Zeit der tierischen Brunst entsprechen würde, zumal beim Menschen das Zeichen periodisch auftretender starker Begattungsneigung nicht zur Beobachtung kommt. Wir könnten höchstens sagen, daß eine nicht näher zu begrenzende Zeitspanne vor der in die zweite Hälfte des Intervalls fallenden spontanen Ovulation der tierischen Brunstperiode entspreche.

Das sich an das Oestrum anschließende Metoestrum, das Abschwellen der Mucosa, entspricht der menschlichen Menstruation, das Dioestrum dem Intervall, das bei vielen Tieren vorkommende Anoestrum, eine mehrmonatige vollkommene Ruhe, fehlt dem Menschen.

FRAENKEL¹⁾ gibt eine Übersicht über die Äquivalente der verschiedenen Stadien des Menstruationszyklus beim Säuger. Das, was er über Metoestrum, Dioestrum und Anoestrum angibt, deckt sich mit dem soeben Mitgeteilten. Dagegen kann ich seiner Deutung des Prooestrum und Oestrum nicht beistimmen; jenes soll nach FRAENKEL der menschlichen Menarche, dieses, also die Ovulations- und Begattungszeit, dem Prämenstruum entsprechen. Es genügt, auf den zweiten Vergleich einzugehen; zumal bei dem ersten der Begriff Menarche, der sonst in der Literatur wenig verwandt wird, nicht eindeutig ist. Das Prämenstruum kann nicht mit dem Oestrum (der Ovulationszeit) identisch sein, weil es von dem Corpus luteum abhängig ist, dieses aber selbst erst nach einer Ovulation sich bildet. Man sollte, wenn man ein Analogon für das Prämenstruum haben will, zwischen Oestrum und Metoestrum noch ein weiteres Stadium einschieben, das als Epoestrum zu bezeichnen wäre und den Erscheinungskomplex des Prooestrum und Oestrum fortsetzt (Hyperämie, Schwellung). Es ist von dem neugebildeten Corpus luteum bzw. den neuen Corpora lutea abhängig. Seine Erscheinungen decken sich mit den prämenstruellen und den prägraviden Erscheinungen beim Menschen.

1) FRAENKEL (6) S. 533.

Die Ursache des Prooestrum sieht FRAENKEL¹⁾ in dem Corpus luteum. Das kann aber nicht richtig sein, denn der gelbe Körper entsteht nach der Ruptur des Follikels, und diese erfolgt während des Oestrum, also erst nach dem Prooestrum. Von mehreren Tieren, z. B. Kuh, Hündin, weiß man, daß die Ovulation am Ende der Brunst stattfindet, und daß erst um diese Zeit das männliche Tier zur Begattung zugelassen wird. Man könnte nun meinen, daß die Brunst durch die Tätigkeit älterer Corpora lutea veranlaßt wird. FRAENKEL²⁾ äußert sich dahin, daß das Prooestrum die einmalige, der Gesamtturgor der Generationsjahre die dauernde Leistung der gelben Drüse ist. Das würde bedeuten, daß ältere Corpora lutea zwar nicht unmittelbar aber mittelbar die Wiederholung der Brunst veranlassen. Hierbei sind aber die kausalen Beziehungen nicht recht durchsichtig. Eine unmittelbare Wirksamkeit älterer gelber Körper wäre überhaupt kaum vorstellbar, denn es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß Organe, die sich im Zustande der Rückbildung befinden, deren spezifische Zellen mehr und mehr durch indifferentes Bindegewebe ersetzt werden, noch eine tief in die Funktionen des Organismus eingreifende Tätigkeit ausüben, ähnlich der des in Blüte stehenden Corpus luteum. Namentlich bei der allerersten Brunst, die zur Zeit der Geschlechtsreife eintritt und die doch auch eine Ursache haben muß, könnte die Annahme nicht zutreffen, denn zu diesem Termin sind überhaupt noch keine Corpora lutea gebildet.

Wenn man nun berücksichtigt, daß die histologischen Erscheinungen des Prooestrum, Hyperämie der Genitalorgane, Schwellung des Uterus und vor allem seiner Schleimhaut, prinzipiell die gleichen sind wie diejenigen des prägraviden oder prämenstruellen Stadiums, und daß diese letzteren durch die innere Sekretion des gelben Körpers veranlaßt werden, so drängt sich der Gedanke auf, daß die Brunst von dem Vorläufer des Corpus luteum, d. h. dem Stratum granulosum des reifenden Follikels, abhängt. Beim Menschen gibt es keine typischen Brunsterscheinungen, dagegen müssen wir annehmen, daß hier der spontane Follikelsprung die unmittelbare Folge einer Hyperämie des Ovariums ist, sei es auch nur einer lokalen, oder doch eines erhöhten Gewebsturgors. Auch diese Veränderungen des Ovariums müßten auf Rechnung des wachsenden Stratum granulosum gesetzt

1) FRAENKEL (6) S. 531.

2) FRAENKEL (6) S. 531.

werden. So würde der Follikel selbst in letzter Linie die Ovulation verursachen.

Wird dem Stratum granulosum, ähnlich wie dem Corpus luteum, die Funktion einer Drüse zugeschrieben, so muß man erwarten, daß es in nahen Beziehungen zu Blutgefäßen steht. Der Gefäßreichtum der benachbarten Theca interna ist bekannt. Die Gefäße reichen allerdings im allgemeinen nicht in das Stratum granulosum hinein, und man könnte aus diesem Grunde meinen, daß die genannte Drüsenfunktion nicht den Granulosumzellen, sondern den Zellen der Theca interna zufällt. Da ich aber mit den meisten neueren Autoren die Luteinzellen von den Zellen des Stratum granulosum ableite, so muß ich logischerweise auch diese für die Herbeiführung der Brunst verantwortlich machen.

Eine Stütze erhält die geschilderte Ansicht vielleicht darin, daß sich in den Zellen des Stratum granulosum ähnliche Körnchen finden, wie man sie in den Luteinzellen sieht, wenn auch nur in geringer Menge. Die Granula kommen schon in jüngeren Follikeln vor bei „zunehmender Vermehrung der Epithelzellen“¹⁾. Allerdings ist zu erwähnen, daß die Granula der Luteinzellen wohl sämtlich fettiger Natur sind, die der Granulosumzellen dagegen zum großen Teile nicht.

Die im vorstehenden wiedergegebenen Überlegungen führten zu zwei Hauptergebnissen:

1. Beim Menschen und bei Säugetieren kommen zwei Arten der Ovulation vor, eine spontane und eine artefizielle, vom Coitus abhängige. Die spontane Ovulation erfolgt bei Säugetieren am Ende der Brunst, beim Menschen in der zweiten Hälfte des Intervalls.

2. Die tierische Brunst und die spontane Ovulation von Mensch und Säugetieren sind Folgen einer innersekretorischen Tätigkeit des Follikelepithels.

Die erste These stützt sich auf das Vorkommen von Frühovulationen und Spätovulationen, sowie auf die wahrscheinlich richtige Annahme einer kurzen Lebensdauer der menschlichen Spermien im weiblichen Genitale. Sie kann vorläufig noch nicht das Zusammenreffen artefizieller Ovulation mit Follikelreife sicher erklären.

1) Vgl. v. EBNER (4) S. 511 u. 533.

Die zweite These ist einer experimentellen Prüfung zugänglich. Es kann sich dabei nicht um Entfernung des Follikelepithels handeln, sondern nur um totale Kastration. Bei der Deutung bisher bekannt gewordener Ausfallserscheinungen, die sich nach Kastration zeigen, muß man, wie mir scheint, besonderes Gewicht auf das Fortfallen sämtlicher Follikelepithelien legen.

Literaturverzeichnis.

1. BISCHOFF, Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung und Lösung der Eier bei den Säugetieren und Menschen. Gießen 1844.
2. BONNET, R., Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1884, S. 170 ff.
3. BONNET, R., Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anat. Hefte Bd. 9, S. 419 ff., 1897.
4. v. EBNER, V., A. KÖLLIKERS Handbuch der Gewebelehre des Menschen Bd. 3. Leipzig 1902.
5. FRAENKEL, L., Das zeitliche Verhalten von Ovulation und Menstruation. Zentralbl. f. Gynäk. 1901, S. 1591 ff.
6. FRAENKEL, L., Normale und pathologische Sexualphysiologie. In LIEPMANN, Handb. d. ges. Frauenheilkunde Bd. III. Leipzig 1914.
7. GROSSER, O., Altersbestimmung junger menschlicher Embryonen; Ovulations- und Menstruationstermin. Anat. Anz. Bd. 47, 1914, S. 264 ff.
8. GROSSER, O., Die Beziehungen zwischen Eileiter und Ei bei den Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 48, 1915, S. 92 ff.
9. GROSSER, O., Die Aufgaben des Eileiters der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. 50, 1918, S. 489 ff.
10. HITSCHMANN, F. und ADLER, L., Der Bau der Uterusschleimhaut des geschlechtsreifen Weibes mit besonderer Berücksichtigung der Menstruation. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gyn. Bd. 27, 1908, S. 1 ff.
11. HOEHNE, O. und BEHNE, K., Über die Lebensdauer homologer und heterologer Spermatozoen im weiblichen Genitalapparat und in der Bauchhöhle. Zentralbl. f. Gynäk. u. 1914, S. 511.
12. KÜSTNER, O., Kurzes Lehrbuch der Gynäkologie. 6. Aufl. Jena 1917.
13. MEYER, R. und RUGE II, C., Über Corpus-luteum-Bildung und Menstruation in ihrer zeitlichen Zusammengehörigkeit. Zentralbl. f. Gynäk. Bd. 37, 1913, S. 50 ff.
14. SIEGEL, P. W., Wann ist der Beischlaf befruchtend? Deutsche med. Wschr. 1915, S. 1251.
15. SIEGEL, P. W., Bedeutung des Kohabitationstermins für die Befruchtungsfähigkeit der Frau und für die Geschlechtsbestimmung des Kindes. Münch. med. Wschr. 1916, S. 748 und 1787.
16. SOBOTTA, J., Die Befruchtung und Furehung des Eies der Maus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 45, 1985, S. 15 ff.
17. SOBOTTA, J., Über die Bildung des Corpus luteum beim Meerschweinchen. Anat. Hefte Bd. 32, 1906, S. 89 ff.

18. TRIEPEL, H., Altersbestimmung bei menschlichen Embryonen. Anat. Anz. Bd. 46, 1914, S. 385 ff.
19. TRIEPEL, H., Alter menschlicher Embryonen und Ovulationstermin. Anat. Anz. Bd. 48, 1915, S. 133 ff.
20. TRIEPEL, H., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Leipzig 1917.
21. ZANGEMEISTER, W., Über den Termin der Eibefruchtung beim Menschen. Festschrift für E. GASSER. Berlin 1917, S. 442 ff. (= Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre. Bd. 3, 1918, S. 34 ff.)
22. ZANGEMEISTER, W., Studien über die Schwangerschaftsdauer und die Fruchtentwicklung. Arch. f. Gynäk. Bd. 107, 1917, S. 405 ff.

Bücherbesprechungen.

Richard Kroner. Das Problem der historischen Biologie. Heft 2 der Abhandlungen zur theoretischen Biologie, herausgegeben von Dr. JULIUS SCHAXEL, Professor an der Universität Jena. Berlin, Bornträgers Verlag. 1919. 35 S.

Diese Abhandlung befaßt sich mit dem in letzter Zeit mehrfach erörterten Problem, ob man berechtigt sei, die Feststellung der genetischen Beziehungen der Organismen untereinander als einen Zweig der historischen Wissenschaften aufzufassen, ob also die Geschichte des Lebendigen auf der Erde den gleichen Wert habe, wie die Geschichte der Ereignisse des Menschengeschlechtes. KRONER gelangt im Sinne RICKERTS dazu, diese Frage zu verneinen. Das, was wir als geschichtlich „einmalig“ bezeichnen, hat, auf die Menschheit bezogen, einen einzigen Sinn und Wert. Solch ein Einmaliges ist in der Natur nicht anzutreffen; denn hier tritt das „Einmalige“ als Spezialfall einer Gesetzmäßigkeit auf, ist also, wenn es auch nur einmal auf der Erde realisiert ist, theoretisch doch mehrmalig denkbar. (Gut hier besonders S. 15 der Arbeit.) Theoretisch muß postuliert werden, daß solche Vorgänge, z. B. die Entstehung des Planetensystems, mehrmalig möglich seien. In der Lehre vom Organismus zwar nähert sich die Naturwissenschaft dem Gebiete der Universalgeschichte. Denn ähnlich wie hier das einmalige Geschehen als für uns bedeutsam beurteilt wird, so gewinnt das Organische durch den Begriff der Zweckmäßigkeit eine individuelle Bedeutung. Dadurch wird das Reich der Organismen zu einem Zwischenreich zwischen dem durch Anwendung der mathematischen Methode exakt erschließbaren Gebiet der Naturwissenschaften und der Historie. Das Prinzip der Zweckmäßigkeit ermöglicht eine Darstellung, in der wir urteilen, als ob wir ein exaktes Prinzip besäßen. In der Descendenzlehre bildet gar nicht das Individuelle, d. h. das biologisch Einmalige den Gegenstand der Forschung, sondern vielmehr das logisch-begrifflich Einmalige, d. h. die Art. Das Bestreben der Descendenztheoretiker geht darauf aus, nicht das werdende Individuelle zu erfassen, sondern das werdende Allgemeine, d. h. die Artbegriffe. Darum erhält die Descendenztheorie den Artbegriff aufrecht und leugnet trotzdem die reale Existenz der „Art“. Sie bedient sich des Prinzips der Zweckmäßigkeit als eines Naturgesetzes und vermag dadurch, daß sie die Beschaffenheit eines jeden Indi-

viduums diesem Kriterium der Zweckmäßigkeit unterwirft, das Individuelle innerhalb des begrifflich Allgemeinen als notwendig zu bezeichnen. Für das Einzelne muß auf die Arbeit selbst verwiesen werden.

Nehmen wir kritisch dazu Stellung, so finden wir eingehüllt in eine fremdartige philosophische Terminologie im wesentlichen doch nur die Grundgedanken von KANTS Kritik der Urteilskraft darin wieder, d. h. also die von der unüberbrückbaren Kluft zwischen mechanischer (wie wir heute sagen: energetischer) und teleologischer Betrachtung der Natur. Dies hätte klarer zum Ausdruck kommen können. Ob DARWIN mit dieser Interpretation seiner Lehre einverstanden gewesen wäre, erscheint doch recht zweifelhaft. Er war kein Philosoph und meinte buchstäblich, was er geschrieben hat. Wenn KRONER sagt, daß man die Theorie gründlich mißverstanden und zu phantastischen Spekulationen auf allen Gebieten des Erkennens mißbraucht habe (S. 34), so bliebe zu beweisen, daß DARWIN seine eigene Theorie anders als seine Nachfolger aufgefaßt hat. Dies anzunehmen, haben wir aber durchaus keinen Anlaß. Es bleibt also dabei, daß — wie es jetzt häufiger und vereinzelt schon früher ausgesprochen worden ist — der Darwinismus nur die Evolution von Begriffen gibt, die als solche schlechterdings nichts mit der Historie zu tun hat, und daß in der Teleologie das schlechthin notwendige Prinzip gegeben ist, mit dem allein wir an die Beurteilung der Organismen herantreten können. Dabei ist nur zu bedenken, daß „Zweckmäßigkeit“ selbst mehrdeutig ist. Der Urbegriff dafür, wie ihn KANT in dem berühmten § 80 herausgearbeitet hat, wird neuerdings oft (z. B. bei JENSEN) als „primäre Zweckmäßigkeit“ bezeichnet, d. h. als die aller Organisation zugrunde liegende, in ihrer Entstehung mit der Entstehung der Organisation selbst zusammenfallende Dauerfähigkeit. Das, wovon DARWIN und seine Schule spricht, ist aber die „Anpassung“, d. h. die Entstehung von Zweckmäßigem aus Unzweckmäßigem. Einer Verwechslung dieser beiden Bedeutungen macht sich auch KRONER (S. 33) schuldig; dadurch kommt ein Fehler in seine Darstellung hinein: „Das Verhältnis, in dem die Organismen zu den Lebensbedingungen stehen, ist das der Zweckmäßigkeit, die wir in diesem Falle Anpassung nennen. Wenn die Anpassung selbst zum Erklärungsmittel für die Umwandlung der Arten gemacht werden könnte, so wäre zugleich die gesetzmäßige Notwendigkeit und der als zweckmäßig zu beurteilende Verlauf des Prozesses der Umwandlung erkannt.“ Das sind aber nicht nur „scheinbar einander widerstreitende logische Tendenzen“ (S. 33), sondern wirklich unlösbare Widersprüche. Das Prinzip für unser Urteil kann eben nicht Mittel zu einer Erklärung werden. Hier liegt ein Sprung bei KRONER, durch den er zum Beweis seiner These gelangt, daß auch der Darwinismus nur ein Erklärungsprinzip enthalte, ein „als ob“, während es sich dabei doch in Wirklichkeit stets um die Absicht handelt, Blutsverwandtschaften auf exaktem Wege festzustellen. Insoweit es das Ergebnis der KRONER'schen Darstellung ist, für die Stammbaumforschung die Verwirklichung einer solchen Absicht als unmöglich zu bezeichnen, müssen wir ihm beistimmen; insoweit er aber im Darwinismus nur ein „als ob“ sieht — und das tut er, wenn wir ihn recht verstehen —, erscheint seine Darstellung mißglückt, und zwar wohl mangels gründlicher Kenntnis der eigentlichen Aufgaben der wissenschaftlichen Erforschung der Abstammungsverhältnisse. Die methodologische

Erörterung des großen Gegensatzes zwischen Descendenztheorie und Historie, aber auch dessen, worin sie übereinstimmen, darf gewiß auch als Aufgabe der Historiker und Philosophen angesehen werden, nachdem zuerst OTTO KAR LORENZ einen gangbaren Weg gewiesen hat. Eine nach Form und Inhalt gleich anziehende und zudem vorsichtige Dissertation von KOCH (Philosophische Erörterungen über die Stellung der Geschichtswissenschaften, Jena 1904) lehrt, daß von dem Standpunkt RICKERTS aus das hier vorliegende Problem durchaus nicht zu lösen ist. Man denke an die Anthropologie, die Urmenschheit, die Naturvölker!

Prof. LUBOSCH, Würzburg.

Bolk, L. Odontologische Studien III. Zur Ontogenie des Elephantengebisses. Jena, Gustav Fischer. 1919. 38 S. 22 Textabbildungen. Preis geh. 2,50 M.

Theoretische Erwägungen führten BOLK in seiner ersten odontologischen Studie zu einer Darlegung über die morphologische Bedeutung der Molaren des Elefanten, deren Richtigkeit am Präparat zu prüfen ihm erst möglich wurde durch den Erwerb eines Elefantenfetus von 20 cm Stirnsteißlänge. Die an diesem seltenen Material gemachten und gründlich durchgearbeiteten Beobachtungen an der Anlage eines Incisivus in einer Oberkieferhälfte und den Anlagen von 4 Molaren in einer Unterkieferhälfte sind mit großer Ausführlichkeit in dieser dritten Studie geschildert. Sie bestärken den Verfasser in seiner Auffassung, daß der Elefantenmolar einer Zahnfamilie der Reptilien entspricht und daß jede Lamelle des Elefantenmolars einem Reptilienzahn homolog ist.

H. v. E.

Anatomische Gesellschaft.

Fräulein Dr. HEDWIG FREY, Oberassistent am anatom. Institut, Privatdozent für Anatomie und Entwicklungsgeschichte in Zürich, ist als lebenslängliches Mitglied in die Gesellschaft eingetreten. Adresse: Zürich 7, Mommsenstraße 17.

Personalia.

Durch ein Versehen ist in Nr. 11/12 der Name des von Würzburg nach Zürich übergesiedelten Prosektors, Dr. VONWILLER, ausgelassen worden.

INHALT. Aufsatz. Hermann Triepel, Betrachtungen über Ovulationstermin und Brunst. S. 225—238. — Buchbesprechung. RICHARD KRONER, S. 238—240. — Bolk, L., S. 240. — Anatomische Gesellschaft, S. 240. — Personalia, S. 240. — Literatur, S. 17—32.

Abgeschlossen am 30. September 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. **H. von Eggeling** in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 5. November 1919. ✻

No. 14.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform.

Von Prof. OTTO AICHEL in Kiel.

V. Deszendenztheoretisches und die Entstehung der Zahnform.

Abgesehen von Sonderansichten einiger Fachleute über Einzelfragen, beherrscht die Lehrbücher folgende Anschauung über die phylogenetische Zahnentwicklung:

Gebrauch, Nichtgebrauch, Anpassung und Vererbung sind die wirkenden Faktoren. Das ursprüngliche Gebiß ist ein homoiodontes Gebiß.

„Das heterodonte Gebiß ist phylogenetisch aus dem homodonten Typus hervorgegangen“ (DE TERRA 1911). „Der leitende Faktor bei allen Modifikationen des Zahnbaues liegt in dem einfachen physiologischen Zweck, die Form des Gebisses der jeweiligen speziellen Ernährungsweise anzupassen“ (RÜTIMEYER). „Die mehrfachen Beispiele lassen die Mannigfaltigkeit der Substanzen verstehen, welche bei der Formation des Gebisses der Fische im Spiele sind. Sie alle sind beherrscht von der Funktion der Bewältigung der Nahrung durch deren verschiedene Qualität“ (GEGENBAUR). „Bei Amphibien ist das gesamte Gebiß bedeutend vereinfacht. Das steht im Zusammenhang mit den niederen Anforderungen, welche hinsichtlich

der Zerkleinerung der Nahrung bestehen“ (GEGENBAUR). „Wenn schon bei den niederen Abteilungen der Vertebraten die Funktion des Gebisses nicht überall eine gleichartige blieb, und besonders bei den theromorphen Reptilien mancherlei Leistungen auftraten, so kommt es doch bei den Säugetieren zu einer Vervollkommnung der Funktion, welche nicht nur im Ergreifen und Festhalten besteht. Die Zerkleinerung der Nahrung wird zur Hauptleistung, mit welcher die andere sich mehr oder minder erhält“ (GEGENBAUR). „Auf die Dauer konnte indes ein solches (reptilienartiges) Gebiß für die landbewohnenden Säugetiere unmöglich genügen. Die hohe Bluttemperatur erfordert unter allen Umständen eine sehr viel reichlichere Nahrungszufuhr als für die reptilienartigen Ahnen der Säuger hinreichend war. So viel Futter aber, als ein Tier mit einem derartig primitiven Gebiß aufnehmen mußte, ist für warmblütige Landtiere so gut wie gar nicht zu beschaffen. — Hier mußte jenes für die Zermahlung und Zerkleinerung des Futters ungeeignete primitive Gebiß eine durchgreifende Umänderung erfahren. Diese Modifikation äußert sich nun in einer Reduktion der Zahnzahl und der Vergrößerung der Kauflächen, und zwar mittels zweckmäßiger Differenzierung gewisser Zähne“ (SCHLOSSER).

In der Frage der Entstehung des heterodonten Gebisses aus dem homoiodonten ist für die niederen Vertebraten allgemein anerkannt, daß das heterodonte Gebiß auf der Grundlage des homoiodonten sich entwickelte, darin aber, daß es einen Ursäuger mit homoiodontem Gebiß nie gegeben hat, sind mit mir zahlreiche Forscher einer Ansicht.

Gegen die Auffassung, die Zahnform kompliziere sich in Anpassung an und durch Abänderung der Nahrung, führte ich an, daß schon bei Fischen hochkomplizierte Zahnformen vorhanden sind, die nicht in Abhängigkeit von der verschiedenen Qualität der Nahrung entstanden gedacht werden können. Als Beispiel gab ich eine Abbildung der Zähne der Gattung *Hybodus* wieder (Arch. f. Anat. u. Phys. 1915, Suppl. S. 37). Hier wie in zahlreichen anderen Fällen läßt sich leicht eine aufsteigende Serie der Komplizierung der Zahnform aufstellen, für deren Entstehung eine Wirkung verschiedener Nahrung unmöglich verantwortlich gemacht werden kann. Aber nicht nur Komplizierung der Zahnform durch Höckervermehrung und Höckererhöhung, wie im Falle der Gattung *Hybodus*, auch Komplizierung durch Faltung kommt schon bei Fischen vor (*Cochliodus contortus*, *Ceratodus*).

Endlich finden wir bei den Fischen schon Reduktion der Zahnzahl, Arbeitsteilung und Spezialisierung des Gebisses (*Anarrhichas lupus*). „Es dürfte keinem Forscher möglich sein, die hohe Differenzierung der Zahnform mancher Fische mit der verschiedenen Qualität der Nahrung oder der Bewegungsfähigkeit des Kiefers in ursächliche Beziehungen zu bringen“ (AICHEL, Arch. f. Anat. 1915, Suppl. S. 37).

Mein Hinweis auf die Komplizierung der Zahnform bei Fischen ist vielfach falsch verstanden worden.

SICHER z. B. sagt, „daß wir ja heute sehr wohl wissen, daß wir in den heute lebenden Wirbeltieren keine gerade phylogenetische Reihe vor uns haben und daß die Zähne nicht das einzige Organ sind, bei dem in spezialisierten Seitenzweigen eine weitgehende Sonderbildung statthat“. Hierdurch soll mein gegen die Differenzierungshypothese gerichteter Einwand, daß wir schon bei Fischen weitgehende Komplizierung der Zahnform finden, entkräftet werden. Nach der Differenzierungshypothese soll Abänderung der Nahrung die Komplizierung bewirken, Abänderung der Nahrung müßte mithin auch in den spezialisierten Seitenzweigen der Fische nachweisbar sein, soll die Differenzierungshypothese aufrecht erhalten werden. Entsprechend den verschiedenen Zahnformen ist aber bei Fischen die Nahrung nicht abweichend.

Auch ADLOFF hat den Gang meiner Beweisführung nicht erkannt. Schon in der Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 29/30 (Autoreferat eines von mir in der Berl. Anthrop. Ges. gehaltenen Vortrags) heißt es: „Man braucht nur die Klasse der Fische herauszugreifen, um auf hochkomplizierte Zahnformen in Gestalt von Höckerzähnen und Faltenzähnen zu stoßen. Die Entstehung dieser Zahnformen läßt sich in keiner Weise durch verschiedene Qualität der aufgenommenen Nahrung erklären. Abgesehen von Formverhältnissen lassen die Zähne der Fische eine hohe Komplizierung durch das Auftreten verschiedener Arten von Hartsubstanzen erkennen. Auch dieses Geschehen läßt sich nicht durch Einflüsse des Kaugeschäftes erklären. Es muß zugegeben werden, daß viele Fische viel kompliziertere Zähne besitzen als manche Säugetiere, und zwar in der Form des Zahnes und in der Zusammensetzung der Zahngrundgewebe.“ Wenn ADLOFF sagt: „Die Annahme, daß der trituberkuläre Zahn die Grundform des Säugetierzahnes darstellt, wird auch nicht angetastet durch den Hinweis von AICHEL, daß schon bei Fischen hochkomplizierte Höcker- und Faltenzähne vorkommen. Diese haben doch mit den Säugetierzähnen ab-

solut nichts zu tun“ (Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 36), so muß ich entgegen, daß ich in keiner meiner Arbeiten behauptet habe, die Höckerzähne und Faltenzähne der Fische sprächen gegen die Annahme, daß der trituberkuläre Zahn bei Säugetieren als Grundform erscheinen könne oder die Grundform vieler Formen sei. Behauptet habe ich erstens, daß die bei Fischen vorhandenen komplizierten Zahnformen bei der Gleichartigkeit der Ernährungsweise der Fische gegen die Ansicht sprechen, die SCHLOSSER folgendermaßen formuliert: „Solange die Existenzbedingungen keine nennenswerten Änderungen erfahren, erleiden auch Gestalt und Zahl der Zähne keine tiefgreifenden Änderungen; sobald aber das Tier sich einer anderen Lebensweise anpaßt, muß eine bedeutende Modifikation des Gebisses erfolgen.“ Zweitens habe ich hervorgehoben, daß die bei Fischen weit verbreitete, auf den gleichen Faktoren wie bei höheren Wirbeltieren beruhende Komplizierung der Zahnform verbiete, von einer in der Tierreihe aufsteigenden Komplizierung der Zahnform zu sprechen, worauf ich noch zurückkomme.

ADLOFF sagt weiter: „Es ist bekannt, und ich wundere mich, daß RICHEL nicht hierauf aufmerksam macht, daß auch bei Reptilien schon hochkomplizierte Zahnformen vorkommen, und zwar solche Formen, die ganz auffallend den Zähnen von Säugetieren ähneln.“ Auf diese Formen war durch Wiedergabe des Zitates aus GEGENBAUR (Arch. f. Anat. 1915, Suppl. S. 39, 40) genügend hingewiesen; meiner Beweisführung konnten die theromorphen Reptilien mit Zahnformen, die denen der Karnivoren, anthropoiden Affen oder gar den Plattenzähnen der Fische auffallend ähneln, nicht dienen, weil wir über die Ernährungsweise dieser Tiere nichts wissen. Der Einwand, diese Zahnformen seien in Anpassung an die Nahrung entstanden, wäre vielleicht möglich gewesen.

Im besonderen ist nun von der Differenzierungshypothese (OSBORN, COPE) versucht worden, den Weg klarzulegen, den der einfache Kegelzahn durchschritten haben soll, um sich in einen mehrhöckerigen Zahn umzuwandeln. Nach phylogenetischen und morphologischen Gesichtspunkten wird folgende Stufenfolge der Entwicklung unterschieden: haplodont, protodont, trikonodont, trituberkulär, multituberkulär. Von diesen Grundformen kann man alle Zahnformen ableiten; jeder Molar der Säugetiere aber muß nach der Differenzierungshypothese (mit Ausnahme vielleicht des Multituber-

kulatenzahnes) die vier Vorstufen des mehrhöckrigen Molaren durchschritten haben.

Als Ursache für den auffallenden Übergang des trikonodonten (drei Höcker hintereinander) zum trituberkulären Stadium (3 Höcker, die sich gegenseitig berühren und bei denen die Verbindung der Höckerspitzen ein Dreieck ergibt) wird von der Differenzierungshypothese einfach der Kaudruck angesehen. Moderne Forscher verhehlen sich das Hypothetische dieser kausalen Erklärung nicht.

Während die komplizierten Formen der Zähne bei Fischen, Amphibien und Reptilien unter Umgestaltung besonderer Art aus den einfacheren haplodonten, protodonten und trikonodonten Typen abgeleitet werden und nur für Reptilien als wahrscheinlich angenommen wird, daß bei ihnen schon der trituberkuläre Zahn entstand, wird dieser bei Säugetieren als typische Grundform angesehen, von welcher der quadri-, quinque-, sexi- und multituberkuläre sowie der trituberkulo-sektorale Typus ihren Ausgang nahmen. Durch weitere Umbildung entstanden die sekodonten, bunodonten, selenodonten, lophodonten Zähne und endlich die buno-selenodonten, buno-lophodonten und andere Zwischenformen oder Kombinationen, sowie die brachyodonten und hypselodonten Zähne.

Man nahm an, daß die im einzelnen Säugetiergebiß individuell verschieden stark hervortretenden Übergangsstufen zwischen Schneidezahn und Molar indirekt den Beweis für stufenweise Entwicklung des Zahnes in der Phylogenese erbringe: „So sehr verschieden auch beim ersten Anblick die Schneide-, Eckzähne, Bicuspидaten und Molarzähne aussehen mögen, so finden wir doch bei näherer Betrachtung, daß sie durch verschiedene allmähliche Übergangsstufen miteinander verbunden sind“ (TOMES-HOLLÄNDER).

Vergleichende Betrachtung der Einzelglieder des Gebisses eines Tieres und der Zähne innerhalb einer Tiergruppe schien Formunterschiede zu ergeben, die als Entwicklungsreihen gedeutet werden konnten, in einzelnen Fällen wohl auch als solche gedeutet werden müssen. Hervorzuheben ist, daß hier unter „Entwicklungsreihen“, unter „Stufenfolge“, nicht etwa nur formelle Unterschiede charakterisiert werden sollen, etwa in dem Sinn, wie von einer Stufenfolge gesprochen wird, wenn auseinandergesetzt wird, daß aus einem Würfel durch Vermehrung der Wände eine Reihe von Gebilden entsteht, die zur Kugelform hinleiten; nein, hier ist eine Ahnenreihe gemeint.

jeder komplizierte Zahn soll in seiner Entstehung die einzelnen Stadien durchlaufen haben.

Unter dem Zwang des aufgestellten Schemas werden die Zahnformen analysiert, die einzelnen Zahnhöcker homologisiert: die Zahnform erlangte hohe systematische Bedeutung zur Aufdeckung der Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere.

Gegen die einseitige und ausschließliche Betrachtungsweise der Entwicklung des Zahnsystems unter dem Gesichtspunkt der von der Differenzierungshypothese aufgestellten hypothetischen Stufenfolge der Entwicklung der Zahnform und gegen zu weitgehende Schlußfolgerungen hieraus für die Stammesgeschichte habe ich Stellung genommen.

Wie man unter Anerkennung, daß im Laufe der Zeit gar viel von der Stammesgeschichte abgebröckelt ist, die Lehre als solche nicht zu verwerfen braucht, erkläre ich nicht alle Ergebnisse, die uns die Differenzierungshypothese lieferte, für hinfällig, wenn ich sagte, die von ihr aufgestellte Stufenfolge der Zahnentwicklung sei keine „notwendige“ Voraussetzung für die Entstehung komplizierter Zahnformen. Hierfür die folgenden Belege: „Unberührt bleiben die wichtigen Ergebnisse, welche die Differenzierungshypothese über die mutmaßliche Art der Umwandlung der Zahnform, die Reihenfolge der Komplizierung innerhalb einer Tiergruppe zutage gefördert hat“ (AICHEL, Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. 1917, S. 462); „Eine andere Behauptung, die in der Literatur immer wiederkehrt und als sicheres Ergebnis der Forschung betrachtet wird, geht dahin, es sei die Umwandlung des einfachen Kegelzahnes in den komplizierten Zahn der Säugetiere in der Weise erfolgt, daß eine Reihe von Zwischenstufen hätten durchschritten werden müssen. Zuzugeben ist, daß die Palaeontologie einwandfrei darlegt, daß in einzelnen Tiergruppen in aufeinander folgenden geologischen Zeiträumen eine allmähliche Komplizierung der Zahnform auftritt. Dieses berechtigt aber nicht dazu, verallgemeinernd zu behaupten, in der ganzen Entwicklungsreihe der Tiere hätte ein komplizierter Zahn alle Formstufen durchlaufen müssen, die weniger kompliziert erscheinen“ (AICHEL, Arch. f. Anat. 1915, Suppl. S. 38).

Finden wir im Gebiß vieler Tiere scharfe Formunterschiede zwischen Schneidezähnen, Eckzähnen, Prämolaren und Molaren, bei anderen Tieren aber die Unterschiede derart verwischt, daß man zur Ansicht gelangte: „das Homalodontherium, ein fossiles Huftier

aus der Tertiärperiode, welches 44 Zähne besaß, gibt für den ursprünglichen Homodontismus der Säugetiere ein beweisendes Beispiel“ (DE TERRA 1911, S. 69), so müssen wir uns darüber klar sein, daß diese Übergangsformen an den Zähnen eines Gebisses wohl das Verständnis erleichtern, in welcher Weise eine Umformung möglich war; über phylogenetisches Geschehen aber und über die Ursache phylogenetischer Umgestaltung sagen sie nichts aus. Betrachten wir z. B. zum Vergleich die Wirbelform: Wir finden an den Wirbeln des Hals-, Brust-, Lenden- und Schwanzteiles der Wirbelsäule eines Tieres Formunterschiede, die einerseits gestatten, jeden einzelnen Wirbel ohne weiteres als einem bestimmten Abschnitt der Wirbelsäule zugehörig zu erkennen, andererseits sind die Wirbel der verschiedenen Abschnitte durch allmähliche Übergangsstufen miteinander verbunden; die Stufenfolge der Formabänderung ist zum Verständnis der Form an sich und des biologischen Sinnes der Form äußerst wertvoll, über die Entstehung der Form gibt uns aber die Stufenfolge keinen Aufschluß, und ganz verfehlt wäre die Behauptung, die komplizierteste Form hätte aus der einfachsten nur hervorgehen können unter Durchschreitung aller Zwischenformen!

Finden wir in einer Tierreihe eine Komplizierung der Molaren, die gestattet, phylogenetische Zwischenformen zusammenzustellen, so beweist diese Tatsache an sich noch nicht, daß die komplizierteste Form „notwendig“ die Zwischengliederformen der Reihe nach durchlaufen haben muß, auch die kausale Entstehung wird durch die Reihe nicht klargelegt. Vergleichen wir die Wirbel verschiedener Tiere miteinander, so werden selbstverständlich die Wirbel der Tiere, die sich im Tiersystem nahe stehen, größere Ähnlichkeit aufweisen als die Wirbel entferntstehender Tiere, — gab doch Ähnlichkeit und Verschiedenheit die Handhabe zur Aufstellung des Systems. Wir sind in der Lage, Serien allmählicher Abänderung der Form eines bestimmten Wirbels bei verschiedenen Tieren aufzustellen und die sich abändernden und vermehrenden Knochenvorsprünge zu homologisieren. Können wir hierin einen Beweis dafür erblicken, daß die komplizierte Form nur unter Durchschreitung aller Zwischenformen entstanden sein konnte, daß überall die Ursache der Abänderung der Form die gleiche war? Erhalten wir Aufschluß, welche Ursache im Einzelfall wirksam war, und berechtigt die aufgestellte Reihe zur Annahme, die Träger der Übergangsformen seien notwendigerweise blutsverwandt? Diesen Fragen gegenüber liegen beim Knochen die Bedingungen aber noch weit günstiger als beim Zahn.

Beim Knochen sind wir in der Lage, experimentell nachzuweisen, daß bei veränderter Beanspruchung bestimmte Abänderung der Knochenform eintritt. Abänderung der Körperhaltung muß Abänderung im Skelett zur Folge haben. Erscheint wahrscheinlich, daß eine Abänderung, welche die Knochenform beeinflußt, allmählich sich ausbildete, so ist eine stufenweise Abänderung des Knochens zu erwarten; eine Stufenfolge der Abänderung der Knochenform in einer Tierreihe kann mithin den Weg angeben, den der Knochen vom Einfachen zum Komplizierten oder umgekehrt durchschritt, eine Verwandtschaftsreihe kann aufgedeckt werden. Allerdings ist für eine Verwandtschaftsreihe in einer Tiergruppe Voraussetzung, daß nachweisbare Abänderungen an allen Organen auch gleichsinnig erfolgen, nur dann haben wir Ahnenreihen vor uns. „Stufenreihen“ hat die Palaeontologie unzählige aufgedeckt, unangefochtene Ahnenreihen gibt es nur sehr wenige, und diese beschränken sich auf ganz kurze Reihen, die niemals Übergänge zu neuen Typen vermitteln. Neue Typen müssen nach den Ergebnissen der Palaeontologie sprungweise durch Mutation entstanden sein.

ADLOFF sagt nun: „MICHEL hält weiter die Trituberkulärtheorie für gänzlich unbegründet und auf rein spekulativen Erwägungen fußend, weil sie sich nur auf die Existenz solcher Formen überhaupt stützt und weil die vielhöckrigen Zähne des Flossenstachels ohne Einhaltung einer Reihenfolge entstehen. Was nun den ersteren oft gehörten Einwand anbelangt, so ist derselbe bis zu einem gewissen Grade natürlich berechtigt. Er läßt sich aber gegen jede phylogenetische Hypothese erheben, auch gegen die Deszendenztheorie selbst. Ebenso wenig wie wir in die Zukunft zu sehen vermögen, ebenso wenig können wir die ferne Vergangenheit wieder lebendig machen. Wir können nicht beweisen, daß diese oder jene fossile Form mit der heute lebenden, ihr ähnlichen verwandt ist, aber auch niemals das Gegenteil. In diesem Sinne wird die Deszendenztheorie stets Hypothese bleiben; sie erhält ihren Wert nur durch die Summe von einzelnen Tatsachen, die für ihre Richtigkeit zeugen. Und im Rahmen dieses großen Tatsachenmaterials erhält auch die Existenz ähnlicher Formbildungen in den verschiedenen Erdperioden den Wert eines tatsächlichen Beweises für ihren genetischen Zusammenhang. Solange wir also die versteinerten Reste von Tieren unter gewissen Voraussetzungen als die Ahnen der rezenten Arten betrachten, solange den Tatsachen der Palaeontologie und der vergleichenden Anatomie überhaupt Wert

beigemessen wird, so lange müssen wir auch das Zahnsystem in diesem Sinne bewerten können und müssen“ (Arch. f. Anat. u. Phys. 1917).

Die Schlußfolgerung, daß wir das Zahnsystem in diesem Sinne, also wie Abänderungen des übrigen Knochensystems, bewerten können und müssen, ist nicht zulässig, weil die Merkmale des Zahnsystems den Merkmalen am Knochensystem nicht gleichwertig gegenüberstehen.

Beim Knochen kennen wir die Faktoren, welche die ererbte Knochenform abändern: Belastung, direkte Einwirkung des Muskelzuges, Druck der sich kontrahierenden Muskulatur gegen den Knochen und indirekter Muskelzug durch Fascienspannung bei der Muskelkontraktion (vgl. AICHEL, Anat. Anz. 1916, S. 506 ff.).

Bei Aufstellung einer Stufenreihe der Abänderung der Knochenform in einer Tierreihe ist stillschweigende Voraussetzung, daß die Abänderung Folge der Wirkung gleicher Faktoren ist; anderenfalls wäre es keine Stufenfolge. Gar manche von der Palaeontologie aufgestellte Stufenfolge hat diesem Kriterium nicht standgehalten und gar manche wird ihm nicht standhalten. Erst das Studium der kausalen Entstehung der einzelnen Abweichungen der Knochenform unter Berücksichtigung der Weichteile wird hierüber volle Klarheit schaffen; diese Untersuchungen sind aber erst in den Anfängen.

Beim Zahn bestand und besteht die Berechtigung zu einer Verwertung der Zahnformdifferenzen entsprechend den Formabweichungen an Knochen nur für den Forscher, der für eine aufgestellte Abänderungsserie der Zahnform eine und dieselbe Ursache, sei es funktionelle Anpassung an die verschiedene Qualität der Nahrung oder etwa für einen Einzelfall auch Wirkung der inneren Sekretion annimmt (z. B. bei der Vergrößerung oder Verkleinerung der Hauer oder der Stoßzähne).

In einer Zeit, in der die funktionelle Anpassung den wichtigsten und bis auf wenige Ausnahmen ausschließlich zur Wirkung gelangenden Faktor für die Umgestaltung der Zahnform darstellte, war es berechtigt, der Zahnform zur Aufstellung von Ahnenreihen eine bevorzugte Stellung einzuräumen. Dazu kommt, daß die Zähne oft als einzige Überbleibsel ausgestorbener Tiere erhalten blieben.

Nachdem ich aber erkannt hatte, daß die funktionelle Anpassung auf die Umwandlung der Zahnform keinen Einfluß haben kann, und verschiedene andere Wege klarlegte, die eine Umgestaltung der Zahnform bewirken, war die Schlußfolgerung zwingend: wir hätten keinen Grund mehr zu der Annahme, „daß bei Kieferzähnen der quadrituberkuläre und pentatuberkuläre Zahn aus dem einfachen Kegelzahn nur entstanden sein konnte nach Durchschreitung des trikonodonten und trituberkulären Typus“ (AICHEL, Arch. f. Anat. 1915, Suppl. S. 137). Ich betone das Wort „nur“ in meinem Satz! In meinem kurzen Referat in der Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 29, 30 sagte ich: „Hiermit ist der Beweis geliefert, daß die hypothetische Stufenfolge der Entwicklung des mehrhöckrigen Zahnes aus dem einfachen Kegelzahn, die von der Differenzierungshypothese gefordert wird, keine notwendige Vorbedingung für die Entwicklung der verschiedenen Zahnformen darstellt.“ Ich betone, daß ich sagte: „keine notwendige Vorbedingung“.

Wenn also ADLOFF in der Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 36 sagt: „Ich habe dann weiter die Behauptung AICHELS zurückgewiesen, daß durch seine Untersuchungen bewiesen wird, daß eine Stufenfolge in der Entwicklung der Zahnformen vom trituberkulären Zahn an bis zu den kompliziertesten Formen nicht vorhanden ist“, so bekämpft er eine Behauptung, die ich nicht aufgestellt habe. Eine Stufenfolge kann nach meiner Ansicht wohl vorhanden gewesen sein, sie ist aber nicht der einzige Weg für die Entstehung, ob der häufigere, ist zweifelhaft; zu einem Urteil hierüber sind wir bei dem Stand unserer Forschung noch nicht gelangt. Zunächst war die wichtigere Aufgabe, die festgewurzelte Ansicht der Differenzierungshypothese, daß nur ein Weg möglich sei, zu widerlegen und die neuen Wege aufzudecken.

Eine weitere Behauptung von ADLOFF hält sich nicht an die Tatsachen. ADLOFF unterstellt mir im Anat. Anz. 1917, S. 348, ich habe aus meinen Untersuchungen geschlossen, daß „die stammesgeschichtliche Entwicklung der Säugetierzähne regellos vor sich gegangen und die Trituberkulartheorie, die doch auf der tatsächlichen Feststellung einer allmählichen, gesetzmäßig verlaufenden Differenzierung beruht, lediglich eine fromme Täuschung aller der Forscher gewesen ist, die sich mit diesem Problem beschäftigt haben“.

Um das von mir über die Trituberkulartheorie gefällte Urteil dieser Behauptung gegenüber klarzustellen, erinnere ich an meine

Äußerungen im Arch. f. Anat. u. Phys. 1915, Suppl. S. 118: „Das Verdienst COPEs, erkannt zu haben, daß der trituberkuläre Zahn des Oberkiefers eine verbreitete Grundform der Molaren sei, ist auch heute ungeschmälert. Die später von OSBORN und COPE veröffentlichten phylogenetischen Betrachtungen über die Entstehung des trituberkulären Zahnes aus dem einfachen Kegelzahn, sowie des pentatuberkulären Typus aus dem trituberkulären fußen auf rein spekulativen Erwägungen. Für die Annahme der genetischen Stufenfolge der Entwicklung des haplodonten Zahnes zum pentatuberkulären unter zwingender Durcheilung des trikonodonten und trituberkulären Typus dient als Unterlage lediglich die Existenz der Typen“. Auf Seite 77 heißt es über meine zweite Periode¹⁾ der phylogenetischen Zahnentwicklung (Entstehung der primären Höckerzähne): „Meine zweite Periode aber geht ‚teilweise‘ hinweg über die Lehre von der Stufenfolge der Entwicklung der Zähne, die in den Bezeichnungen haplodonter, protodonter, trikonodonter, trituberkulärer und multituberkulärer Typus ihren Ausdruck finden. Es ist dieses eine Stufenfolge, die von den Anhängern der Differenzierungshypothese aufgestellt ist. — Die Stufenfolge ist von Palaeontologen richtig beobachtet; wir werden im folgenden sehen, daß die Komplizierung der mechanischen Faktoren, welche in der Periode II den Zahnkeim von der Umgebung aus treffen, in der gleichen Reihenfolge komplizierte Zahnformen entstehen lassen kann; aber diese Reihenfolge ist keine notwendige Vorbedingung für die Entstehung der Zahnformen; unmittelbar aus einem Zahnkeim, der sonst nur einen einfachen Kegelzahn lieferte, kann sofort ein mehrhöckeriger Zahn mit verschiedener Höckerzahl hervorgehen.“

Über meine dritte Periode der Zahnentwicklung, die Entstehung sekundärer Höcker- und Faltenzähne durch Variation der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe, die ich in der Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. 1917 eingehender behandelt habe, sagte ich im Arch. f. Anat. 191, Suppl. S. 77: „Die vorliegenden Tatsachen der vergleichenden Anatomie und Palaeontologie beweisen ohne weiteres das Zurechtbestehen meiner dritten Periode der phylogenetischen Zahnentwicklung. In dieser wird die Abänderung der Zahnform einerseits durch Reduktion, andererseits durch sekundären Neuerwerb

1) Meine erste Periode umfaßt die Entstehung des einfachen Kegelzahnes aus der Hautpapille. Der Zahn behält die Form der Hautpapille bei.

bewirkt. — Für die Reduktion können auch mechanische Einflüsse auf den Zahnkeim von Bedeutung sein.“

Sowohl für die zweite wie für die dritte Periode der phylogenetischen Zahnentwicklung habe ich also von vornherein die Möglichkeit einer Stufenfolge zugegeben, aber die notwendige Durchschreitung der Stufenfolge nicht als den einzigen Weg der Zahnentwicklung betrachtet.

Ich habe an Flossenstacheln nachgewiesen, daß unter mechanischer Beeinflussung der sich entwickelnden Zahnkeime die Zahnform abgeändert wird, daß die Zähne sich vergrößern, verkleinern und die Entwicklung völlig unterdrückt werden kann, daß aus Zahnkeimen, aus denen typischerweise nur einfache Kegelzähne hervorgehen, unter mechanischer Beeinflussung von seiten der Umgebung zwei-, drei- und vielhöckrige Zähne hervorgehen können. Ich habe die mechanischen Faktoren, die hierbei wirksam sind, analysiert. Nur unter ganz bestimmten Bedingungen entstehen die verschiedenen neuen Formen, unter Bedingungen, die auch im Kiefer vorhanden sind. Mehrhöckrige Zähne entstehen im Flossenstachel nur bei erhöhter Verbreiterung und Krümmung des Stachels.

Ganz entsprechend sehen wir im Kiefer den sich entwickelnden Molarenkeim, auch den molariformen Milchmolarenkeim an der breitesten Stelle des Kiefers und an dem Punkt stärkster Krümmung, am Übergang des Kieferastes in den Kieferkörper, sich entwickeln. Daß die im Flossenstachel entstehenden mehrhöckrigen Zähne in der Form nicht völlig mit Säugetierzähnen übereinstimmen, tut nichts zur Sache. — die quantitative Wirkung der mechanischen Faktoren kann nicht die gleiche in Stachel und Kiefer sein. Wesentlich ist, daß überhaupt ein voll ausgebildeter Höckerzahn aus einem Zahnkeim hervorgeht, der bei Fehlen der genannten mechanischen Faktoren nur einen einfachen Kegelzahn liefert.

Nicht „regellos“ geht im Flossenstachel die Entstehung von Höckerzähnen vor sich, sondern nach ganz bestimmten Gesetzen. Nicht weniger als 8 verschiedene Umformungen des typischen einfachen Kegelzahns habe ich am Flossenstachel nachgewiesen, die stets nur unter ganz bestimmten Bedingungen auftreten (Arch. f. Anat. u. Phys. 1915, S. 92—116 u. S. 136). Obwohl wir hier eine Stufenfolge der Zahnformen ebenso aufstellen können wie im Kiefer, ist von einer genetischen Stufenfolge natürlich keine Rede. Entsprechend ist

auch für den Kiefer anzunehmen, daß primäre Höckerzähne mit verschiedener Zahl der Höcker durch mechanische Beeinflussung der Zahnkeime von seiten der Umgebung in einer Zeit entstehen konnten, in der die Zahnform noch nicht erblich fixiert war.

War aber die Zahnform einmal erblich fixiert, dann konnten, abgesehen von Hemmungsbildungen, unter mechanischer Beeinflussung keine neuen Formen mehr zur Ausbildung gelangen.

Ermöglicht wurde dies aber durch Variation in der Wachstumstendenz der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe. Hierbei können bei allmählich sich steigender oder vermindernder Wachstumstendenz genetische Reihen entstehen; diese bilden aber durchaus keine Vorbedingung zur Entstehung einer hochkomplizierten Form; bei extrem abweichender Variation wird unmittelbar ein hochkomplizierter Zahn (Höckerzahn oder Faltenzahn) sich bilden können. Betrachten wir z. B. die Größenvariationsbreite einer Bohnenart: wir finden Plus- und Minusvarianten; niemand wird behaupten, die größte oder kleinste Bohne hätte „nur“ entstehen können unter Durchschreitung aller Zwischenstufen; trotzdem kann in einer genetischen Reihe einer Pflanzenart eine Größenstufenfolge vorhanden sein.

Für den zweiten Hauptfaktor, der bei der Umwandlung der Zahnform beteiligt ist (Variation der Wachstumstendenz der den Zahn zusammensetzenden Grundgewebe), habe ich betont, daß die letzte Ursache, welche die Variation hervorruft, unbekannt ist. Liegen doch die Kräfte überhaupt noch verschleiert, welche z. B. veranlassen, daß im Embryo ein Zellhaufen oder eine einzige Zelle unter Zellvermehrung, unter besonderer Zellgruppierung und Zelldifferenzierung ein Organ bildet. Unsere Kenntnisse gestatten nur die Feststellung der Tatsache, noch nicht die der Ursache.

Entsprechend können wir am Zahnkeim bei Umwandlung der Form feststellen, daß Variation in der Wachstumstendenz der Zellen eine große Rolle spielt.

Diese Vorgänge habe ich analysiert und folgendes festgestellt:

1. Die Variation der Wachstumstendenz kann alle Grundgewebe des Zahnkeims gleichzeitig treffen (Zahnvergrößerung oder Zahnverkleinerung ohne Abänderung der Form).
2. Die Schmelzzellen können durch Zellvermehrung, Zellvergrößerung und in der qualitativen und quantitativen Fähigkeit der

Produktion von Schmelz variieren. Die Variation kann alle Schmelzzellen gleichzeitig treffen oder lokalisiert (flächenhaft und multipel) auftreten. Auf Wirkung dieser Faktoren kann die Entstehung von Schmelzfältelung, die Bildung dickeren und dünneren Schmelzes, Belag des Zahnes nur an einer Seite mit Schmelz, Unterschiede im Härtegrad des Schmelzes zurückgeführt werden. Unterschiede, wie sie z. B. zwischen dem Molaren des Hirsches und dem der Giraffe bestehen, sind auf lokale multiple Variation der Schmelzzellen zu beziehen.

3. Auch die Schicht der Odontoblasten variiert insofern, als Zahl und Größe der Odontoblasten sich abändern kann. Doch auch die Leistungsfähigkeit der Odontoblasten ist verschieden: Quantität und Qualität des Zahnbeins wechselt. (Ich spreche hier bei der Entstehung des Zahnbeins der Einfachheit halber nur von der Tätigkeit der Odontoblasten.)
4. Das Pulpagewebe kann für sich variieren (vgl. AICHEL, Arch. f. Anat. 1915, Suppl., und Zeitschr. f. Morph. und Anthr. 1917, S. 507—536).
5. Variation in der Zementbildung ist ebenfalls bekannt. Mastodonten besitzen Zement nur in der Wurzelregion des Zahnes, Mastodon andium aber auch an den Höckern (Kronenzement), beim Elefanten bildet das Zement oberflächliche Bekleidung der Krone und eine Kittsubstanz zwischen den Dentikeln.
6. Kombination der in 1—5 festgelegten Vorgänge eröffnen weitere Möglichkeiten, für deren tatsächliches Vorkommen zahlreiche Zahnformen eintreten.

Liefert schon die Variationsfähigkeit jedes einzelnen Grundgewebes des Zahnkeims sehr zahlreiche verschiedene Zahnformen, so erhalten wir erst in der Kombination von gleichsinniger oder gegenläufiger Variationsart verschiedener Grundgewebe in einem Zahnkeim die Grundlage zum Verständnis der unendlich vielen Zahnformen, deren Existenz die Differenzierungshypothese kausal nicht erklären konnte, selbst nicht bei Anerkennung der funktionellen Anpassung für den Zahn.

Erst die Würdigung der beiden Hauptfaktoren der Abänderung der Zahnform: mechanische Einwirkung der Umgebung auf den sich entwickelnden Zahnkeim und Variation der Wachstumstendenz der den

Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe, ermöglicht, das Vorhandensein von Stufenfolgen der Entwicklung der Zähne in einzelnen Tiergruppen und auch die einer stufenweisen Entwicklung der Zahnform entgegenstehenden Tatsachen zu begreifen.

Für die Entstehung des trituberkulären Zahnes postuliert die Differenzierungshypothese das Vorstadium des protodonten und trikonodonten Typus. Die Behauptung, daß Kaudruck den trikonodonten Zahn in einen trituberkulären verwandle, erregte selbst das Mißtrauen sonst treuer Anhänger der Lehre, daß die Zahnform in Anpassung an Nahrungswechsel durch den Reiz, den das Kaugeschäft auf das Relief des Zahnes ausübe, sich abändere.

Nach meinen Untersuchungen an Flossenstacheln wird verständlich, daß der trituberkuläre Zahn unmittelbar aus einem Zahnkeim hervorgegangen ist, der unter anderen mechanischen Bedingungen einen einfachen Kegelzahn lieferte, ebenso wird verständlicher, daß der trikonodonte Zahn ohne die Vorstufe des protodonten Zahnes sich bilden konnte.

Wenn der trituberkuläre Zahn als Grundform der Molaren sämtlicher Säugetiere (mit Ausnahme der Multituberkulaten) angesprochen wird, so dürfen wir uns nicht verhehlen, daß hier eine theoretische Konstruktion vorliegt, die zu gunsten einer Hypothese gemacht ist.

Aus dem trituberkulären Zahn soll im Oberkiefer und im Unterkiefer der vierhöckrige Molar auf ganz verschiedene Weise entstanden sein, obwohl die Ursache die gleiche sein soll! Dort unmittelbare Entstehung durch Zuwachs eines Höckers, hier Schwund des vorderen und Zuwachs von zwei neuen an der hinteren Zahnseite. Sollte der Kaudruck so verschieden auf die oberen und unteren Zähne wirken?! Schon diese Überlegung spricht gegen die kausale Erklärung der Entstehung der Zahnform, welche die Differenzierungshypothese gibt. Womit natürlich nicht gesagt ist, daß aus einem trituberkulären Zahn eine kompliziertere Form nicht hervorgehen könne!

Nach meinen Untersuchungen kann unter Abänderung der mechanischen Einflüsse der Umgebung auf den Zahnkeim ein vierhöckriger Zahn unmittelbar entstehen, entsprechend dem Vorgang am Flossenstachel, allerdings nur in einer Zeit, in der die Zahnform erblich nicht fixiert war. Die vierhöckrigen Molaren konnten also primär entstehen.

Andererseits ist für ihre Entstehung auch der zweite Weg anzuerkennen, nämlich durch Variation der Wachstumstendenz der Grundgewebe des Zahnkeims. Dieser Faktor der Entstehung der Zahnform erklärt die tatsächlich vorhandenen Übergangsformen, welche Palaeontologie und vergleichende Anatomie aufgedeckt haben, ohne daß „notwendigerweise“ aus diesen Tatsachen der vergleichenden Forschung auf genetische Stufen geschlossen werden müßte, wenn gleich genetische Zusammenhänge vorhanden sein können. In der Zeitschr. f. Morph. und Anthr. 1917, S. 490—508 habe ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen eines großen menschlichen Materials vorgelegt. Von den meisten Tieren, selbst von leicht zu beschaffenden, besitzen die meisten Sammlungen nur wenige Schädel, vergleichende Sammlungen der Zähne zahlreicher Exemplare eines Tieres fehlen ganz. Diese würden wie meine Untersuchungen beim Menschen die Tatsache erhärten, daß die Variationsbreite der Zahnform eine ungeahnt große ist.

Für die Entstehung des sechshöckrigen unteren Molaren konnte ich beim Menschen einen zweifachen Weg nachweisen, für den karabellischen Höcker, daß er weit eher als Neubildung denn als alter Bestandteil des Gebisses erscheinen muß.

ADLOFF begegnet im Anat. Anz. 1917 meinen Erörterungen mit der Bekräftigung, er halte am Alten fest, und wiederholt, die alte Ansicht stehe durchaus in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie und Palaeontologie. Das sind subjektive Auffassungen. Natürlich ist, daß ein Forscher, der im Banne einer geistreichen Hypothese steht, widersprechende Tatsachen z. T. übersieht, z. T. Sonderdeutungen, wie Reduktion und andere Faktoren zur Erklärung heranzieht und nur bei einem geringen Rest widersprechender Tatsachen zugibt, eine Erklärung für sie fehle. Sind einem aber Zweifel an der Differenzierungshypothese gekommen, so wachsen die widersprechenden Tatsachen ins Ungeheure.

Die einzige Abweichung von der Differenzierungshypothese, die ADLOFF bei Säugetieren zuläßt, ist die Zahnform der Multituberkulaten, die nicht auf den trituberkulären Zahn zurückzuführen sei. Meiner Meinung nach ist es ebenso schwierig, viele andere mehrhöckrige homodonte Zähne, z. B. den dreizeiligen Zahn von Phacochoerus, mit der Trituberkularhypothese in Einklang zu bringen; dasselbe gilt für viele schmelzfaltige Zähne. Wie stellt sich ferner z. B. die Tri-

tuberkulartheorie zu den Zähnen von *Orycteropus*? Die Antwort lautet: *Orycteropus* besitzt wie andere Edentaten durch Rückbildung einen erworbenen Homoiodontismus (DE TERRA): nun zeigen aber gerade die homoiodonten Zähne von *Orycteropus* eine komplizierte Form des Dentins (Vasodentin), die nur als Spezialisierung, also progressiv gedeutet werden kann. Diese Abarten der Hartszubstanzbildung stehen nicht notwendigerweise in Beziehung zur Zahnform (*Tapirus indicus*).

Die Zahnform weist einerseits in einzelnen Tiergruppen Sonderentwicklungen auf, die als Stufenfolge erscheinen und in einzelnen Fällen auch eine genetische Stufenfolge darstellen, (ich spreche hier nicht von der Entstehung des Vier- und Fünfhöckerzahns aus dem haplodonten unter Durcheilung des protodonten, trikodonten und trituberkulären Stadiums, sondern von Sonderentwicklungen, die z. B. in zunehmender und abnehmender Schmelzfältelung, Schmelzdicke, in Übergängen vom Höckerzahn zum Faltenzahn, vom brachyodonten zum hypselodonten Zahn usw. bestehen). Andererseits ergeben erstens der Versuch, Molaren lebender Säugetiere ohne vorherige Kenntnis der zugehörigen Tiere zu analysieren und nach den Prinzipien der Differenzierungshypothese zu ordnen, zweitens die Prüfung von Tieren mit sehr ähnlicher oder gleicher Zahnform auf Gleichartigkeit ihrer Ernährung widersprechende Ergebnisse. Die hierbei sich ergebenden Widersprüche sind am besten geeignet, den Wert der Differenzierungshypothese, nach welcher die Zahnform unter dem Einfluß des Kaugeschäftes sich allmählich mit der Abänderung der Ernährungsweise umbilden soll, ins rechte Licht zu setzen und klarzulegen, mit welcher Vorsicht Stufenfolgen der Zahnform in Tiergruppen zu beurteilen sind, wenn sie verwandtschaftliche Beziehungen aufdecken sollen. Die Bedeutung der Zahnform für Klassifizierung der paläontologischen Funde wird mit der Erkenntnis, die Differenzierungshypothese sei in ihrer kausalen Erklärung der Entstehung der Zahnform nicht mehr anzuerkennen, in keiner Weise entwertet, auch nicht durch die Feststellung, daß nicht alle nach der Zahnform aufgestellten Stufenfolgen, weil ganz verschiedene Faktoren ähnliche Bildungen erzeugen, genetische Reihen zu sein brauchen. Berücksichtigt man die vielen Faktoren, welche für sich und sich kombinierend an der Abänderung der Zahnform beteiligt sind, so ist es unmöglich, der Annahme ADLOFFS zuzustimmen, daß bei allen

Tierformen zu allen Zeiten in allen Erdteilen die Entwicklung des Säugetiergebisses unabänderlich in einer und derselben Richtung verlaufen ist.

Schon für die Entstehung des vierhöckrigen und fünfhöckrigen Zahnes habe ich verschiedene Wege, auf denen sie gebildet werden, klargelegt. Eine weit verbreitete Grundform, selbst wenn wir sie uneingeschränkt anerkennen wollten, braucht keine genetische Vorstufe zu sein.

Die Feststellung der mannigfaltigen Faktoren, Höckerzähne mit verschiedener Zahl von Höckern, Faltenzähne mit verschiedenster Zahl und unendlich verschiedener Form der Schmelzfalten erzeugen, verbieten neben anderen Formunterschieden, die wiederum auf andere Faktoren zurückzuführen sind, die Betrachtung der Entstehung der Zahnform unter einem einheitlichen Gesichtspunkt im Sinne der Differenzierungshypothese.

Bei Anerkennung der von mir für die Entstehung der Zahnform angezogenen verschiedenen Faktoren dagegen fallen alle Widersprüche, die dem Forscher bisher bei Betrachtung der Tiere nach der Zahnform entgegentraten.

Bei entsprechenden mechanischen Bedingungen in der Umgebung der Zahnkeime konnte auch ein vielhöckriger Zahn, wie der Molar der Multituberkulaten primär entstehen, andererseits konnten derartige Formen und noch kompliziertere durch Abänderung der Wachstumstendenz der Grundgewebe des Zahnkeims sekundär gebildet werden, plötzlich oder unter Einhaltung von Zwischenstufen.

Da die gleichen Faktoren in allen Wirbeltierklassen die Zahnform beeinflussen, ist nicht auffallend, daß hohe Komplizierung der Zahnformen, ebenso wie höchste Grade der Reduktion schon in niederen Klassen vorkommen.

Inwieweit der mechanische, der biologische Faktor, oder beide kombiniert bei der Umbildung der Zahnform in einem speziellen Fall beteiligt waren, ist nicht immer möglich zu entscheiden. Diese Sachlage spricht aber nicht gegen die Existenz der wirkenden Faktoren.

ADLOFF behauptet im Arch. f. Anat. 1917, ich hätte meine Ansicht in meiner Entgegnung (Zahnärztl. Rundschau Nr. 42, 1916) gegenüber den früheren Veröffentlichungen wesentlich abgeändert.

Das ist nicht richtig. Seit meiner ersten Publikation über Entstehung der Zahnform bin ich von meinem Standpunkt nicht abgewichen. Der Fehler liegt bei ADLOFF: ADLOFF hat meinem zweiten Hauptfaktor für die Abänderung der Zahnform (Variation der Wachstumstendenz der Grundgewebe des Zahnkeims) nicht die genügende Beachtung geschenkt. Dies geht schon daraus hervor, daß er von meiner „kausal-mechanischen“ Erklärungsweise spricht und von mir verlangt, ich solle sagen, „aus welchen mechanischen Ursachen“ die einseitige Spezialisierung der Zahnform der Nagetiere entstand während aus meinen Ausführungen ganz klar hervorgeht, daß hier kein mechanisch-wirkender Faktor beteiligt ist, sondern der zweite Hauptfaktor: die Variationsfähigkeit der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe.

Der mechanische und der biologische Hauptfaktor wirken auf die Zahnform abändernd. Daß gerade bei Abänderung der Wachstumstendenz der Grundgewebe des Zahnkeims Stufenfolgen entstehen können, habe ich immer betont, aber auch, daß der Nachweis einer Stufenfolge nicht „notwendigerweise“ genetische Beziehungen aufdeckt, sondern daß die in manchen Tiergruppen hervortretende Stufenfolge nur der Ausdruck der allgemeinen Tatsache sein kann, daß das Einfachere im allgemeinen der Vorgänger des Komplizierten ist.

ADLOFF betont, daß die in der Tierreihe aufsteigende Entwicklung der Zähne nicht allein durch die zunehmende Komplizierung der Zähne bewiesen werde, sondern auch die Tatsache der allmählich fortschreitenden Spezialisierung der Einzelzähne und des ganzen Gebisses, die Festlegung und Verringerung der Zahl, vor allem aber die Zusammenziehung der mehrfachen Dentitionen der niederen Wirbeltiere in die zwei Reihen der Säugetiere sei beweisend.

Die Zahnform haben wir genügend berücksichtigt.

Die Spezialisierung des Gebisses in Abschnitte, welche verschiedenen Funktionen dienen, dem Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung, stehen in Beziehung zur Kieferverkürzung und zu den mechanischen und biologischen Faktoren, welche die Zahnform ändern.

Verringerung der Zahnzahl und die Festlegung der Zahnzahl ist ebenfalls indirekt von den Faktoren beeinflußt, welche Kieferverkürzung hervorrufen, abgesehen von Fällen, in denen die Zahnkeime

primär die Entwicklungsfähigkeit verlieren oder nicht zur Anlage gelangen.

Die Annahme einer Zusammenziehung der vielfachen Zahn-generationen der niederen Tiere zu den zwei Reihen der Säugetiere ist eine Hypothese, die keinesfalls als Beweis herangezogen werden darf. Nach dem Stande der Forschung ist zu erwarten, daß die Hypothese über die Zusammenziehung der Zahn-generationen in der Tierreihe fallen wird. Der flächenhafte Zahnwechsel der Hai-fische, der eigenartige Zahnwechsel bei Reptilien und der Diphyodontismus der Säuger sind nicht eine genetische Stufenfolge der Entwicklung, sondern ganz verschiedene Dinge, die Spezialisierungen darstellen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: die Zähne, uralte Hautgebilde des Wirbeltierkörpers, sind im Kiefer in den 5 Klassen der Wirbeltiere durch die gleichen Faktoren umgestaltet worden: quantitativ und qualitativ verschiedenes Wirken der gleichen Faktoren erzeugte für jede Klasse verschiedene Formen, doch konnten bei entsprechend wirkenden Faktoren auch ähnliche Formen entstehen. In jeder Klasse lassen sich Stufenreihen allmählicher Komplizierung aufstellen, die genetische Reihen darstellen können, aber nicht darstellen müssen.

Eine aufsteigende Entwicklung der Zahnform in der Tierreihe und im besonderen in der Säugetierreihe herauslesen wollen ist das Ergebnis anthropozentrischer Betrachtungsweise; völliges Losreißen von dieser Betrachtungsweise führt dazu, die Primaten und mit ihnen den Menschen vor die Ungulaten im Tiersystem einzusetzen, wie dies z. B. im Lehrbuch der Paläontologie von DÖDERLEIN geschehen ist.

Auf einzelne Punkte, die für die stammesgeschichtliche Beurteilung der Zahnform von Bedeutung sind, werde ich im nächsten Abschnitt noch zurückkommen.

Im Felde, den 13. Oktober 1918.

(Eingegangen am 27. November 1918.)

Nachdruck verboten.

GUSTAF RETZIUS †.

Mit einem Bildnis.

Der Tod hat in den fünf verflossenen Kriegsjahren — wir haben noch nicht den Frieden — nicht nur auf den Schlachtfeldern eine reiche Ernte gehalten. Die Anatomische Gesellschaft hat seit ihrer letzten Tagung im April 1914 in Innsbruck eine ungewöhnlich große Zahl ihrer Mitglieder aus dem Leben scheiden sehen. Ich führe hier nur diejenigen Kollegen an, deren Verlust mir zu sicherer Kenntnis gekommen ist: HUGO APOLANT (Frankfurt a. M.), KARL v. BARDELEBEN (Jena), HERBERT v. BERENBERG-GOSSLER (Freiburg i. Br.), KORBINIAN BRODMANN (Tübingen), THEODOR DEPENDORF (Leipzig), LUDWIG EDINGER (Frankfurt a. M.), OTTO FISCHER (Leipzig), FRITZ FROHSE (Berlin), AUGUST v. FRORIEP (Tübingen), EMIL GASSER (Marburg), ERNST GAUPP (Breslau), WALTER GEBIARDT (Halle a. S.), A. VAN GEHUCHTEN (Löwen), LEO GERLACH (Erlangen), FERDINAND HEIN (Berlin), ALFRED HENKEL (Berlin), HERMANN KLAATSCH (Breslau), JULIUS KOLLMANN (Basel) — einer der Begründer der Gesellschaft —, FRIEDRICH MERKEL (Göttingen), MORITZ NUSSBAUM (Bonn), ALBERT OPPEL (Halle a. S.), CARL RABL (Leipzig), AUGUST RAUBER (Dorpat), GEORG RUGE (Zürich), GUSTAV SCHWALBE (Straßburg, Elsaß), LUDWIG STIEDA (Königsberg, Pr., † in Gießen), JAKOB STILLING (Straßburg, Elsaß), RICHARD ZANDER (Königsberg, Pr.).

Die Kränze auf dem Grabe FRIEDRICH MERKELS waren kaum verwelkt, als am 21. Juli dieses Jahres der Tod ein neues, schweres Opfer forderte: GUSTAF RETZIUS in Stockholm. Seinem Andenken seien die folgenden Zeilen gewidmet:

GUSTAF MAGNUS RETZIUS gehört einer Familie an, in der der Sinn für Anatomie und Naturforschung mit ihm schon in der dritten Generation lebendig geblieben ist. Sein Großvater ANDERS JOHAN RETZIUS war Professor in Lund, sein Vater war der berühmte Anatom und Anthropolog ANDERS ADOLF RETZIUS, Professor am wohlbekanntesten Carolinischen medico-chirurgischen Institute (Karolinska Medico-kirurgiska Institutet) in Stockholm. Er war der treue Freund eines der größten Anatomen aller Zeiten, JOHANNES MÜLLERS in Berlin, und veröffentlichte auch einen großen Teil seiner Arbeiten in dessen Archiv. Der nun aus dem Leben geschiedene Sohn von ANDERS RETZIUS, GUSTAF MAGNUS RETZIUS, wurde am 17. Oktober 1842 in Stockholm geboren, erhielt seine akademische Ausbildung in Upsala und Stockholm, promovierte 1871 in Lund und wurde 1877 außerordentlicher Professor zunächst für Histologie an demselben Institut, an welchem

sein Vater gewirkt hatte, später dort Ordinarius für Anatomie. Bereits 1890 legte er jedoch sein Amt nieder, da er sich ausschließlich eigener Forschungsarbeit widmen wollte. Das hat er denn auch in so reichem Maße getan, wie kaum ein anderer Anatom zuvor. Nur mit Staunen kann man auf die Fülle seiner wissenschaftlichen Arbeiten blicken, wie die folgende Übersicht zeigen soll.

Zunächst sei angeführt, daß er in den Jahren 1876—1906 sechs große Foliowerke mit zahlreichen Abbildungen, davon drei in zwei Bänden, hat erscheinen lassen:

1. Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes in Verbindung mit AXEL KEY, Bd. I, Stockholm 1875, Bd. II ebenda, 1876.

2. Finska Cranier, jämta några natur- och Literatur-Studier, inom andra ombäden af Anthropologi. Stockholm 1878.

3. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Morphologisch-histologische Studien, Bd. I, Stockholm 1881, Bd. II, ebenda 1884.

4. Das Menschenhirn. Studien in der makroskopischen Morphologie. Mit 96 Tafeln, 1 Bd. Text, 2 Bd. Tafeln. Stockholm 1896.

5. Crania suecica antiqua. Jena, G. Fischer, 1900.

6. Das Affenhirn in bildlicher Darstellung. 66 Tafeln. Stockholm und Jena, G. Fischer, 1906.

Daneben begann RETZIUS 1881 die Herausgabe von Sammelbänden unter dem Titel: Biologische Untersuchungen, deren jeder etwa 6—12 Einzelabhandlungen enthält, fast alle eigene Arbeiten des Herausgebers oder seiner Schüler. Die beiden ersten Bände erschienen in Quartformat 1881 und 1882, dann wurde die Ausgabe acht Jahre unterbrochen infolge der Bearbeitung des großen Werkes über das Gehörorgan und der Vorbereitungen für das Werk über das Menschenhirn. 1890 wurde die regelmäßige Herausgabe wieder aufgenommen und ununterbrochen bis 1914 fortgesetzt. Ich weiß nicht, ob in Schweden noch weitere Bände erschienen sind: in dem deutschen Verlage, Jena, bei G. Fischer, ist kein weiterer Band ausgegeben. Der Krieg hat also wohl auch diesem wissenschaftlichen Unternehmen, welches in so hervorragender Weise durchgeführt worden ist, ein Ende gesetzt.

Obwohl die äußere Ausstattung nicht den Wert einer wissenschaftlichen Veröffentlichung bestimmt, so ist sie doch eine willkommene Zugabe und bei Werken, wie die meisten Abhandlungen von RETZIUS, für deren Verständnis bildnerische Darstellungen unerlässlich sind, verbürgt sie auch zum guten Teile den Wert. Da muß gebührend hervorgehoben werden, daß die Tafeln zu sämtlichen Schriften von RETZIUS geradezu das Beste genannt werden können, was wir in dieser Art besitzen; dabei hat RETZIUS einen großen Teil der Figuren selbst gezeichnet.

Der reiche Inhalt der Werke mag in kurzen Zügen mitgeteilt werden: eine genauere Besprechung ist bei der Fülle des Gebotenen unmöglich an dieser Stelle zu geben. Es wird aber auch möglich

sein, mit der kurzen Fassung eine befriedigende Vorstellung von der reichen Lebensarbeit des Heimgegangenen zu gewinnen. Einige wichtige Neuerwerbe, sowie einige Abhandlungen von besonderem, dauerndem Werte sollen hervorgehoben werden. Im allgemeinen kann von den RETZIUS'schen Arbeiten ausgesagt werden, daß sie Muster rationaler Methodik, folgerichtiger Durchführung, bei einem ungewöhnlich großen und gut gewählten Material, und vorsichtiger Schlußfolgerung sind. Dazu muß die klare Darstellung, äußerst gewissenhafte Benutzung der Literatur und wohldurchdachte genaue, aber stets vornehm gehaltene Kritik gebührend hervorgehoben werden. Das erstgenannte Foliowerk, die mit AXEL KEY herausgegebenen Studien über das Nervensystem und das Bindegewebe, ist nach Reichtum des Inhalts wie nach dem Werte der gewonnenen Ergebnisse als eine besonders hervorragende Leistung anzusehen. Es werden darin behandelt die Häute und die serösen Räume des Gehirnes und Rückenmarkes, der Zusammenhang der Hirnventrikel mit den Arachnoidealräumen (Foramina Magendii und Luschkae), die Arachnoidealzotten (PACCHIONI'sche Granulationen), die Scheiden des N. opticus und acusticus, die Verbindung der Lymphbahnen der Nasenschleimhaut mit den serösen Räumen des Centralnervensystems, wobei den beiden Forschern zuerst der Nachweis der Verbindung dieser Lymphbahnen mit dem Arachnoidealraume gelungen ist, sowie der wichtige Nachweis der Bedeutung der Arachnoidealzotten als Leitungsbahnen mit Ventilverschluß zur Überführung des Liquor cerebrospinalis aus den Arachnoidealräumen in die Blutleiter der Dura mater. Im zweiten Bande folgt dann die eingehende Darlegung des Baues der Nervenwurzeln, der Spinalganglien und ihrer Hüllen, dann der des sympathischen Nervensystems, schließlich die feinere Anatomie der VALTER'schen Körperchen und der verschiedenen Kolbenkörperchen. Man kann geradezu sagen, daß mit diesem Werke der beiden schwedischen Anatomen erst unsere genauere Kenntnis der lymphatischen Räume und der Saffleitung im Centralnervensystem gewonnen ist. Sein reicher Inhalt hat auch zu vielen Nachuntersuchungen Anlaß gegeben.



Gustaf Retzius

Eine ähnliche Leistung stellen die beiden Werke über das Menschenhirn und über das Affenhirn dar. Bessere Beschreibungen und Abbildungen eines reicheren Materials sind bis jetzt nicht geboten worden. Auch hier bringt RETZIUS beim schon so vielfach untersuchten Menschenhirn eine Reihe neuer, bisher der Beschreibung entgangener Funde, so die Eminentia saccularis am Tuber cinereum, das Homologon des Saccus vasculosus der niederen Wirbeltiere, ferner neue Windungszüge am Rhinencephalon, die Gyri ambiens und semilunaris, den Gyrus fasciolaris, und setzt seinem Vater ein Denkmal durch die Benennung einiger von diesem zuerst gesehenen rudimentären Windungen, der Gyri Andreae Retzii. Auch über die Verbindungen des Nucleus amygdalae erhalten wir neue Aufschlüsse, sowie über vieles andere. Dabei geht RETZIUS auch auf die Formentwicklung des Gehirns in mustergültiger Weise ein, sowie auf Alters-, Rassen- und Geschlechtsunterschiede.

In dem Werke über das Affengehirn werden beschrieben und abgebildet die Gehirne von Midas, Hapale, Chrysothrix, Mycetes, Cebus, Ateles, Cercopithecus, Cercocebus, Cynocephalus, Vendulus, Pithecus inuus, Macacac, Semnopithecus, Colobus, Nasalis, Hylobates, Simia satyrus, Troglodytes niger, Anthropopithecus Gorilla, dann von einigen Halbaffen, Tarsius und Lemuriden. Es ist damit für weitere Untersuchungen ein reiches und kostbares Material gegeben, welches bereits vielfache Verwertung gefunden hat.

Ein Meisterwerk ist ferner die zweibändige Monographie über das Gehörorgan. Darin werden beschrieben die Gehörorgane der Cyclostomen, der Myxinoiden, der Ganoiden, Elasmobranchier, Dipnoer, einiger Ordnungen, davon in mehreren Arten, über ein Dutzend und mehr, von Amphibien, darunter Proteus, Amphiuma, Siredon und Coecilia, abgesehen von den allbekannten Anuren- und Urodelenarten. Im zweiten Teil folgen dann die Reptilien mit allen ihren Familien, dann die Vögel mit Vertretern der Cursores, Natatores und Incessores. Von Säugtieren sind behandelt Lepus cuniculus, Bos taurus, Sus scrofa domesticus, Felis domestica und besonders ausführlich der Mensch. Auch hier sind zahlreiche neue Funde oder Entscheidungen zweifelhaft gebliebener Punkte zu erwähnen; ich nenne nur das merkwürdige Fadengebilde an den DEITERS'schen Zellen, welches den Namen seines Entdeckers trägt.

Als höchst wertvolle Sammelwerke sind die beiden Monographien über die altschwedischen und altfinnischen Schädel zu bezeichnen; das letztere Werk enthält auch eine Reihe bemerkenswerter Mitteilungen über Land und Leute.

Die in dem Werke über das Nervensystem und über das Menschen- und Affenhirn begonnene Beschäftigung mit dem Nervensystem hat nun RETZIUS bis zu seinen letzten Veröffentlichungen eifrigst fortgesetzt: seine biologischen Untersuchungen enthalten noch eine große

Anzahl einschlägiger Arbeiten, von denen hier folgende genannt sein mögen: Fünf Einzeldarstellungen von Gehirnen geistig hervorragender Männer und Frauen: eines ungenannt gebliebenen Staatsmannes, des Astronomen GYLDEN, des Physikers SILJESTRÖM, des Anatomen und Physiologen CHRISTIAN LOVÉN und der Mathematikerin Frau SONJA KOWALEVSKA. RETZIUS unternahm diese Spezialuntersuchungen in der Annahme, daß in den Massen- und Formverhältnissen des Gehirns eine gewisse Korrelation mit den geistigen Eigenschaften liegen möge, und wollte seinerseits Beiträge zu dieser unzweifelhaft hochwichtigen und interessanten vielumstrittenen Frage liefern, bei der es ja sehr auf hinreichendes Material ankommt. Meiner Meinung nach ist es aber nicht genug, um brauchbare Vergleichen anzustellen, daß man das Körpergewicht und die Körperlänge hinzuzieht, sondern vor allem die Körperoberfläche, denn die Summe der Nerven, welche die Haut versorgt, ist als ein sehr ausschlaggebender Faktor mit in Betracht zu ziehen, ebenso auch die Oberflächenbestimmung der Hirnrinde. Will man hier weiterkommen, so muß noch viel gründliche Arbeit geleistet werden; hierzu unter anderem wollte ja auch WILHELM HIS senior die Hirnforschungsinstitute gegründet wissen, deren internationaler Zusammenhang leider nun auch durch den Weltkrieg zerrissen ist, nachdem er einen so vielversprechenden Anfang genommen hatte.

Andere in den biologischen Untersuchungen veröffentlichte Arbeiten sind: das Gehirn von Myxine, die Insula Reilii: die transitorischen Furchen am Menschenhirn, das Rückenmarksende von Amphioxus, Myxine und Petromyzon, die Hypophysis von Myxine, die Eminentia sacularis, der dem Saccus vasculosus entsprechende Teil beim Menschen. Dazu treten eine große Reihe mikroskopisch-anatomischer Untersuchungen und Untersuchungen über das Nervensystem von Wirbellosen: Crustaceen, Lumbricinen, Hirudineen, Polychäten, Mollusken, dann über die Groß- und Kleinhirnrinde beim Menschen und verschiedenen Wirbeltieren, über die Neuroglia, über Entwicklung des Rückenmarks bei Ophidiern, über das Parietalauge, über Nerven einzelner Organe: Zähne, Lymphknoten, Haare, Ovarien, Hoden, Milz, Nieren, Speicheldrüsen. Die bedeutendsten Arbeiten sind aber die über die Endigungen der sensiblen Nerven: „Über die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems“, Biologische Untersuchungen Bd. IV, Neue Folge, und „Über die Nervenendigungen im Epithel“, ebendasselbst, in welchen Arbeiten er die verschiedenen Endigungen der sensiblen Nerven, freie oder mit Sinneszellen oder mit peripheren Ganglienzellen, klassifiziert; dann die Arbeiten über den feineren Bau der Nervenzellen, in denen RETZIUS sich mit genaueren Ausführungen und ausgezeichneten Abbildungen wesentlich an FLEMMING anschließt und, außer den Neurofibrillen in den Ganglienzellen, noch ein besonderes, zur Protoplasmastruktur der Zelle gehöriges Mitom, abgesehen von der Grundsubstanz (Paramitom) und sonstigen Einschlüssen, annimmt.

Als eine mit gründlicher und in der Form mustergültiger Kritik durchgeführte Arbeit darf hier auch die Besprechung der Neuronenlehre nicht übergangen werden, die er in der zitierten Abhandlung über die neueren Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems gibt (Bd. 4). RETZIUS spricht sich zugunsten der Neuronenlehre aus in deren strengem Sinne, wie sie von RAMÓN CAJAL und v. KÖLLIKER begründet worden ist.

Die eingehende Bearbeitung des Gehörorgans führte RETZIUS dann zu intensiveren Beschäftigungen mit den Sinnesorganen und den Nervenendigungen in ihnen überhaupt. So untersuchte er die Geschmacksknospen bei Petromyzon, die Nervenbügel bei Fischen und Amphibien, die Riechnerven und das JACOBSON'sche Organ bei Reptilien, die Retina der Selachier, die Membrana limitans interna retinae und gab in verschiedenen Bänden seiner biologischen Untersuchungen noch eine ganze Reihe von Mitteilungen über das Gehörorgan der Reptilien, von Cryptobranchus, von Polypterus, vom Menschen und von einigen Säugetieren.

Sehr eingehend hat sich RETZIUS mit dem Baue der Geschlechtszellen, insbesondere der Spermien, befaßt; die beiden Bände 13 und 14 der biologischen Untersuchungen enthalten fast ausschließlich Arbeiten über Spermien. Es seien hier, um die Bedeutung und den Umfang dieser Arbeiten zu zeigen, diejenigen Ordnungen aus dem Tierreiche angeführt, deren Spermien von ihm aufs genaueste untersucht und in vorzüglichen Abbildungen dargestellt wurden. Von Wirbeltieren kommen, außer dem Menschen, in Betracht die Anthropoiden mit dem Orang und dem Schimpansen. Die Unterschiede dieser Spermien untereinander sind genau angegeben. Dann kommen verschiedene niedere Affen und Halbaffen, Marsupialier, Edentaten, Monotremen, Vespertilioniden, Nager, Insectivoren, Ungulaten, Wale, verschiedene Vögel, Reptilien und Amphibien, Teleostier, Ganoiden, Selachier, Leptocardier, Cyclostomen. Von Wirbellosen sind untersucht: Crustaceen, Insekten und andere Arthropoden, Gasteropoden, Enteropneusten, Lumbricinen, Nemertinen, Turbellarien, Bryozoen, Aurelia aurita, Nereiden, Nemertinen, Trematoden und Chaetognathen. Diese Untersuchungen, zusammen mit den älteren von A. ECKER in dessen Icones physiologicae und besonders von BALLOWITZ, MEVES, KORSCHULT und HEIDER u. a., liefern bereits ein stattliches Material zur Inangriffnahme der Frage der Erklärung der großen Verschiedenheiten der Spermien, die so weit gehen, daß man sagen kann, es seien in der Tierwelt nicht zwei noch so verwandte Arten, die gleiche Spermien hätten, und daß man aus dem Spermium die Art seines Erzeugers diagnostizieren könnte. Es ist sicherlich ein hochinteressantes Problem, der Erklärung dieser Verschiedenheiten nachzugehen, bei denen sicherlich, außer anderen Faktoren, auch die Korrelationen mit den Eizellen der betreffenden Spezies in Frage kommen. Hier liegt noch ein weites Feld für Untersuchungen vor. Je genauer aber die Beschreibung der Formen ist, desto besser sind sie für das ge-

nannte Problem zu verwerten. Hierin hat RETZIUS Vorzügliches geliefert.

Was die Untersuchung von Eiern anlangt, so hat unser Forscher genaue Beschreibungen der Eier von Knochenfischen, Mollusken, Echinodermen und von *Ascaris megalocephala* geliefert und bei Echinodermen und bei den genannten Askariden auch den Reifungsprozeß verfolgt.

Abgesehen von diesen umfassenderen Arbeiten über zusammengehörige Bildungen, liegen nun noch eine Anzahl Einzeldarstellungen vor, so über den Bau der Leber und insbesondere über das Verhalten der Gallenkapillaren. Hier schließt sich in einer zweiten Abhandlung RETZIUS, der früher Verzweigungen der Gallenkapillaren und deren netzförmige Verbindungen als kaum vorkommend angesehen hatte, in einer späteren Abhandlung an BRAUS an, indem er häufigere Verzweigungen und Netzbildungen anerkennt. Es sind dann Arbeiten über die Haut der Nematoden, der Holothurien und des Menschen zu erwähnen, ferner über den Bau der Iris und des Glaskörpers, sowie über die gestreiften Muskelfasern. Auch die Frage der Zellteilungen und der Bau der Zellkerne wird behandelt. Erwähnt sei noch, daß RETZIUS sich eingehend mit der Färbetechnik befaßt hat, sowie mit der Gefriermethode in der histologischen Technik. Wertvoll sind seine Angaben über den Verknöcherungsprozeß, bei welchem er mitotische Kernteilungen an den Knorpelzellen nachwies. — So weit über die mikroskopisch- und allgemein-anatomischen Arbeiten.

Andere Aufgaben behandeln noch die schließlich zu erwähnenden Untersuchungen über deformierte Indianerschädel (Biol. Unters. Bd. 18), über einige durch Ankylose verschwindende Kapselgelenke zwischen den Bögen der Sakralwirbel, über das Kaudalherz von *Myxine*, über einen Fall von Hermaphroditismus bei *Asterias rubens* und die sehr wertvolle Abhandlung über die Entwicklung menschlicher Körperformen in der fetalen Lebensperiode (Biol. Unters. Bd. 11), wo insbesondere die Extremitäten, namentlich Hand und Fuß, berücksichtigt und durch vorzügliche Abbildungen illustriert sind. Auch pathologische Prozesse sind nicht unbeachtet geblieben, wie die Besprechung des *Molluscum contagiosum* beweist.

So steht der schwedische Forscher vor uns als einer der besten Förderer unserer Kenntnisse in der tierischen Morphologie durch manche wichtige neue Funde, durch genaueste und umfassende Beschreibung und bildliche Darstellung zahlreicher bis dahin nicht oder ungenügend bekannter Formen, aber auch durch kritische Sichtung und Besprechung von theoretischen Fassungen, von vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Fragen. Dabei ist seine Kritik, wenn auch genau und scharf gefaßt, doch stets maßvoll gehalten. Es sei als Beispiel dieser seiner Auffassung der kritischen Tätigkeit nur das erwähnt, was er bei seiner Besprechung der Neuronenlehre sagt, Biol. Unters. Bd. 12: „Es ist übrigens unbegreiflich, weshalb die Gemüter gerade in dieser Frage so erregt worden sind?“

Die Neuronenlehre ist doch eine echt wissenschaftliche Theorie, welche nur durch echt wissenschaftliche Beweise widerlegt werden kann.“

Wiederholt hat RETZIUS an den Versammlungen der Anatomischen Gesellschaft teilgenommen; eine Tagung der Gesellschaft in Schweden war geplant. Wann werden die Zeiten sich wieder so gestaltet haben, daß dieser Plan zur Ausführung kommt? Und wenn er zur Ausführung kommen sollte, dann werden die Teilnehmer einen unserer Besten, auch als Menschen und Kollegen, dort schmerzlich vermissen:

GUSTAF RETZIUS!

V. WALDEYER-HARTZ.

Bücherbesprechungen.

Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie. Von Dr. Julius Schaxel. a. o. Professor für Zoologie und Vorstand der Anstalt für experimentelle Biologie an der Universität Jena. Jena, Verlag von Gustav Fischer. 1919. 221 S. Preis 10 Mark.

Das Ziel des Verfassers ist eine Würdigung aller Theorien, die sich mit der Wissenschaft vom Leben befassen. Veranlaßt wird er hierzu vor allem durch die ihm unbefriedigend und unerträglich (164) erscheinende Lage, in der sich heute jeder Forscher befindet, der „biologisch“ arbeitet, ohne doch die Ergebnisse, ja auch nur die Methoden seiner Wissenschaft systematisch ordnen zu können, wie es bei einer exakten Wissenschaft der Fall sein müßte. Gerade am Ausgange einer Bewegung, wie sie der Darwinismus darstellt und beim Aufschwung der experimentellen Biologie erblickt der Verfasser die Biologie in einer „Krisis“ befindlich, zu deren Lösung ihm eine sachliche Erörterung des ganzen Theorienmaterials nützlich erscheint. Die Berechtigung zu einer solchen Erörterung ist nicht zu bestreiten, um so weniger, als gegenwärtig überhaupt sehr viel theoretisiert wird. Die heute auf der Höhe des Lebens stehende Forschergeneration empfindet offenbar das Bedürfnis, sich über die Methoden und Ziele ihrer Wissenschaft klar zu werden; es ist eine Reaktion gegen die kritiklose Richtung, die in der Morphologie so lange Zeit hindurch geherrscht hat.

Den immer scharfsinnigen Auseinandersetzungen des Verfassers zu folgen, ist lehrreich, selbst wenn man ihm nicht überall hin ohne Widerspruch folgen kann. Er bespricht zunächst die großen Hauptrichtungen der biologischen Forschung, nämlich Darwinismus, Phylogenie, Entwicklungsmechanik, Physiologie und Neovitalismus. Überall stellt er die Elemente zusammen, die sich in den Methoden dieser Forschungsrichtungen kombinieren, teils energetisch-mechanistische, teils historische, teils vitalistische. Er zeigt auf diese Weise, wie tatsächlich die Grundforderung, die bei jeder Wissenschaft zu stellen ist, daß sie methodisch einheitlich sei, bei der Biologie nicht erfüllt werden kann. Auf Einiges sei besonders aufmerksam gemacht. Beim Darwinismus sieht er den Hauptmangel in der Verquickung von Ursachenforschung, Geschichtsbeschreibung und Werturteil. Beim Darwinismus und der Phylogenie überhaupt vermißt er exakte Methodenlehre ganz besonders: „Axiome gelten

und dogmatische Ableitungen folgen“ (19). Das Problem der Genealogie wird nur gestreift (21), kann folglich auch in seiner ganzen Bedeutung nicht erfaßt werden. Die Umdeutung der Begriffe des Systems in die Stammformen der Phylogenie wird erörtert, dabei aber die Bedeutung der Genealogisierung doch wohl unterschätzt (24), denn die reine Systematik z. B. der Säugetiere hätte nie zu so bedeutsamen Fragen anregen können, wie sie sich dann ergeben, wenn wir vom „Ursprung der Säugetiere“ reden. An der Entwicklungsmechanik und den Vererbungsproblemen wird das methodisch Zwiespältige in längeren, gründlichen Erörterungen mustergültig dargestellt („die analytische Forschung ist keine unmittelbare Physik und Chemie des Gestaltungsgeschehens, da sie den gewordenen Organismus voraussetzt“). Im Kapitel „Neovitalismus“ wird gezeigt, daß innerhalb des Mechanismus eine Fülle vitalistischer Gedanken vorhanden ist (Anpassung, Zweckmäßigkeit, Individualität usw., S. 55). Diese Elemente finden dann ihre Besprechung: es wird gezeigt, welchen Anteil sie an den einzelnen biologischen Theorien (LAMARCK, PLATE, HERTWIG, WEISMANN u. a.) haben. Das über den Lamarckismus Gesagte ist besonders hervorzuheben (95), wengleich deutlicher hätte gesagt werden sollen, daß auch der sog. „Funktionslamarckismus“ des „psychischen Faktors“ nicht entraten kann. Es folgt dann eine kritische Darstellung der Lehren von DRIESCH, dessen Meinung, daß es bereits jetzt ein „System der Biologie“ gebe, der Verfasser nicht teilt.

Der Hauptteil des Buches ist das 6. Kapitel, in dem kritisch die Möglichkeiten erörtert werden, wie das „Biologische“ überhaupt erfaßt werden kann. Sie werden in der „energetischen“, der „historischen“ und der „organismischen“ Grundauffassung erblickt. Die Besonderheiten dieser drei Grundauffassungen werden hervorgehoben und die Voraussetzungen und Grenzen der für ihre Durchführung erforderlichen Methodik dargestellt. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Einige Worte der Kritik seien gestattet. Der Wert der ganzen Darstellung und das Verdienst des scharfsinnigen und gründlich belesenen Verfassers soll nicht verkleinert werden. Gewiß ist es nötig, daß dem, an einen „trügerischen Realismus hingegebenen Forscher seine gedankliche Gebundenheit im engen Fachgebiete zur Einsicht gebracht werden muß“ (164); als Reaktion gegen den Überschwang phylogenetischer Spekulationen — als solche erscheint die Schrift doch wohl in der Hauptsache — ist das ganz in der Ordnung. Aber führt uns das weiter? Der Verfasser selbst steckt sich sein Ziel ganz niedrig (123). Den Grund zu einem Neubau zu legen, nennt er selbst „vermessen“. Nur die „Richtlinien will er unterstreichen“, denen die Theoriebildung in der Biologie gefolgt ist. Aber wenn er hofft und es mehrfach als seine Überzeugung ausspricht, „daß der historischen Besinnung die Methodologie folgen werde“, so verkennt er doch wohl die in der Geschichte der Wissenschaften waltenden Gesetze. Das bekannte Wort, das man dem Künstler zurnft, gilt auch für den Forscher. Nur Taten führen die Wissenschaft vorwärts. Wir können nichts dafür, daß wir Epigonen sind; aber jede kleine positive Entdeckung, sei es auch selbst mit problematischen Theorien verquickt, wiegt doch schwerer, als alle Kritik dieser Theorien, wenn eine solche nicht gleichzeitig wirklich neue Gedanken bringt oder

neue Wege zeigt. Auch scheint der ganze Vorstellungskreis einer „Krisis“ mehr auf die Politik, als auf die Geschichte der Wissenschaften zu passen, deren Gang stets zu allmählicher Umbildung führt, selbst wenn neue Elemente plötzlich hinzutreten, wie gegenwärtig z. B. die Forschungen der exakten Erblichkeitslehre.

Im Kapitel über die Physiologie wäre eine größere Klarheit über den Standpunkt des Verfassers in der Frage erwünscht, ob für die Zukunft eine Annäherung oder aber schärfere Trennung zwischen Physiologie und Morphologie als vorteilhaft angesehen werden soll. Der Verfasser scheint eine Annäherung beider Wissenschaften aneinander für richtig zu halten. Dabei kann praktisch ja vielerlei herauskommen. Für die Ausbildung der Sonderart beider Wissenschaften aber ist doch wohl ihre immer schärfere Trennung erforderlich. Die Lehre von der Form muß sich immer weiter von physiologischen Problemen freimachen und ihre eigene exakte Methodik ausbilden, wie es die Physiologie für ihre eigenen Probleme ganz konsequent getan hat. Diese Forderung entspricht ganz dem bisherigen Entwicklungsgang beider Disziplinen und diese Entwicklung scheint mir in dem vorliegenden Werke verkannt. Denn nicht hat sich die Physiologie von der Formenlehre emanzipiert, wie es nach der äußerlichen Trennung der „Fächer“ im 19. Jahrhundert scheinen möchte, sondern umgekehrt hat sich die Anatomie, die nebst Zootomie und vergleichender Anatomie von Bacons Zeiten her nur Hilfswissenschaft der „Physiologie“ war, zum Range einer selbständigen Wissenschaft erhoben. Die Trennung innerhalb der Medizin, die im 19. Jahrhundert auftrat, war nur der sichtbare Ausdruck dessen, was am Ende des 18. Jahrhunderts innerlich bereits notwendig geworden war und sich entschieden hatte. Der Anstoß ging von der vergleichenden Anatomie aus, durch die anatomisch-morphologische Ausbildung des Homologiebegriffes. Die Männer jener Zeit waren keineswegs nur „idealistische“ Morphologen (vgl. meine Abhandlungen im Biol. Ctrbl. 1918 und im Jahrb. der Goethe-Gesellschaft 1919): die aufs „Praktische“ gerichtete Seite ihres Wirkens übersieht mit der Mehrzahl der Anatomen auch der Verfasser. Die bei JOHANNES MÜLLER vorhandene Vereinigung morphologischen und physiologischen Wissens (69) ist nicht der erste Schritt zu einer neuen Methodik, vielmehr schon ein Symptom der Trennung, wie die Vergleiche mit den Werken über Physiologie von BOERHAVE und HALLER beweisen. Auch in der Geschichte der Wissenschaft gibt es nur „irreversible Prozesse“. Wir können den Schritt nicht mehr zurücktun. Die S. 82 zitierte Ansicht BETHES, die die „morphologische Bindung“ der Physiologie für gefährlich erklärt, ist historisch konsequent und muß von der Morphologie als richtig anerkannt werden. Andererseits aber ist das Problem der Form ein rein morphologisches, dessen weitere Behandlung von der methodischen Ausgestaltung des Homologiebegriffes abhängt. Es hat bis zum Ende des 18. Jahrhunderts als wissenschaftliches Problem überhaupt nicht existiert, und daß es, wie der Verfasser beklagt, in den extremsten Physiologenschulen unbeachtet bleibt, versteht sich ganz von selbst.

Anfechtbar erscheint mir auch die historische Darstellung (160ff.), die sich zu einseitig auf die Würdigung vitalistischer und mechanistischer Prinzipien festlegt unter völliger Übergehung des Einflusses der Erkenntnistheorie. Daß

man seit Bacon die Erfahrung als einzige Quelle der Wissenschaft anzusehen gelernt hat, hat doch mit dem Bestreben, die Natur durchweg mechanisch zu erklären, gar nichts gemeinsam. Die mechanistische Erklärung der Organismen ist ebenso wenig ein Produkt der Neuzeit (163) wie der Materialismus überhaupt (ebenda); und ebenso wenig schließt ja — wie der Verfasser am Beispiel des Darwinismus selbst zeigt — die mechanistische Naturerklärung das Hineinragen vitalistischer Elemente aus. Die Ansicht, die Präformations- und Einschachtelungslehre sei aus der Auffassung der Organismen als Maschinen hervorgegangen, und die Seinslehre habe mechanistischen Ursprung (162) ist überraschend neu. Beläge durch Quellen wären hier notwendig. Daß Präformation bereits im Altertum gelehrt wurde, und zwar vom idealistischsten aller Philosophen, daß dessen Darstellung von den Keimchen im „Timäus“ nahezu unverändert bei BONNET und LEIBNITZ wiederkehrt, und daß die Seinslehre der Eleaten noch älter ist, spricht zunächst nicht für des Autors Ansicht. Hingegen scheint es mir treffend bemerkt (42), daß alle epigenetischen Theorien vitalistisch sein müssen. Den richtigen Standpunkt gegenüber dem Vitalismus gewinnt man, glaube ich, doch weniger durch die Geschichte, als durch die Erkenntnistheorie; wenigstens kann man über die Methodik der Biologie wohl nicht erschöpfend handeln, ohne seine Stellung zu KANT und der Schule der Neukantianer klar bezeichnet zu haben. Auch das Problem der Form läßt ja in weitem Umfange eine wissenschaftlich-exakte Behandlung zu, ohne daß wir die Grenzen unseres Denkvermögens überschreiten, d. h. vitalistisch denken.

Wenn wir schließlich über den Stil des Buches einige Bedenken äußern, so möge man das nicht für Schulmeisterei halten. Denn diese Schreibweise, die so auffällig an die zeitgenössische Journalistik und Publizistik erinnert, mit ihrer Härte, ihren Wortstellungen, die unserem normalen Sprachgefühl wider den Strich gehen, ihren Wortneubildungen und ihrer trockenen Kürze, sind ein Symptom inneren Zwiespalts der Autoren und ihrer Ratlosigkeit den Problemen gegenüber. Manche Stellen bleiben in der hier referierten Schrift infolge des Stils unklar, einzelne tatsächlich unverständlich, und fast durchweg ist die Lektüre mühseliger, als es die Sache fordert. GOETHES und SCHOPENHAUERS PROSA und GEGENBAURS schwerer aber doch durchsichtiger Stil, um nur die größten Vorbilder zu nennen, zeigen, daß sich auch das inhaltlich Schwere in sprachlich strenger und wohlthuender Form sagen läßt.

Dem Buche SCHAXELS sei ein großer Kreis von Lesern gewünscht. Wer sich hindurcharbeitet, wird die darauf verwandte Zeit nicht bedauern.

Professor Dr. LUBOSCH, Würzburg.

Preisauflage.

Die ärztliche Gesellschaft für Sexualwissenschaft und Eugenik in Berlin stellt folgende Preisauflage: Hat der Mensch zwei Arten von Spermatozoen? Die Frage ist im Sinne der neuzeitigen Anschauungen über Geschlechtsbestimmung zu prüfen. Termin der Ablieferung ist der 1. Oktober 1920. Der Preis für die beste Arbeit beträgt 1000 Mk. Für die nächstbesten sind kleine Preise nach Befinden der Preisrichter ausgesetzt. Alles weitere teilt auf Anfrage der Schriftführer MAX HIRSCH, Berlin W. 30, Motzstraße 34, mit.

Berichtigung zu dem Aufsatz über Ovulationstermin und Brunst,
diese Zeitschrift Bd. 52, S. 225.

VON HERMANN TRIEPEL.

Da ich von dem vorgenannten Aufsätze eine Revision des Druckbogens nicht erhalten habe, so sind u. a. zwei für den Sinn wichtige Eigenschaftswörter weggeblieben. Es fehlt auf S. 233, Zeile 3 von unten zweimal das Wort „geringen“, vor „Verdickung“ und vor „Schwellung“. Es kam mir darauf an, zu zeigen, daß die histologischen Erscheinungen der Brunst und des prägraviden bzw. prämenstruellen Stadiums qualitativ verwandt sind (Schwellung und Hyperämie), trotz der Verschiedenheit ihrer Intensität und Lokalisierung — auf die Bevorzugung von Vulva und Vagina durch die Brunsthyperämie habe ich wenige Zeilen vorher hingewiesen.

Personalia.

Bonn. Prof. Dr. BONNET ist vom Lehramt und der Direktion des anatomischen Instituts zurückgetreten und hat seinen Wohnsitz in Würzburg (Sartoriusstraße 2) genommen.

Prof. Dr. SOBOTTA, bisher in Königsberg i. Pr., ist dem an ihn ergangenen Ruf als Nachfolger von Geheimrat BONNET gefolgt und hat am 1. April 1919 das ordentliche Lehramt der Anatomie und die Leitung der anatom. Anstalt der Rhein. Friedrich-Wilhelms-Universität übernommen.

Königsberg i. Pr. Anstelle des nach Bonn berufenen Prof. SOBOTTA hat Prof. Dr. FRANZ KEIBEL, bisher in Straßburg i. E., am 27. April das Ordinariat für Anatomie und die Leitung der anatomischen Anstalt übernommen.

An Prof. Dr. WALTER BERG, bisher in Straßburg i. E., ist die II. Prosektur der anatomischen Anstalt übertragen worden.

Hamburg. Privatdozent Dr. JOHANNES BRODERSEN, bisher in Münster i. W., ist seit 1. Oktober 1919 als I. Prosektor und Konservator am anatomischen Institut der Hamburgischen Universität angestellt (Wohnung: Curschmannstraße 9).

INHALT. Aufsätze. Otto Aichel, Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform. V. Deszendenztheoretisches und die Entstehung der Zahnform. S. 241—260. — v. Waldeyer-Hartz, GUSTAF RETZIUS †. S. 261—268. — Bücherbesprechungen, JULIUS SCHAXEL, S. 268—271. — Preisausschreiben, S. 271. — Berichtigung, S. 272. — Personalia, S. 272.

Abgeschlossen am 26. Oktober 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 8. Dezember 1919. ✻

No. 15

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Über die plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern.

Von Prosektor ERIC AGDUHR.

Mit 6 Abbildungen.

(Aus dem Anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule zu Stockholm.)

In einer im Jahre 1916 im Anatomischen Anzeiger publizierten vorläufigen Mitteilung¹⁾ gab ich eine Beschreibung über einige von mir ausgeführte experimentell-physiologische und histologische Untersuchungen, die bezweckten, morphologisch einen Teil auf experimentellem Wege erhaltene Resultate betreffs der plurisegmentellen Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern nachzuprüfen. Die Experimente deuteten darauf hin, daß in den Beuge- und den Streckmuskeln der Extremitäten bi- und trisegmentell innervierte Muskelfasern in großer Menge vorkommen sollten, und weil diese Resultate, wenn sie sich als richtig erwiesen, mir nicht nur in theoretischer, sondern auch in praktischer Hinsicht von großer Wichtigkeit zu sein schienen, suchte ich einen morphologischen Beweis dafür zu erbringen.

1) AGDUHR, ERIC, Morphologischer Beweis der doppelten (plurisegmentalen) motorischen Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern bei den Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 49.

Die Beweisführung plante ich auf folgende Weise: Die verschiedenen, zu einem und demselben Muskel gehenden Segmentalnerven wurden in morphologisch voneinander trennbare Zustände überführt, so daß sie in einem histologischen Präparat voneinander getrennt werden konnten. Sobald ich in derartigen Präparaten mehrere einzelne Muskelfasern, jede von diesen mit mehreren Nerven und Nervenendplättchen von dem genannten morphologisch trennbaren Aussehen, zeigen konnte, war ja die Sache klar — die Beweiskette war geschlossen. Auf das WALLER'sche Gesetz von der sekundären Degeneration gestützt, fand ich eine Art, die verschiedenen Segmentalnerven in derartigen Präparaten voneinander zu trennen. Ich arbeitete vorzugsweise mit den Muskeln und den Nerven der vorderen Extremität der Katze und des Kaninchens¹⁾. Bei diesen Tieren schnitt ich zwei bis drei von den Segmentalnerven ab, deren ventrale Zweige den Plexus brachialis bilden. Diese Operationen wurden zu verschiedenen, so angepaßten Zeiten ausgeführt, daß bei dem Töten des Tieres die verschieden weit degenerierten und die intakten Segmentalnerven in den fraglichen Muskeln nachgewiesen und voneinander getrennt werden konnten.

Betreffs der angewendeten Untersuchungsmethoden der Muskeln, Nerven und der Degenerationszeiten, mit denen ich dann arbeitete, schrieb ich in der genannten vorläufigen Mitteilung unter anderem: „Bisher habe ich gutgelungene Präparate durch das Silberimprägnationsverfahren von BIELSCHOWSKY und der Modifikation dieses von BOEKE, den Goldmethoden von STÖHR (Goldchlorid und Ameisensäure) und von LÖWIT mit KERSCHNERS Modifikation (Osmium-, Ameisensäure und Goldchlorid) erhalten. Das Silberimprägnationsverfahren liefert die am meisten distinkten Resultate, das Bindegewebe will aber, wenigstens für den Anfänger, gern mitfärben. Ich habe jedoch mit dieser Methode mehrere gutgelungene Präparate hergestellt, die meine oben genannte Annahme beweisen²⁾. Die schönsten Präparate habe ich jedoch mit der STÖHR'schen Goldmethode erhalten. Die dieser vorläufigen Mitteilung zugrunde liegenden Präparate sind auch nach dieser Methode gefärbt. Eine Degeneration der Nerven in 58—90 Stunden läßt sich, bei gutgelungener Färbung, mit den drei

1) Später habe ich in dieser Hinsicht sowohl Vögel und Amphibien als auch Fische untersucht, veröffentliche aber erst in einer später erscheinenden vollständigen Mitteilung die dabei erhaltenen Resultate.

2) Jetzt von mir gesperrt.

genannten Methoden sehr schön nachweisen“. Um einer eventuell existierenden Variationsbreite der Degeneration und der Färbung weiter nachforschen zu können, wurden neben den genannten auch Präparate der Zunge von einem und demselben Tier verfertigt, wozu auch *Nn. hypoglossi* zu entsprechenden Zeiten, wie die genannten Operationen an den Spinalnerven, ein- oder doppelseitig durchschnitten waren. Wie auch in der fraglichen Mitteilung aus mehreren Stellen hervorgeht, dienten auch diese Zungenpräparate und die Präparate der zugehörigen degenerierten Nerven als Grundlage, nach welcher die verschiedenen Bilder der Präparate von den Extremitätenmuskeln beurteilt wurden. Dem Bericht legte ich einige Bilder der goldchloridgefärbten Präparate vom *M. flexor digitorum sublimis* einer Katze zugrunde, wo zwei der Segmentalnerven, von denen Plexus brachialis gebildet wird, in 58 (C. 7) resp. 90 (Th. 1) Stunden degeneriert waren. Der *M. flex. dig. subl.* der Katze erhält auch Nerven vom 7. und 8. Cervikal- und vom 1. Thorakalnerv. Die größte Anzahl der Nervenfasern kommt vom 8. Cervikalnerv, die geringste Anzahl vom 7. Cervikalnerv, der auch, wie andere Untersuchungen gezeigt haben, in diesem Muskel inkonstant ist. Die Mitteilung ist mit zwei Abbildungen versehen. In der einen von diesen ist unter anderem eine Muskelfaser gezeichnet, die mit einer normalen (*c*) und einer in 90 Stunden degenerierten (*a*) Nervenendplatte versehen ist. Die zweite Abbildung zeigt ebenfalls eine Muskelfaser mit einer normalen und einer in 58 Stunden degenerierten Nervenendplatte. Nach einer kurzen Beschreibung des Präparates, das der Abbildung zugrunde liegt, welche auf derselben Muskelfaser eine normale und eine in 90 Stunden degenerierte Nervenendplatte zeigt, fuhr ich fort: „Da von diesen beiden Segmentalnerven doppelt innervierte Muskelfasern in meinen Präparaten von diesem Muskel recht zahlreich vorkommen, kann diese vorläufige Arbeit ja wenigstens als ein im Prinzip vollkommener morphologischer Beweis für die erhaltenen Resultate der oben genannten Reizversuche am entsprechenden Muskel angesehen werden, besonders da ich ähnliche Resultate mit verschiedenen Nervenfärbmethoden erhalten habe, u. a. auch¹⁾ mit der Silberimprägnationsmethode von BIELSCHOWSKY.“ Als ein Supplement hierzu füge ich auch das Präparat bei, dem die Abb. 2 zugrunde liegt, und betone, daß in den Präparaten der genannten Muskeln nur wenige Beispiele von derartigen mit C. 7 und C. 8 doppelt innervierten einzelnen Muskelfasern vorkommen.

1) Jetzt von mir gesperrt.

Hieraus dürfte genügend deutlich hervorgehen, daß ich meinen morphologischen Beweis vor allem auf die Muskelfasern gegründet habe, die außer intakten auch motorische Endplatten mit 90 Stunden Degenerationsdauer zeigten.

Nachher ist meine fragliche Mitteilung Gegenstand der Kritik gewesen von dem auf dem Gebiete des peripheren Nervensystems so hervorragenden Forscher Professor Dr. J. BOEKE¹⁾ in Leiden. Er schreibt: „Man muß hier selbstverständlich mit der nötigen Vorsicht vorgehen. So hat z. B. AGDUHR im Anatomischen Anzeiger dieses Jahres in vorläufiger Mitteilung einige Beobachtungen beschrieben, nach welchen bei einer Katze, bei welcher der siebente Cervikalnerv 58 Stunden vor dem Tode und der erste Thorakalnerv 90 Stunden vor dem Tode durchschnitten worden waren, auf den Muskelfasern des *M. flexor digitorum sublimis* (Innervation C. 7, C. 8. Th. 1) die entweder nicht (C. 8) oder mehr oder weniger weit degenerierten (C. 7, Th. 1) motorischen Endplatten sehr innig gemischt in einem und demselben Sehfeld zur Schau kamen, ja der Autor fand sogar frische und degenerierte Endplatten nebeneinander auf derselben Muskelfaser. Wenn man nun in Betracht zieht, daß, wie schon von TELLO (53) hervorgehoben wurde und wie ich es auch in meiner ersten Studie beschrieben habe, die markhaltigen Säugetiernerven und ihre Endplatten sich als sehr verschieden vulnerabel herausstellen (ich fand z. B. beim Igel bisweilen nach zwei Tagen fast gar keine Veränderung des Plattengerüsts, in anderen Fällen dagegen schon sehr starken Zerfall des Neurofibrillengerüsts, bei der Katze in demselben Präparate manchmal starke Verschiedenheiten der Degeneration), so kann man bei der knapp bemessenen Degenerationszeit den an und für sich so recht interessanten Experimenten AGDUHRS noch nicht die nötige Beweiskraft beimessen²⁾. Und das um so mehr, als z. B. die in der Abb. 2 der oben genannten Mitteilung von dem Autor als „frisch“ bezeichnete Endplatte *c* (Goldchloridpräparat) nach meinen Erfahrungen doch mehr den Eindruck einer schon in Degeneration begriffenen Platte macht (man vgl. z. B. die Abbildungen der großen Arbeit CIPOLLONES [21]). So konnte ich leicht aus meinen Degenerationspräparaten, bei welchen der ganze zuführende Nerv durchschnitten worden war, die motorischen Endplatten, als alle

1) BOEKE, J., Studien zur Nervengeneration II. Verhandl. d. K. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. II. Sect. Deel. XIX, Nr. 5.

2) Jetzt von mir gesperrt.

gleich lange der Degeneration anheimgefallen waren, aus demselben Schnitte zwei Endplatten abzeichnen, von welchen die eine der Platte *b*, die andere der Platte *c* (vom Autor als frisch bezeichnet) der Abb. 2 der Mitteilung AGDUINS ahnelte.

Nun lassen sich natürlich aus skizzenhaften Abbildungen einer vorläufigen Mitteilung keine Schlußfolgerungen ziehen, wenn man die zugehörigen Präparate nicht gesehen hat, und die Angaben des geehrten Autors sind so positiv, daß an der Richtigkeit der schönen Beobachtung kaum zu zweifeln ist. Ich möchte nur zur Vorsicht bei der Deutung der gesehenen Bilder mahnen!“

Der eigentliche Inhalt dieser Kritik geht aus dem letzten Satze hervor, nämlich daß man bei der Deutung der Degenerationsbilder von der Art, um die es sich hier handelt, vorsichtig sein muß. Erstens möchte ich hervorheben, daß BOEKE ganz recht hat, wenn er schreibt, daß die peripheren Nerven sehr verschieden vulnerabel sind. Ich habe jedoch niemals in meinem Material (z. B. von der Zunge der Katze mit 58 Stunden Degeneration im linken und mit 90 Stunden Degeneration im rechten N. hypoglossus) nach 58 Stunden der Degeneration von allen zugehörenden motorischen Nerven eine motorische Endplatte wahrgenommen, wo die Neurofibrillen so scharfe Konturen hatten wie im Präparate, das der Abb. 2 *c* in der genannten Mitteilung zugrunde liegt. TELLO¹⁾, auf den sich BOEKE in seiner Kritik bezieht, schreibt in der angeführten Arbeit betreffs der Degeneration und der Vulnerabilität der Nerven nach der Operation: „Ainsi que CAJAL et MARINESCO l'ont signalé, tous les tubes nerveux à myéline ne dégénèrent pas avec la même rapidité. A il y à ce point de vue des axons résistants et des axons vulnérables Quelques heures après, c'est-à-dire, au bout de 2 jours et demi toutes les traces de la substance argento-phile ont disparu complètement et il reste des plaques motrices que les noyaux et la matière granuleuse ou fondamentale.“

Hieraus geht hervor, daß auch TELLO der Meinung ist, daß 58 bis 60 Stunden Degenerationsdauer genügt, um alle affektierten motorischen Nerven und Endplatten zur nachweisbaren Zertrümmerung zu bringen. Ich bin jedoch wie BOEKE der Ansicht, daß eine so kurze Degenerationszeit wie 58 Stunden kaum völlig beweisende Präparate geben kann, besonders wenn man seinen Beweis auf Goldchloridprä-

1) TELLO, F., Dégénération et régénération des plaques motrices (après la section des nerfs) Travaux du laborat. de rech. biol. publ. par S. R. CAJAL. T. V 1907.

parate basiert hat. Wie oben erwähnt, hatte ich ja doch nicht nur mit den Goldchloridpräparaten, sondern parallel mit diesen auch mit den nach BIELSCHOWSKY imprägnierten Präparatengearbeitet und von diesen letzteren Resultate erhalten, die mit denen der vorigen Präparate völlig übereinstimmen. Es scheint jedoch BOEKE entgangen zu sein, daß ich meinen morphologischen Beweis nicht auf die Bilder der Präparate gegründet habe, wo ich auf ein und derselben Muskelfaser eine intakte und eine in 58 Stunden degenerierte motorische Endplatte sah, sondern er war auf die Bilder basiert, die auf einer einzelnen Muskelfaser außer einer intakten auch eine in 90 Stunden (also beinahe vier Tage) degenerierte motorische Endplatte zeigten, was mit aller wünschenswerten Deutlichkeit aus der genannten Mitteilung hervorgehen dürfte.

Seitdem dieser Bericht veröffentlicht wurde, habe ich die Untersuchungen fortgesetzt; hierbei habe ich aber hauptsächlich mit der Silberimprägnationsmethode von BIELSCHOWSKY gearbeitet, die ich so modifiziert¹⁾ habe, daß sie außerordentlich gute Resultate gibt, unter anderem bei der Färbung von größeren Stücken der Muskelgewebe. Die nach dieser modifizierten und auch nach der ursprünglichen BIELSCHOWSKY-Methode imprägnierten Präparate, von oben genanntem Material und von solchem mit bis zu 6 Tagen Degenerationsdauer in einigen zuführenden Segmentalnerven habe ich während einer Studienreise in Holland diesen Sommer Gelegenheit gehabt, vor Prof. BOEKE in Leiden persönlich zu demonstrieren. Ich habe auch die unschätzbare Vergünstigung gehabt, eine Zeitlang in seinem Laboratorium arbeiten zu dürfen. — Für das, was Prof. BOEKE während dieser Zeit für mich getan hat, für seine scharfe und sehr treffende Kritik, benütze ich hier die Gelegenheit, meiner aufrichtigen Dankbarkeit Ausdruck zu geben. Betreffs seines Urteils über meine plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern möchte ich hervorheben, daß es mir gelungen ist, ihn durch meine Präparate zu überzeugen, daß ich recht habe, daß es wirklich plurisegmentell innervierte einzelne quergestreifte Muskelfasern gibt.

Ich stehe also vor der erfreulichen Tatsache, daß einer der hervorragendsten Forscher des peripheren Nervensystems meine Beobachtungen kontrolliert und sie als richtig gefunden hat, und deshalb scheint es mir ermöglicht, ruhig weiterarbeiten zu können.

¹⁾ AGDUHR, ERIK, Über Stückfärbung mit BIELSCHOWSKYS Silberimprägnationsmethode. — Einige Modifikationen. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 34, 1917.

Weitere Untersuchungen.

Seit meine erste vorläufige Mitteilung betreffs dieser Sache geschrieben war, habe ich bei günstigen Gelegenheiten an diesen Untersuchungen weitergearbeitet. Für das Verständnis mehrerer dunkler Fragen auf dem Gebiete des Muskel- und des peripheren Nervensystems dürfte eine nähere Kenntnis von den morphologischen und physiologischen Verhältnissen der pl. Innervation d. einz. q. M.¹⁾ von fundamentaler Bedeutung sein können. Bisher habe ich nur Teile der Morphologie dieser Innervation etwas näher studiert und glaube während dieser Arbeit hier und da einen Wink, in welcher Richtung die Bedeutung dieser Doppelinnervation zu suchen ist, gefunden zu haben. Infolge solcher Andeutungen habe ich andere Untersuchungen ausgeführt, die bezweckten, Auskunft über die Bedeutung der fraglichen Innervation zu geben. Eine Skizzierung erhaltener Resultate von hiermit zusammenhängenden experimentellen und anatomischen Untersuchungen gab ich in einem Vortrag bei der Zusammenkunft der Gesellschaft schwedischer Ärzte am 20. Februar 1917²⁾. Hiermit zusammenhängende Fragen haben mich jedoch auf so interessante und wichtige und auch sehr ausgiebige Forschungsgebiete geführt, daß die Resultate davon getrennt besprochen werden müssen. Die ganzen morphologischen Untersuchungen der pl. Innervation d. einz. q. M. habe ich so geplant, daß sie in drei verschiedene Hauptrichtungen gehen, um nämlich

erstens ihre Morphologie bei ein und demselben erwachsenen Individuum ins klare zu bringen suchen,

zweitens ihre Ontogenie zu studieren und

drittens der phylogenetischen Entwicklung derselben folgen zu können.

Bis jetzt habe ich jedoch nur einige Teile der Untersuchungen über die Morphologie der pl. Innervation d. einz. q. M. bei ein und demselben erwachsenen Individuum zu Ende geführt. Die Fragen, die ich bei dieser Gruppe der genannten Untersuchungen aufgestellt habe, sind folgende:

1. Ist es immer möglich, in den Präparaten mit gelungener Imprägnation die den quergestreiften Muskelfasern aufsitzenden cerebro-

1) Verkürzung von „plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern“. Dieselbe Verkürzung wird später mehrmals gebraucht.

2) Der Einfluß des Trainierens auf das morphologische Bild des motorischen Nervensystems. Hygiea 1917 (LXXIX).

spinalen motorischen und die sympathischen Endplatten in degeneriertem und intaktem Zustande zu unterscheiden? [Wie bekannt, hat BOEKE¹⁾ in den Augenmuskeln der Katze das Vorkommen eines selbständigen Systems von sympathischen Nerven mit Endplatten auf den quergestreiften Muskelfasern nachgewiesen. Er hat auch die fraglichen Endplatten in den Muskeln des Rumpfes bei verschiedenen Tieren beschrieben. Ich habe das Vorkommen der sympathischen Nerven und ihrer Endplatten auf den quergestreiften Muskelfasern — sowohl auf gewöhnlichen quergestreiften Muskelfasern wie auf denen der Muskelspindeln — der Extremitäten bei der Katze nachgewiesen und beschrieben²⁾].

2. Wie groß muß der Unterschied in der Degenerationszeit für zwei nacheinander operierte Spinalnerven sein, um in Anbetracht dessen, daß sie verschieden vulnerabel sein können, ihre Endorgane auf den quergestreiften Muskelfasern dennoch voneinander trennen zu können?

3. Können mehr als zwei verschiedene Segmentalnerven motorisch ein und dieselbe Muskelfaser innervieren?

4. Werden die einzelnen quergestreiften Muskelfasern auch vom sensiblen Nervensystem plurisegmentell innerviert?

5. Kann man morphologisch eine Verschiedenheit in der Menge der einzelnen plurisegmentell innervierten quergestreiften Muskelfasern, z. B. in den Beuge- und den Streckmuskeln der Extremitäten, bemerken?

Betreffs der ersten Frage habe ich diese Sache in meiner oben genannten Arbeit über die sympathische Innervation der Extremitätmuskulatur näher behandelt und möchte hier nur einige der wichtigsten Ergebnisse daraus erwähnen.

Bei einer Katze, bei der 6 Tage vor dem Töten des Tieres auf einer Seite alle Segmentalnerven des Plexus brachialis zwischen dem Ganglion spinale und dem Abgang des Ramus communicans albus abgeschnitten worden waren, erhielt ich von den silberimprägnierten Mm. interossei in der Vorderextremität der operierten Seite Präparate, welche außer den degenerierten, myelinisierten Nervenfasern auch intakte, nicht myelinisierte solche mit Endplatten auf den quergestreiften Muskelfasern zeigten. Ein Teil von diesen Endplatten lag

1) BOEKE, J., l. c. und anderswo.

2) AGDUHR, ERIK, Sympathetic innervation of the muscles of the extremities. A histoexperimental study. Verh. d. K. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, 1919.

innerhalb, der andere außerhalb des Gebietes der degenerierten spinalen motorischen Endplatten. Von den außerhalb des Gebietes der degenerierten Endplatten liegenden sympathischen Platten hatten einige eine gleich große Ausbreitung auf den quergestreiften Muskelfasern, wie sie die motorischen Endplatten im allgemeinen haben. Diese großen sympathischen Endplatten habe ich in der genannten Arbeit zu Übergangsformen zu den motorischen Platten gerechnet. Diese Übergangsformen zeigten jedoch in meinen fraglichen Präparaten eine durchgehend einfachere Netrofibrillenstruktur, als man sie im allgemeinen in den spinalen motorischen Endplatten findet, wie sie auch von BOEKE¹⁾ beschrieben worden sind. Außerdem waren die Kerne in diesen Platten bemerkenswert gering, die Endösen der sympathischen Platten waren in der Regel sehr elektiv gefärbt und machten den Eindruck, als ob sie sehr oberflächlich lägen. Infolge dieses Charakters scheint es mir im allgemeinen möglich zu sein, zwischen den intakten spinalen und den intakten sympathischen Endplatten in der Muskulatur der Extremitäten unterscheiden zu können, auch wenn diese auf ein und derselben quergestreiften Muskelfaser liegenden Platten gegenseitig eine derartige Lage haben — d. h. wenn die spinalen und die großen sympathischen Endplatten ganz nebeneinander auf ein und derselben Muskelfaser liegen —, daß die plurisegmentellen motorische Innervation simulieren können, was, wie aus der genannten Arbeit hervorgeht, bisweilen vorkommt; in zweifelhaften Fällen muß man jedoch nach der Myelinscheide suchen. Ist anderseits in einem Falle von simulierter spinaler plurisegmenteller Innervation ein sympathischer Nerv mit der zugehörigen Endplatte degeneriert, muß man nach der Myelinscheide suchen. Tritt in einem silberimprägnierten Präparat die Myelinscheide um den degenerierten Nerv nicht hervor, ist der fragliche Nerv wahrscheinlich von sympathischer Art²⁾. In den silberimprägnierten Präparaten treten nämlich nach meiner Erfahrung die Myelinscheiden um den degenerierten Nerv hervor, auch wenn diejenigen der intakten Nerven es nicht tun³⁾.

Aus obigem geht also hervor, daß es mir möglich scheint, auf die erste Frage meistens eine positive Antwort geben zu können.

1) BOEKE, J., Beiträge zur Kenntnis der motorischen Nervenendigungen I, II. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 28, 1911.

2) Es kann jedoch auch ein junger noch nicht myelinisierter Nerv sein, was dieses Problem noch mehr komplizieren kann.

3) Natürlich unter der Voraussetzung, daß die Degeneration nicht zu weit fortgeschritten ist.

Auch die zweite Frage kann ich durch das Studium der Serie derjenigen Präparate, die zu der oben genannten Untersuchung der sympathischen Innervation der Extremitätmuskeln verfertigt waren, beantworten. In diesen Präparaten waren ja sämtliche spinale Nerven einer Vorderextremität zur Degeneration gebracht worden. Diese Degeneration war bei den verschiedenen Experimenttieren ungleich weit fortgeschritten — von 3 — 10 Tagen. Die Zungenpräparate mit verschieden langer Degenerationszeit im N. hypoglossus der beiden Seiten sind auch mit Rücksicht auf diese Sache studiert worden. Bei dem Vergleich dieser Präparate geht hervor, daß die Differenz der Degenerationsdauer in zwei degenerierten Nerven nicht weniger als 72 Stunden sein muß, wenn man in einem und demselben Präparat die beiden Nerven mit der nötigen Sicherheit soll unterscheiden können. Wenn es sich also darum handelte, in einem trisegmentell innervierten Muskel die verschiedenen Segmentalnerven mikroskopisch zu studieren und zu verfolgen, habe ich zwei von den Nerven zur Degeneration gebracht. mit einer kürzesten Degenerationsdauer von 72 resp. 144 Stunden. Die längste Degenerationsdauer ist 14 Tage.

Mit diesen Dokumenten der Degenerationsgrade der Nerven in den Muskeln, wo die Nerven bestimmte Degenerationsdauer hatten, als Basis habe ich die Segmentalnerven, die die verschiedenen Muskelfasern innervieren, studiert und dabei einen Teil denkwürdige Resultate erhalten.

Nach einem Präparate der mit Ag. imprägnierten Mm. interessei einer Katze, bei welcher neben den For. intervertebr. C_7 und T_1 zu so angepaßten Zeiten abgeschnitten worden sind, daß bei dem Töten des Tieres die Nerven C_7 in 96 und T_1 in 192 Stunden (4 resp. 8 Tagen) Degeneration zeigten, ist Abb. 1. gezeichnet worden.

Die Mm. interessei bei der Katze sind von dem 7. und 8. Cervikal- und dem 1. Thorakalnerven innerviert; ob auch der 2. Thorakalnerv, der bisweilen einen Zweig zum Plexus brachialis sendet, diese Muskeln innervieren kann, weiß ich nicht. Das fragliche Tier hatte indessen keinen Zweig zum Plexus brachialis vom 2. Thorakalnerv. Die beiden Segmentalnerven waren, wie gesagt, neben den For. intervertebralia abgeschnitten und das Resultat der Operation sofort nach dem Töten des Tieres kontrolliert worden, außerdem war auch nachgesehen worden, ob, wie es mitunter vorkommen kann, die Segmentalnerven des Plexus brachialis vor ihrem Eintritt in die For. intervertebralia (innerhalb Canalis medullae spinalis subdural)

Zweige (Radices intersegmentales) zum vorhergehenden oder zum nachfolgenden Segmentalnerv abgeben. Dieses war hier nicht der Fall.

Die beiden Nerven *a* und *b* (Abb. 1) sind von mächtigen Myelinscheiden umgeben und sie gehen jeder in seine Endplatte hinein. Die beiden Endplatten liegen unzweideutig auf ein und derselben Muskelfaser. Der Zerfall der Nerven *a* (Abb. 1) ist so weit fortgeschritten, daß er dem der in 4 Tagen degenerierten Nerven C_7 entspricht. Bei dem in 8 Tagen degenerierten Nerv T_1 sind alle Ag.-Beschlüge ganz verschwunden. Der Nerv *b*, der zwar hier und da ein dichtes Zusammenbacken der Neurofibrillen zeigt, kann jedoch nicht als ein

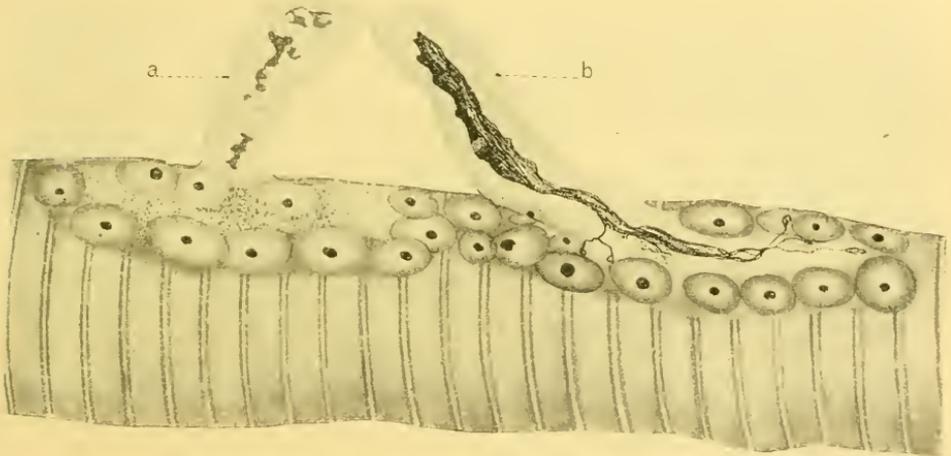


Abb. 1 (Repr. $\frac{1}{2}$). a) Der in 96 Stunden degenerierte 7. Cervikalnerv. b) Der intakte 8. Cervikalnerv.

Alle Abbildungen sind nach den Präparaten mittels stärkster Vergrößerung (die ersten drei unter Anwendung von ZEISS' Apochr.-Ölimmersion, 2 mm Apert. 1,3; Comp.-Okular 8 und 6; die drei letzten dagegen unter Anwendung von LEITZ' Ölimmers. $\frac{1}{12}$ und Okular 4.) und unter Anwendung von LEITZ oder ABBES Zeichenapparat gezeichnet und nachher bei der Reproduktion etwas verkleinert worden. Die Präparate stammen von den Mm. interossei der Vorderextremität von Katzen her. Alle Präparate wurden nach der von mir modifizierten BIELSCHOWSKY-Methode hergestellt.

in Degeneration sich befindender Nerv angesehen werden, weil die feinen Neurofibrillen der Endplatte sehr schön hervortreten und die Endplatte außerdem auch Andeutungen von einem periterninalen Netzwerk zeigt. Das hervortretende dichte Zusammenbacken der Neurofibrillen beruht nicht auf einer Degeneration, sondern es dürfte damit zusammenhängen, daß die Imprägnation etwas zu kräftig ist. Aus obigem dürfte also hervorgehen, daß die Muskelfaser in der

Abb. 1 von zwei nacheinander folgenden Segmentalnerven innerviert wird, nämlich von C_7 und C_8 . Bilder, die von diesen beiden Segmentalnerven doppelt innervierte einzelne Muskelfasern zeigen, kommen in den fraglichen Präparaten sehr oft vor. Hier finden sich jedoch auch einige Bilder, wo auf einer und derselben Muskelfaser außer ganz intakten motorischen Endplatten auch solche mit weit fortgeschrittener Degeneration sich befinden. Diese letzteren Endplatten dürften also zu dem in 8 Tagen degenerierten Nerv T_1 gehören und die Präparate zeigen also, daß in der fraglichen Muskulatur neben den einzelnen Muskelfasern mit motorischer Innervation von C_7 und

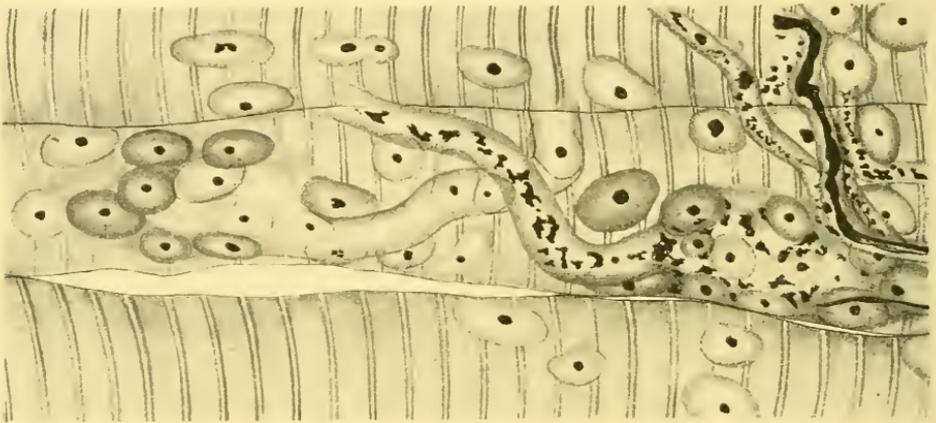


Abb. 2 (Repr $\frac{2}{3}$). Die mittlere Muskelfaser zeigt eine bisegmentelle Innervation seitens des 7. Cervikalnerven (in 96 Stunden degeneriert) rechts und des 8. (in 168 Stunden degeneriert) links.

C_8 , auch solche vorkommen, die ihre Innervation von C_8 und T_1 erhalten. Um diese bemerkenswerten Resultate weiter zu kontrollieren, schnitt ich an einer anderen Katze in der Nähe der Foramina intervertebralia den 7. und den 8. Cervikalnerv zu so angepaßten Zeiten durch, daß bei dem Töten des Tieres der 7. Cervikalnerv in 96 und der 8. Cervikalnerv in 168 Stunden Degeneration peripher von der Schnittstelle zeigten. Wie bei anderen ähnlichen Operationen wurden auch in diesem Falle nach dem Töten des Tieres die Operationsresultate und der intracanaläre Verlauf der Nervenwurzeln kontrolliert. Die Operationen waren gelungen; die Nervenwurzeln zeigten keine Radices intersegmentales und sie hatten auch übrigens einen normalen Verlauf. Das Tier hatte keinen Zweig vom 2. Thorakalnerv zum Plexus brachialis.

In Schnitten von diesem Tier zugehörigen mit Ag. imprägnierten Mm. interossei von der Vorderextremität der operierten Seite fand ich zahlreiche einzelne Muskelfasern, die hinsichtlich des Aussehens der zugehörigen motorischen Nerven und Endplatten aus den oben angegebenen Gründen kaum anders als plurisegmentell innerviert betrachtet werden können. Von diesen Muskelfasern zeigten einige neben einer ganz intakten Endplatte mit dem zugehörigen myelinisierten Nerv auch eine solche, wo die Degeneration so weit gediehen war, daß Ag-Beschläge im Nerv und in der Endplatte nicht mehr zu sehen waren — nur einige Körnchen in der Endplatte waren alles.

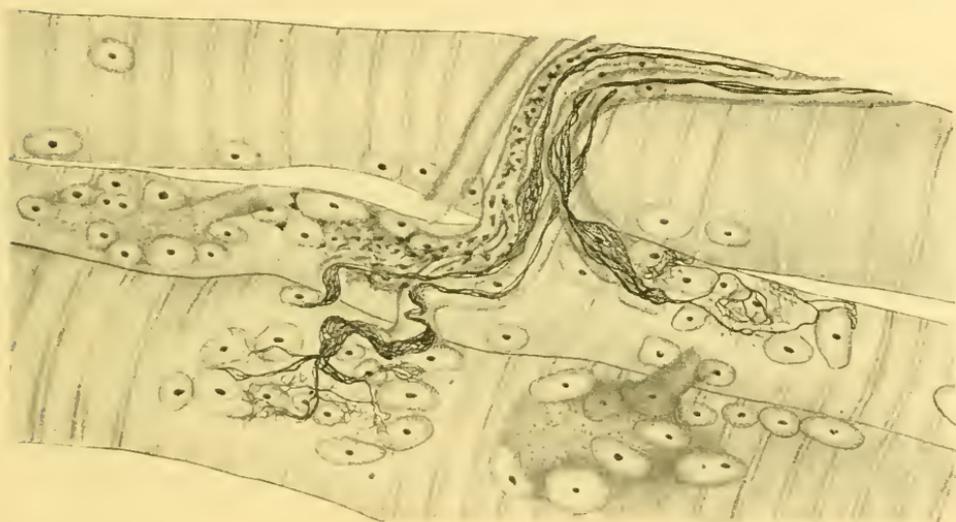


Abb. 3 (Repr. $\frac{5}{7}$). Die untere Muskelfaser ist vom 8. Cervikalnerv (in 168 Stunden degeneriert) rechts und vom 1. Thorakalnerv (intakt) links bisegmentell innerviert. Die mittlere Muskelfaser zeigt eine trisegmentelle Innervation seitens des 7. Cervikalnerven (in 96 Stunden degeneriert) in der Mitte, des 8. Cervikalnerven (in 168 Stunden degeneriert) links und des 1. (intakten) Thorakalnerven rechts.

was von den argentophilen Neurofibrillen übrig war (siehe die unteren Muskelfasern in Abb. 3). Diese letztgenannten Nerven und ihre motorischen Endplatten gehörten dem achten Cervikalnerv an. Die fraglichen Muskelfasern waren folglich von C_8 und T_1 doppelt innerviert. Neben diesen Muskelfasern kommen auch solche vor, die außer einer in 96 Stunden degenerierten (C_7) auch eine in 168 Stunden degenerierte motorische Endplatte (C_8) mit dem zugehörigen entsprechend lange degenerierten myelinisierten Nerven haben (siehe Abb. 2).

Noch bemerkenswerter ist meines Erachtens, daß neben diesen zwei Gruppen von plurisegmentell innervierten einzelnen Muskelfasern in den genannten Muskeln auch solche vorhanden sind, die eine intakte (T_1) und eine in 96(C_7) Stunden degenerierte motorische Endplatte und zugehörigen myelinisierten Nerv von entsprechendem Aussehen zeigen. Diese letzteren Muskelfasern sind also mit der größten Wahrscheinlichkeit von C_7 und T_1 motorisch innerviert.

Die Abbildungen 4 und 5 zeigen Bilder von einzelnen Muskelfasern, die von den genannten Segmentalnerven (C_7 und T_1) innerviert sind. Abbildungen von diesem Typus kommen in den fraglichen Präparaten recht oft vor. Selbstverständlich schließen diese Abbil-

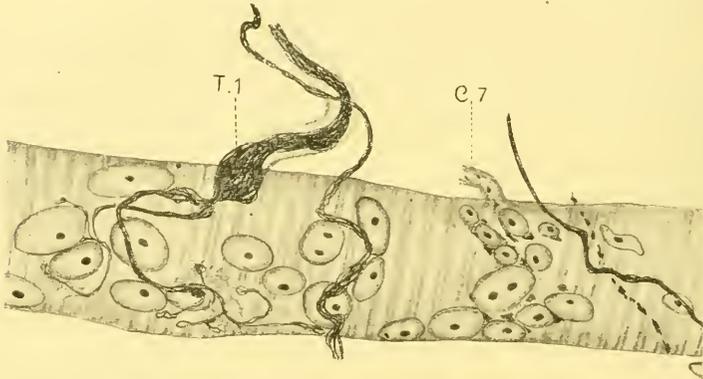


Abb. 4 (Repr. $\frac{5}{8}$). Die Muskelfaser ist vom 7. Cervikalnerv (in 96 Stunden degeneriert) und vom 1. (intakten) Thorakalnerv bisegmentell innerviert.

dungen nicht unbedingt aus, daß die Muskelfasern auch von C_8 innerviert werden können; in solchem Falle muß aber die motorische Endplatte dieses Segmentalnerven bedeutend weiter entfernt von den in Abb. 4 und 5 eingezeichneten Endplatten liegen. In der lückenlosen Schnittserie, die diesen Abbildungen zugrunde liegt, habe ich versucht diese Muskelfasern in ihrem ganzen Verlauf von Schnitt zu Schnitt zu verfolgen; ich konnte aber keine motorische Nervenendigung von C_8 entdecken. Wir dürften also die bemerkenswerte Tatsache vor uns haben, daß eine und dieselbe Muskelfaser von C_7 und T_1 unter Auslassen von C_8 motorisch innerviert werden kann.

Angesichts dieser Erfahrung wird man sich ja nicht sehr wundern, wenn man auch Bilder findet, die Muskelfasern mit motorischer Innervation von drei verschiedenen, nacheinander folgenden

Segmentalnerven zeigen — d. h. Bilder in den fraglichen Präparaten, wo man auf ein und derselben Muskelfaser eine ganz intakte, eine in 96 Stunden und endlich eine in 168 Stunden degenerierte motorische Endplatte sieht. Ein solches Beispiel zeigt Abb. 3 auf der mittleren Muskelfaser. Bilder, die eine ähnliche trisegmentelle motorische Innervation einer einzelnen Muskelfaser zeigen, kommen jedoch in den fraglichen Präparaten recht spärlich vor.

In meinen Präparaten von diesen Segmentaluntersuchungen habe ich hier und da Bilder gesehen, die auf die vierte unter den oben aufgestellten Fragen — nämlich ob auch die sensiblen Nerven die einzelnen quergestreiften Muskelfasern plurisegmentell innervieren oder innervieren können — Antwort geben. Die Endverzweigungen der sensiblen Nerven in der quergestreiften Muskulatur sind besonders in den Muskelspindeln zu suchen. Betreffs des Baues einer Muskelspindel möchte

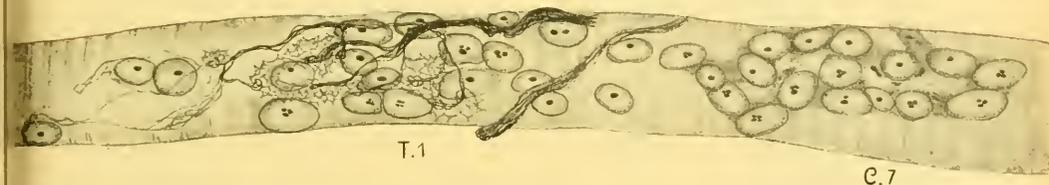


Abb. 5 (Repr. $\frac{2}{3}$). Die Muskelfaser ist vom 7. Cervikalnerv (in 96 Stunden degeneriert) und vom 1. (intakten) Thorakalnerv bisegmentell innerviert.

ich auf die gewöhnlichen histologischen Handbücher und auf die Spezialabhandlungen, unter anderen von BOEKE¹⁾ und CILIMBARIS²⁾, hinweisen. Ich möchte nur betonen, daß schon 1888 die spinalen Nerven der Muskelspindeln von KERSCHNER und CAJAL beschrieben wurden. Bereits damals glaubte CAJAL, daß es sich hier um eine sensible (dans le fascicule de KÜHNE) und um eine motorische (plaque motrice) Nervenendigung handelte. Diese Angaben sind nachher von mehreren Forschern bestätigt worden. Von diesen beiden Nerventypen endigen die sensiblen auf den Muskelfasern im Zentrum der Spindel, während die motorischen Nerven ihre Endigung mehr oder weniger weit peripher auf den Fasern haben. Ich selbst habe im oben erwähnen, aber noch nicht erschienenen Berichte über „Sympathetic innervation of the muscles of the

1) BOEKE, J., Studien zur Nervenregeneration, I. Verhandl. d. Kon. Ak. v. Wetensch. te Amsterdam T. S. D. XVIII, Nr. 6; 1916. S. 91.

2) SILIMBARIS, P. A., Histologische Untersuchungen über die Muskelspindeln der Augenmuskeln. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 75, 1910.

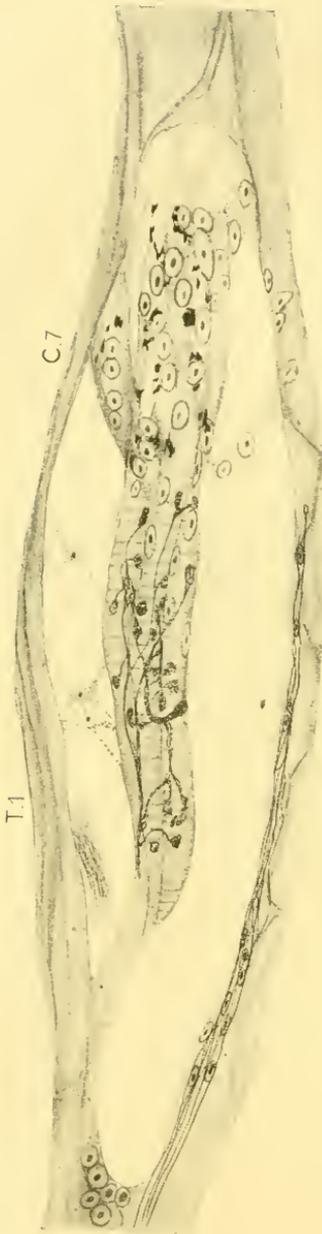


Abb. 6 (Repr. $\frac{1}{2}$). Die Muskelspindel ist vom 7. Cervikalnerv (in 96 Stunden degeneriert) und vom 1. (intakten) Thorakalnerv bisegmentell, sensibel innerviert.

In der Kapsel der Muskelspindel verlaufen und enden nichtmyelinisierte Nerven, die wahrscheinlich sympathischer Natur sind.

extremities“ gezeigt, daß die Muskelspindeln auch vom sympathischen Nervensystem innerviert werden oder werden können. Diese sympathischen Nerven in der Muskelspindel hatten auf den Muskelfasern sicher hypolemmal liegende Endigungen, die also wahrscheinlich — wenn man mit den centripetal und centrifugal leitenden Nerven des cerebro-spinalen Nervensystems, die eine epi- und hypolemmale Lage ihrer Nervenendigungen haben, analogisieren darf — von centrifugal leitender Natur sind. Außerdem kamen jedoch auch Bilder vor, die auf eine Endigung von sympathischen Nerven in der Kapsel der Muskelspindel deuteten, welche also wahrscheinlich centripetal leitend sind. Abb. 6 zeigt ähnliche, von mir als sympathisch erwiesene, in der Kapsel der Muskelspindel endigende Nerven. Es handelt sich aber hier in diesem Zusammenhang nicht um die sympathischen Nerven, sondern es war das Segmentalverhältnis der spinalen Nerven in der Muskelspindel, das wir etwas näher studieren sollten.

Betreffs der Degeneration der Nerven in den Muskelspindeln nach dem Durchschnitt vom Nervenstamm stimmen meine Erfahrungen an der Katze im großen und ganzen mit denen von TELLO¹⁾ bei Kanin-

1) TELLO, F., La regeneration dans les fuseaux de KÜHNE. Tr. d. lab. de rech. biolog. publ. par S. R. Cajal, p. 227, T. V, 1907.

chen gemachten überein. Er schreibt: „Après la section du nerf, les deux formes de terminaisons nerveuses de fascicule de WEIS-MANN dégénèrent en même temps, savoir, la terminaison du fascicule de KÜHNE et les plaques motrices de restent de la fibre: . . . Si l'est vrai que la morphologie de processus de dégénération des fuseaux de KÜHNE coïncide exactement avec la Dégénération des plaques motrices, par contre, il n'en est pas de même quant à sa rapidité. car dans les fuseaux, la dégénération commence et finit bien plus tôt. Dans les préparations, 18 heures après la section, où les plaques motrices se trouvent dans les premières phases de dégénération, on voit les fuseaux déjà arrivés à la troisième ou à la quatrième phase et nous voyons que les ponts qui réunissent encore les amas, commencent à se rompre: au bout de 36 heures, les plaques présentent encore une continuité de la matière plasmique, par contre, les fuseaux ne laissent voir que des amas très pâles et mal delimités.“

Mit diesen Erfahrungen über die Schnelligkeit der Degeneration von Nerven in Muskelspindeln als Basis schien es mir möglich zu sein, einige sehr interessante Bilder von sensiblen Nerven in Muskelspindeln richtig zu erklären. Die Bilder rühren von den Schnitten der silberimprägnierten *M. interosseus digiti II* von der Vorderextremität einer Katze her, bei welcher der 7. Cervikalnerv in 58 Stunden und der 8. Cervikalnerv in 144 Stunden Degeneration erlitten hatten. (Die Nerven waren peripher, aber in der unmittelbaren Nähe von den Foramina intervertebralia abgeschnitten worden.) Die Operationen und der Verlauf der Nervenwurzeln wurden auch in diesem Falle nach dem Töten des Tieres kontrolliert. Der 2. Thorakalnerv sendete keinen Zweig zum Plexus brachialis ab. *M. interosseus digiti II* ist untersucht, und er zeigt außer den Muskelspindeln mit intakten Nerven auch solche, wo die Nerven ganz degeneriert sind, und solche, wo ungefähr nur die eine Hälfte der sensiblen Nerven degeneriert und die andere Hälfte intakt ist.

Unter diesen letzteren Muskelspindeln gibt es zwei Typen, nämlich solche, wo die Degeneration in dem degenerierten Teil der sensiblen Nerven sehr weit fortgeschritten ist — der degenerierte Nerv, seiner Degeneration nach zu urteilen, ist C_8 —, und andere mit bedeutend weniger weit fortgeschrittener Degeneration, die mit der in C_7 übereinstimmt. Die intakten Nerven in der Muskelspindel gehören zum T_1 . Die Abb. 6 ist nach einem Bilde von diesem letzteren Typ der Muskelspindeln gezeichnet. Das Bild zeigt einen

Tangentialschnitt, wo nur die zentral gelegenen Teile von einigen Muskelfasern getroffen sind. Wie aus Abb. 6 erhellt, haben die Muskelfasern sowohl intakte als auch degenerierte Nervenfasern, welche beide mit der größten Wahrscheinlichkeit sensibler Natur sind. Die Endorgane der motorischen Nerven liegen nicht so nahe der Mitte der Muskelspindel wie diese, außerdem haben die motorischen Endorgane eine ganz andere neurofibrilläre Struktur und auch nicht so große Ausbreitung auf den Muskelfasern der Spindel wie die degenerierten Nerven in dem Präparate, das der Abb. 6 zugrunde liegt. Aus den oben angeführten Gründen halte ich also das Präparat, das der Abb. 6 zugrunde liegt, als völlig beweisend dafür, daß eine Muskelspindel von spinalen Nerven epilemmal (sensibel) bisegmentell innerviert werden kann, auch von Nerven, die nicht unmittelbar nacheinander folgen — in diesem Falle von C_7 und T_1 . Die Gruppe der Muskelspindeln, die teils intakte und teils weit degenerierte sensible Nerven haben, ist dagegen von C_8 und T_1 innerviert. Wir haben also die bemerkenswerte Tatsache vor uns, daß es nicht nur Muskelspindeln gibt, die von zwei unmittelbar nacheinander folgenden, sondern auch solche, die von zwei nicht unmittelbar nacheinander folgenden Segmentalnerven epilemmal innerviert werden können. Diese Beobachtungen stimmen also mit den Verhältnissen betreffs der plurisegmentellen Innervation der einz. q. M. überein. Ich habe jedoch bis dato kein Beispiel einer trisegmentellen Innervation einer Muskelspindel gesehen, was natürlich das Vorkommen einer solchen nicht ausschließt.

Betreffs der fünften von den oben aufgestellten Fragen, nämlich ob man, morphologisch gesehen, eine Verschiedenheit in der Frequenz der plurisegmentell innervierten einz. q. M., z. B. in den Beuge- und Streckmuskeln des Vorderarms, merken kann, möchte ich hervorheben, daß ich gemeint habe und meine, daß man eine solche bemerken kann. In lückenlosen Schnittserien von mit Ag. imprägnierten Streckmuskeln, die dorsal am Antebrachium einer Katze lagen, die Gegenstand einer der oben erwähnten Operationen (Neurektomie) gewesen ist, habe ich eine unbedingt kleinere Zahl von plurisegmentell innervierten einz. q. M. gefunden als in den Antebrachialbeugemuskeln desselben Tieres. Es liegt ja in der Natur der Sache, daß diese Untersuchungsmethode ungenügend und ungeeignet ist, die quantitativen Verhältnisse dieser Doppelinnervation sicher klarlegen zu können. Die morphologische Methode muß für diesen Zweck mit

sorgfältig ausgeführten experimentellen Untersuchungen kombiniert werden — beispielsweise mit sorgfältig ausgeführten Messungen der Kontraktionskraft eines Muskels bei der Maximalreizung von den zuführenden Segmentalnerven, teils jeder Nerv für sich und teils auf verschiedene Weise kombiniert.

Die Untersuchungen werden fortgesetzt.

Stockholm, im Dezember 1918.

Nachdruck verboten.

Der Bürzeldocht.

VON SIEGMUND SCHUMACHER in Innsbruck.

Mit 10 Abbildungen.

Bekanntlich besitzen die Vögel mit Ausnahme der Bürzeldrüse (Glandula uropygii) und gelegentlich vorkommender Talgdrüsen im äußeren Gehörgange keine Hautdrüsen. Die Bürzeldrüse ist als ein Komplex modifizierter Talgdrüsen aufzufassen. Die wohl allgemein gültige Ansicht über ihre Funktion drückt ZUR STRASSEN¹⁾ mit folgenden Worten aus: „Das Sekret der Bürzeldrüse stellt eine Art Schmiere dar, die viel Fett enthält. Der Vogel drückt die Masse mit dem Schnabel heraus und salbt mit ihr seine Kontur- und insbesondere die Schwungfedern zum Schutze gegen Wasser und feuchte Luft.“ Während also bei den Säugetieren die Talgdrüsen in innigem Anschlusse an die Haare über die ganze Körperoberfläche verteilt sind und automatisch das Sekret derselben an die einzelnen Haare zu deren Einfettung gelangt, ist der Vogel angewiesen, die Federschmiere mit dem Schnabel der Bürzeldrüse zu entnehmen und auf die einzelnen Federn zu verteilen. Dieser landläufigen Auffassung über die Bedeutung der Bürzeldrüse tritt PARIS²⁾ entgegen, der namentlich auf Grund von experimentellen Untersuchungen (Entfernung der Bürzeldrüse, Unterbindung ihrer Ausführungsgänge) zur Ansicht gelangt, daß dem Sekret der Bürzeldrüse für die Einfettung und Reinigung des Gefieders keinerlei Bedeutung zukommt, sondern daß die Glandula uropygii ausschließlich als Duftorgan aufzufassen und den Duftdrüsen

1) BREHMS Tierleben, 4. Aufl., 1911.

2) Recherches sur la glande uropygienne des Oiseaux. Archives de Zoolog. expériment. et génér. 1913—14, T. 53.

der Säugetiere und Reptilien an die Seite zu stellen ist. Auch funktionell würde ihr dieselbe Bedeutung zukommen wie den Duftdrüsen der übrigen Amnioten, nämlich Anlockung des anderen Geschlechtes durch Erzeugung von Riechstoffen namentlich zur Zeit der geschlechtlichen Tätigkeit.

Daß die Bürzeldrüse bei gewissen Vogelarten ein stark riechendes Sekret liefert, ist allgemein bekannt. Um den Wildenten den tranigen Geschmack zu nehmen, entfernt ja auch die Köchin mit Erfolg vor der Zubereitung die Bürzeldrüse. Daß aber die ausschließliche Funktion dieser Drüse darin besteht, Riechstoffe zu erzeugen,

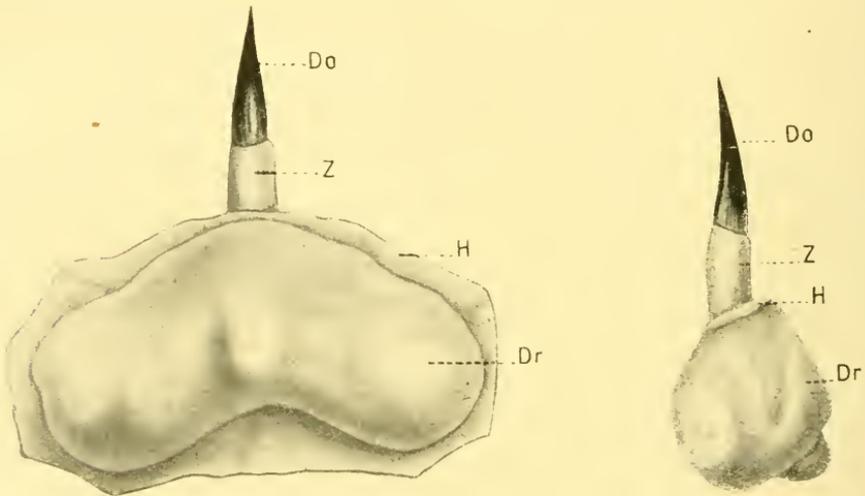


Abb. 1 a.

Abb. 1 b.

Abb. 1. Bürzeldrüse vom Auerhahn: a) von der ventralen Seite her freipräpariert, b) in Seitenansicht. *Dr* Bürzeldrüse, *Z* Bürzelzitze, *Do* Bürzeldocht, *H* äußere Haut. Vergr. zweifach.

scheint jedem wenig wahrscheinlich, der einem Vogel beim Reinigen des Gefieders zugehen hat. Immer wieder greift der Vogel während dieser Arbeit mit seinem Schnabel in die Gegend der Bürzeldrüse, um nachher die größeren Federn, namentlich die Schwungfedern, mit dem Schnabel zu bearbeiten, so daß wohl kaum ein Zweifel darüber bestehen kann, daß der Vogel Drüsensekret auf die einzelnen Federn verteilt. Eine andere Frage ist die, wie der Vogel das Sekret der Bürzeldrüse entnimmt. Daß dies durch Ausquetschen der Drüse mit dem Schnabel erfolgt, dürfte sicher nicht für alle Arten zutreffen. Wenn auch hierüber genauere Beobachtungen nicht vorzuliegen scheinen,

so macht es schon der verschiedene Bau der Bürzeldrüse bei den einzelnen Arten wahrscheinlich, daß bei der Entnahme des Sekretes in verschiedener Weise vorgegangen werden muß.

Betrachtet man die Bürzeldrüse eines Hühnervogels, z. B. die mir gerade vorliegende Drüse des Auerhahnes (*Tetrao urogallus* LINN.), so sieht man, wie sich von der dorsalen Fläche des etwa nierenförmigen Drüsenkörpers ein zylindrischer Fortsatz — eine Art Zitze — erhebt, die gegen die Steißbeinspitze gerichtet erscheint (Abb. 1 a und 1 b). Die die Zitze bekleidende Haut entbehrt im allgemeinen der Federn und nur an ihrem frei vorragenden Ende findet sich ein Büschel von Federchen, das nach Art eines zugespitzten Pinsels gewissermaßen eine Verlängerung der Zitze darstellt. Für diese in die Spitze der Zitze eingepflanzten Federchen, die zwar von allen Untersuchern, welche sich mit der Morphologie der Bürzeldrüse beschäftigt haben, gesehen wurden, denen aber keine besondere Bedeutung beigelegt wurde, will ich die Bezeichnung „Bürzeldocht“ gebrauchen. Letzterer erscheint beim frisch erlegten Auerhahn mit dem Sekret der Bürzeldrüse innig durchtränkt, so daß man aus ihm einen ziemlich großen öligen, geruchlosen Tropfen austreichen kann. Dasselbe ist beim Birkhahn (*Lyrurus tetrix* LINN.) und wahrscheinlich bei allen anderen Vögeln mit Bürzeldocht der Fall.

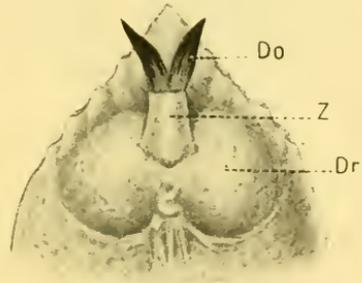


Abb. 2. Bürzeldrüse vom Wiedehopf.
Dr Bürzeldrüse, Z Bürzelzitze,
Do Bürzeldocht. Vergr. vierfach.

Ein Bürzeldocht findet sich nicht nur bei den Hühnervögeln, sondern, wie aus den ausgedehnten Untersuchungen von PARIS, die sich auf über 350 Arten erstrecken, hervorgeht, bei der Mehrzahl der Vogelfamilien in bald stärkerer, bald schwächerer Ausbildung. Beim Wiedehopf (*Upupa epops* LINN.) fand ich einen geteilten Docht, indem sich hier die Federchen zu zwei Pinseln gruppieren (Abb. 2). In Jägerkreisen ist der Bürzeldocht der Schnepfe (*Scolopax rusticola* LINN.) unter der Bezeichnung „Schnepfenbart“ bekannt. Tatsächlich besitzt dieses Büschel von Federchen (wenn es nicht von Sekret durchtränkt erscheint) eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Miniatur-Gemsbart, indem es, makroskopisch betrachtet, wie aus einem dichten Büschel von dunklen, an der Spitze heller werdenden Haaren zusammen-

gesetzt erscheint. Zerlegt man den Schnepfenbart in seine einzelnen Bestandteile, so sieht man, daß er von einer verhältnismäßig kleinen Zahl (nach PARIS von einem Dutzend) ganz eigentümlicher Federchen — die man am ehesten den Borsten- oder Fadenfedern an die Seite stellen kann — gebildet wird. Jedes einzelne dieser Federchen besteht aus einem ziemlich starken Kiel, der gleich bei seinem Austritt

aus der Haut in eine große Anzahl von einzelnen Ästen (ich zählte deren 53 an einer Feder) zerfällt. Die Äste sind allseits mit kurzen Strahlen dicht besetzt (Abb. 3).

Soweit meine Erfahrung reicht und soweit sich dies auch aus den Abbildungen und Beschreibungen von PARIS entnehmen läßt, scheinen die Bürzeldochtfedern mit ganz vereinzelt Ausnahmen nach dem geschilderten Typus gebaut zu sein. Die Federchen stehen nach PARIS fast ausnahmslos in ringförmiger Anordnung um jeden der gewöhnlich in der Zweizahl vorhandenen Ausführungsgänge, welche sich an der Spitze



Abb. 3. Photographische Aufnahme einer Bürzeldochtfeder der Schnepfe. Vergr. achtfach.

der Zitze öffnen, so daß das aus der Zitze austretende Sekret unmittelbar an die Äste der Federchen gelangt und von diesen aufgesaugt werden kann. Gerade darin, daß die Federchen das ausgestoßene Sekret aufsaugen und ansammeln, also nach Art eines Dochtes wirken, scheint mir die Bedeutung derselben zu liegen. Der Vogel ist, für den Fall, als er einen Bürzeldocht besitzt, nicht darauf angewiesen, die Drüse selbst mit seinem Schnabel auszuquetschen, sondern er kann durch einfaches Ausstreichen des Dochtes mit dem Schnabel

das in ihm angesammelte Sekret gewinnen. Ja, in den meisten Fällen, wenn nämlich die Bürzeldrüse nur eine verhältnismäßig schwache Vorwölbung der Haut bedingt, dürfte dem Vogel ein Erfassen der ganz versteckt im Gefieder liegenden Drüse mit dem Schnabel kaum möglich sein, während in allen Fällen der der Zitze endständig aufgesetzte und frei vorragende Docht leicht zugänglich erscheint.

Wie aus den Untersuchungen von PARIS hervorgeht, besitzt die Mehrzahl der Vögel mit Bürzeldocht gleichzeitig auch glatte Muskulatur in der Zitze. Nach PARIS kann man zwei Systeme von zirkulär um die Ausführungsgänge angeordneter glatter Muskulatur in der Zitze unterscheiden: ein Zitzensystem und ein Zitzenhofsystem, von denen das erstere im distalen Teil der Zitze, das letztere an deren Basis gelegen ist. Beide Systeme bilden Sphinkteren für die Ausführungsgänge und sind durch spärliche längsverlaufende Muskelbündel miteinander verbunden.

VOR PARIS hat schon LUNGHETTI¹⁾ beim Huhn diese beiden Muskelsysteme unterschieden. Nach LUNGHETTI besteht das Zitzensystem aus Bündeln, die beide Ausführungsgänge gemeinsam umkreisen, und nach innen von diesem Muskelring gelegenen Bündeln, die jedem einzelnen Ausführungsgang eigen sind. Zwischen diesen Muskelschichten finden sich einige längsgerichtete Bündelchen. Das Zitzenhofsystem liegt an der Basis der Zitze schon im Bereiche der Drüsenhöhlung (des Sammelbeckens) und auch hier bilden die Muskelfasern einen äußeren, beide Drüsenlappen

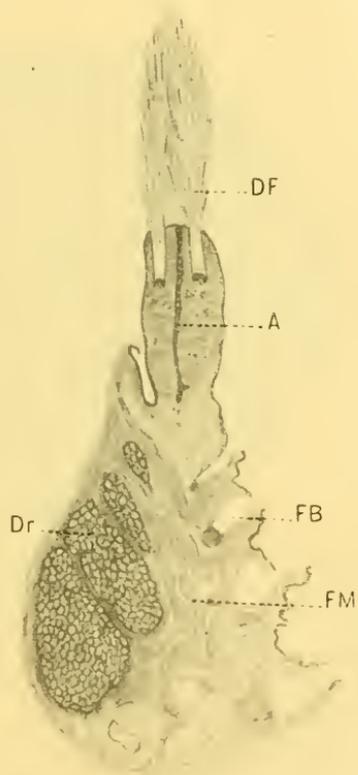


Abb. 4. Sagittalschnitt durch die Bürzeldrüse vom Auerhahn. *Dr* Drüsen- und Drüsenepithelgewebe, *A* Ausführungsgang, *DF* Dochtfedern, *FB* Federbälge, aus denen die Federn entfernt wurden, *FM* Federmuskulatur. Vergr. vierfach.

1) Konformation, Struktur und Entwicklung der Bürzeldrüse bei verschiedenen Vogelarten. Arch. f. mikr. Anat. 1907, Bd. 69.

gemeinsam umfassenden und einen inneren, jeden einzelnen Lappen umziehenden Ring. Nach LUNGHETTI wäre das Zitzensystem als ein Sphinkter, das Zitzenhofsystern als ein Detrusor aufzufassen.

Diese Angaben bezüglich des Verhaltens der Muskulatur in der Zitze kann ich für den Auerhahn und Birkhahn im wesentlichen bestätigen. Auch hier finde ich (Abb. 6 und 7) reichliche zirkuläre Muskelbündel in der Zitze (Zitzensystem), die nur das basale Drittel derselben freilassen. Ein Teil dieser Muskelbündel liegt oberflächlich, beide Ausführungsgänge gemeinsam beherrschend, ein größerer Teil

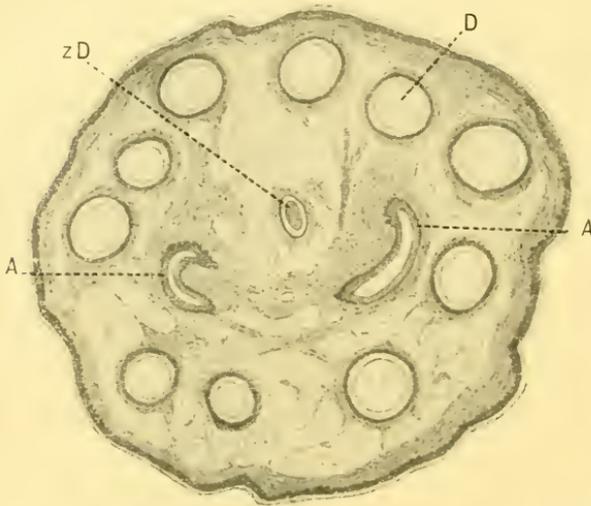


Abb. 5. Querschnitt durch den apikalen Teil der Bürzelzitze des Birkhahns. A Ausführungsgänge, D Dochtfeder, zD zentrale Dochtfeder. Vergr. 30 fach.

mehr in der Tiefe um jeden einzelnen Ausführungsganggeordnet. Ziemlich mächtige längsverlaufende Bündel ziehen zu jeder Papille der Dochtfederchen. Von einem selbständigen Zitzenhofsystern sehe ich bei den genannten Vogelarten nichts; wohl aber strahlen in die Scheidewand zwischen den beiden Drüsenlappen starke Bündel glatter Muskulatur ein, die im

wesentlichen als Federmuskulatur aufzufassen sind und zu den Federhölgen der Steißgegend in Beziehung stehen (Abb. 4 u. Schema Abb. 7). Über die Stellung der Dochtfedern zu den Ausführungsgängen und die Anordnung der Muskulatur geben Querschnitte durch die Zitze den besten Überblick. An dem in Abb. 5 wiedergegebenen Querschnitt durch den apikalen Teil der Bürzelzitze des Birkhahnes sieht man elf Dochtfederchen, von denen zehn ziemlich gleichmäßig verteilt im ganzen Umkreise der Zitze stecken, während eines in der Mitte zwischen den beiden Ausführungsgängen eingepflanzt ist. Dieses zentrale Dochtfederchen reicht weniger tief in die Zitze hinein, so daß am abgebildeten Schnitt nur mehr dessen Papille getroffen erscheint.

Die Zitze enthält reichliches Fettgewebe. hingegen im apikalen Teile nur vereinzelte Bündel glatter Muskulatur.

An dem in Abb. 6 gezeichneten Querschnitt, der etwa durch die Mitte der Zitze geht, sind die Kiele der Dochtfedern nicht mehr getroffen, hingegen sieht man hier in großer Menge Muskelbündel, die, teils quer zur Zitzenachse gelagert, die Ausführungsgänge umkreisen sich vielfach überkreuzen im allgemeinen aber ziemlich unregelmäßig gelagert erscheinen. Daneben finden sich ziemlich reichlich Gruppen von längsverlaufenden Bündeln, welche hauptsächlich zu den Papillen

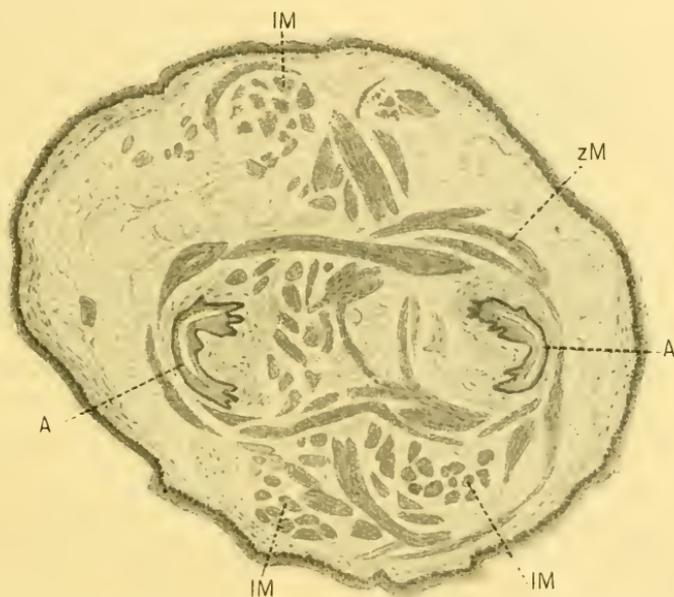


Abb. 6. Querschnitt durch die Mitte der Bürzelzitze des Birkhahns. A Ausführungsgänge, IM Längsmuskelbündel, zM zirkuläre Muskelbündel. Vergr. 30 fach.

der Dochtfedern in Beziehung stehen. An Durchschnitten durch den basalen Abschnitt der Zitze nimmt die Muskulatur immer mehr und mehr ab, um schließlich ganz zu verschwinden. Auch beim Birkhahn konnte ich von einem gesonderten „Zitzenhofsystem“ nichts finden.

Daß die zirkulär um die Ausführungsgänge angeordnete Muskulatur für die Weiterbeförderung des Sekretes von Bedeutung ist, scheint kaum zweifelhaft; durch ihre Kontraktionen kann das Sekret in den Ausführungsgängen vorgeschoben werden, bis es an die Mündungsstelle gelangt, wo es von den Ästen der im Kreise um die Mündung gestellten Federchen aufgesaugt und angesammelt wird. Kontrahieren

sich gleichzeitig die zu den Dochtfederchen ziehenden Längsmuskelbündel, so werden die Federchen gegen die Zitze eingezogen und können so noch leichter mit dem austretenden Sekretropfen in Berührung treten. Daß zwischen Zitzenmuskulatur und Docht ein gewisser Zusammenhang besteht, geht schon daraus hervor, daß — wie dies aus den Beschreibungen von PARIS zu entnehmen ist — in allen

jenen Fällen, wo die Zitze Muskelgewebe führt, auch ein Bürzeldocht vorhanden ist.

Nun gibt es allerdings zahlreiche Vogelarten, deren Bürzelzitze nach einem anderen Typus gebaut erscheint. Es würde zu weit führen, auf die sehr verschiedenen Formen der Zitze im einzelnen einzugehen; es fehlt mir hierzu auch das Material. In der eingehenden Arbeit von PARIS finden sich diesbezügliche nähere Angaben und, gestützt auf diese, sollen hier nur die Haupttypen herausgegriffen werden.

PARIS unterscheidet bezüglich der Struktur der Zitze zwei Typen: einen kompakten und einen zarten Typus. Beim kompakten Typus (Schema Auerhahn, Abb. 7) sind die Ausführungsgänge verhältnismäßig eng und nehmen nur einen kleinen Teil des Zitzenquerschnittes ein. Zwischen den zwei Ausführungsgängen einerseits und zwischen diesen und der äußeren Haut findet sich in beträchtlicher Menge Binde- und Fettgewebe

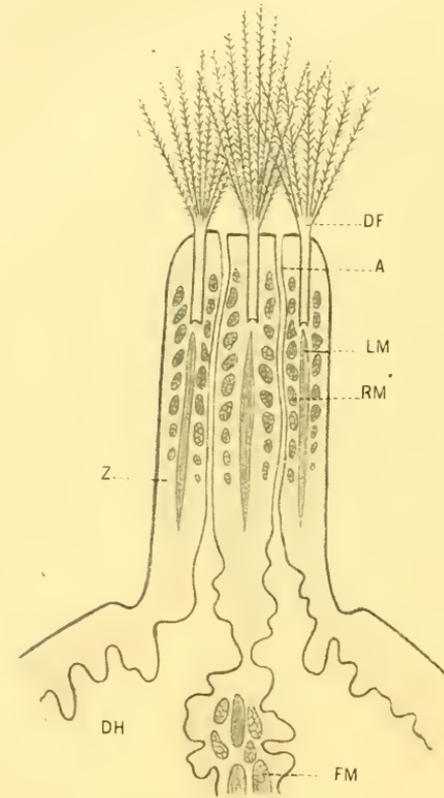


Abb. 7. Schema der Bürzelzitze vom Auerhahn im Frontaldurchschnitt. *Z* Zitze, *DH* Drüsenhohlräum, *A* Ausführungsgänge, *DF* Dochtfederchen, *LM* Längsmuskulatur, *RM* Ringmuskulatur, *FM* Federmuskulatur, welche in die Scheidewand zwischen den beiden Drüsenlappen ausstrahlt.

und meistens auch die schon erwähnte Muskulatur. Die Mehrzahl der dichten Zitzen trägt einen Docht.

Beim zarten Typus (Schema *Apus*, Abb. 8) sind die Ausführungsgänge sehr weit, so daß sie nahezu den ganzen Querschnitt der Zitze einnehmen und außer dem zur Wandung der Ausführungsgänge gehörigen Bindegewebe und dem Korium überhaupt kein anderes Gewebe in der Zitze vorkommt. Stets fehlt hier demnach auch die glatte Muskulatur. Ein Bürzeldocht kann auch hier vorkommen, ist aber viel seltener als beim dichten Typus. Gewöhnlich ist in den Bürzeldrüsen mit zarter Zitze in jeder Hälfte ein Sammelbecken vorhanden, das ohne scharfe Grenze in den weiten Ausführungsgang übergeht.

Auch der Zitzenform nach lassen sich verschiedene Typen unterscheiden. Es gibt nahezu rein zylindrische Formen, die gewöhnlich dem dichten Typus angehören und meist scharf vom Drüsenkörper abgesetzt erscheinen (Schema Auer-

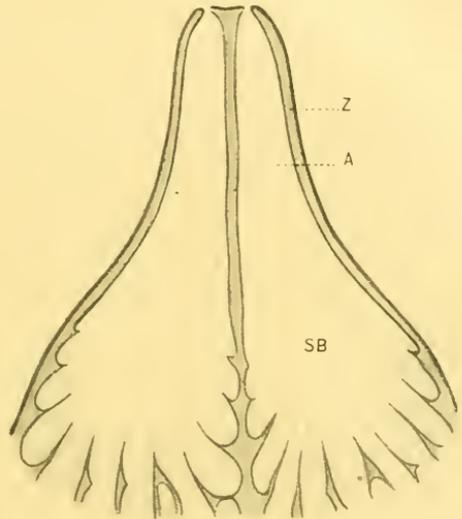


Abb. 8.

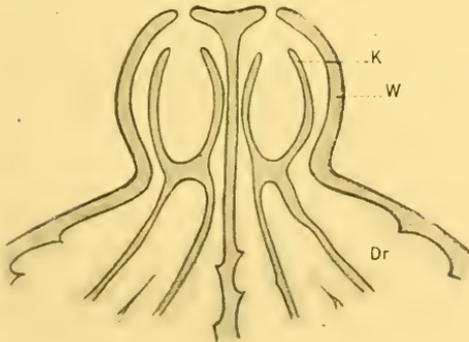


Abb. 9.

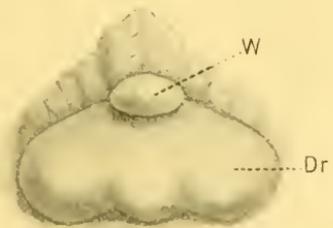


Abb. 10.

Abb. 8. Schema der Bürzelzitze von *Apus apus* im Frontaldurchschnitt (mit Verwendung einer Abbildung von PARIS) Z Zitze, A Ausführungsgang, SB Sammelbecken der Bürzeldrüse.

Abb. 9. Schema der Bürzelwarze von *Cinclus aquaticus* im Frontaldurchschnitt (mit Verwendung einer Abbildung von PARIS). W Warze, Dr Bürzeldrüse, K Klappenapparat in der Warze.

Abb. 10. Bürzeldrüse der Amsel, von der dorsalen Seite her freigelegt. W Bürzelwarze, Dr Bürzeldrüse. Vergr. dreifach.

hahn, Abb. 7), und konische Formen (Schema *Apus*, Abb. 8), die sich gewöhnlich nicht deutlich vom Drüsenkörper abgrenzen lassen, sondern eine mehr kontinuierliche Fortsetzung desselben bilden. Die Mehrzahl der konischen Zitzen gehört dem zarten Typus an und besitzt keinen Docht. Schließlich kommen Zitzen vor (bei den *Passeriformes*), für die besser die Bezeichnung „Warzen“ paßt (Abb. 10 u. Schema *Cinclus*, Abb. 9), die durch eine Einschnürung an ihrer Basis scharf vom Drüsenkörper abgesetzt erscheinen und eine mehr oder weniger abgerundete Form besitzen. Diese Bürzelwarzen sind nach dem zarten Typus gebaut, besitzen keine Muskulatur und keinen Docht. Im Inneren der Warze befindet sich in jeder der beiden Abteilungen eine Art Klappenapparat, der ein Rückfließen des Sekretes von der Warze in den Drüsenkörper hinein verhindert. Dieser Klappenapparat wurde beim Sperling schon von LUNGHETTI beschrieben.

Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß entsprechend dem verschiedenen Bau der Bürzelzitze auch der Vorgang bei der Entnahme des Sekretes ein verschiedener sein wird. Während es höchstwahrscheinlich ist, daß beim Vorhandensein eines Bürzeldochtes das in diesem sich ansammelnde Sekret einfach mit dem Schnabel angestreift wird, so dürfte bei einer konischen Zitze mit weiten Ausführungsgängen, die die unmittelbare Fortsetzung des Sammelbeckens bilden, und ebenso bei einer Bürzelwarze ein Druck mit dem Schnabel auf Zitze oder Warze genügen, um einen Sekretropfen herauszubefördern. Dabei kommt sicher den in den Warzen vorhandenen Klappenbildungen eine mechanische Bedeutung zu. Wird die Warze mit dem Schnabel gequetscht, so legen sich die Klappen an die Warzenwandung an und es bleibt dem im Warzenhohlraum angesammelten Sekret nur der Weg durch die beiden Mündungen nach außen offen. Bei einer Zitze hingegen, die nur ganz enge Ausführungsgänge enthält, wie dies z. B. beim Auerhahn der Fall ist, würde der Vogel durch Quetschen der Zitze niemals in der Lage sein, eine halbwegs beträchtliche Menge von Sekret herauszubefördern, da in den Ausführungsgängen selbst sich höchstens ganz geringe Sekretmassen ansammeln können: es müßte denn sein, daß der Vogel förmlich melkende Bewegungen an der Zitze mit dem Schnabel ausführt, was wohl sicher nicht der Fall ist. Hier erfolgt die Ausstoßung automatisch, wobei der gewöhnlich vorhandenen, die Ausführungsgänge beherrschenden Muskulatur sicher eine Bedeutung zukommt; das ausgestoßene Sekret wird vom Bürzeldocht aufgesaugt und angesammelt, von wo aus es jederzeit mittels des Schnabels seiner Verwendung zugeführt werden kann.

Jedenfalls wäre es wünschenswert, wenn an verschiedenen lebenden Vogelarten eingehendere Beobachtungen als bisher über die Art der Entnahme des Sekretes aus der Bürzeldrüse angestellt würden.

Innsbruck, den 23. Juni 1919.

Nachdruck verboten.

Die Fixierung eines Blutpräparates während der amöboiden Bewegung von Leukocyten und Thrombocyten.

Von Dr. M. A. VAN HERWERDEN.

Mit einer Abbildung.

(Aus dem Physiologischen Laboratorium in Utrecht.)

Im fixierten Ausstrichpräparate des menschlichen Blutes haben die Leukocyten und die Thrombocyten ihren natürlichen Formwechsel eingeübt. Von der amöboiden Beweglichkeit läßt sich nichts mehr bemerken. Ich habe deshalb eine einfache Methode gesucht, die letztere im fixierten Präparate festzulegen, was natürlich bloß bei sehr schneller Fixierung bei Körpertemperatur möglich ist, währenddessen die Zellen sich in einem Medium befinden, welches der normalen Beweglichkeit nicht im Wege steht. Die Methode, welche ein vortreffliches Resultat gibt, ist die folgende:

In den Brutofen von 38° wird ein Uhrglas gelegt, von einem zweiten bedeckt, an dessen Innenseite sich ein mit Wasser befeuchtetes Filtrierpapier befindet. Inzwischen bringt man auf ein gut gereinigtes Deckglas einen Tropfen auf Körpertemperatur erwärmte DEETJEN'sche Lösung¹⁾, in welchen man einen sehr kleinen Blutropfen aus dem Finger fließen läßt. Es wird das Deckglas in die feuchte Kammer im Ofen gestellt und nach ungefähr 15 Minuten oder längerer Zeit die Uhrglasdecke schnell von einer anderen ersetzt, an deren Innenseite sich mit 40proz. Formaldehydlösung befeuchtetes Filtrierpapier befindet. Auf diese Weise werden die Leukocyten und Thrombocyten, welche in der feuchten Kammer ihre amöboide Bewegung fortgesetzt haben, sehr schnell bei Körpertemperatur fixiert. Man nimmt nach ungefähr einer halben Stunde das Deckgläschen aus dem Ofen,

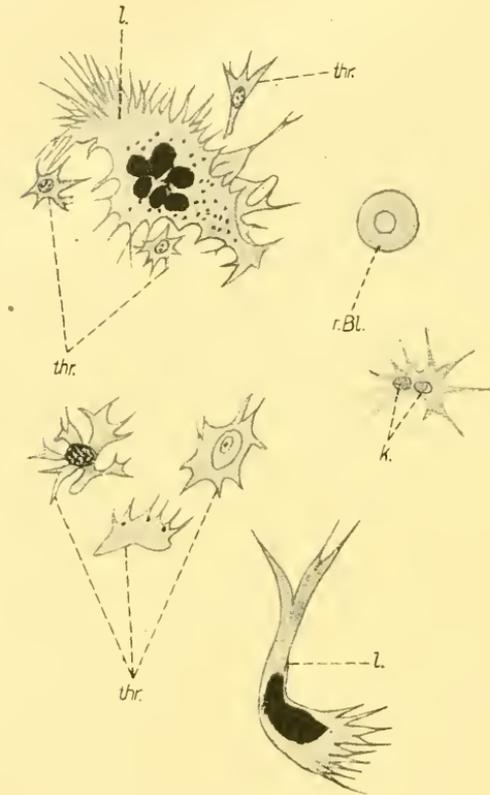
1) 0,75 proz. Natriumchlorid, 0,5 proz. Manganosulfat, 0,01 proz. Natriumbicarbonat.

läßt die mit Blut gemischte Flüssigkeit vorsichtig abfließen, so daß genügend rote Blutkörperchen, Leukocyten und Thrombocyten am Deckglas haften bleiben. Das Präparat läßt sich jetzt weiterfärben (am besten im feuchten Zustande) und einschließen.

Man erhält auf diese Weise sehr schön fixierte Präparate; sowohl was die weißen als die roten Blutkörperchen und die Thrombocyten

betrifft. Für die letzteren ist besonders die DEETJEN'sche Lösung vorzuziehen; auch mit der RINGER'schen Lösung kann man jedoch oft gute Bilder erhalten. Die feinsten amöboiden Ausläufer sowohl der multinukleären als der uninukleären Leukocyten werden im Präparat festgelegt. Die Lymphocyten haben öfters einen Strahlenkranz rings um den Kern: die anderen Leukocyten weisen die meist unregelmäßigen Formen auf. Auch läßt sich die Formveränderung der Kerne sehr schön demonstrieren, welche man im lebenden Präparate selten beobachten kann.

Vergleicht man die Größe amöboid beweglicher Leukocyten mit derjenigen ebenfalls gut fixierter roter Blutkörperchen, so ergibt sich, welch einen unvollständigen Eindruck man in den gebräuch-



Leukocyten und Thrombocyten im menschlichen Blut während der amöboiden Bewegung fixiert. *L.* Leukocyt; *thr.* Thrombocyt; *r.Bl.* rotes Blutkörperchen; *K.* Kerne. Vergrößerung $\times 1000$.

lichen Blutaussstrichpräparaten von dem Größenverhältnis dieser Körper bekommt, und dasselbe gilt für die Thrombocyten. Diese haben in dem nach der oben beschriebenen Methode hergestellten Präparate die meist verschiedene Größe und Gestalt. Man findet Thrombocyten, die ebenso groß, ja sogar bisweilen größer als rote Blutkörperchen sind; andere

sind wieder viel kleiner, tragen jedoch ebenfalls amöboide Ausläufer. Der Kern, nach der Methode ROMANOWSKY purpurrot gefärbt, bei 24 stündiger Färbung mit Hämalun dunkel- oder hellblau, ist am deutlichsten mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinfärbung. Es lassen sich mit der letzteren Methode alle Übergänge von kleinen pyknotischen bis blassen großen Kernen nachweisen. An einen Teil der Thrombocyten werden vom Kerne kleine basophile Körner abgegeben oder derselbe ist vollkommen in Körner auseinandergefallen. Unter den zahlreichen beobachteten Thrombocyten war nie eine Mitose zu entdecken; in einigen Präparaten habe ich dagegen im normalen Blute Kerneinschnürungen und Verdoppelung des Kernes gesehen. Es war im letzteren Falle, wie die Abbildung zeigt, auch der Zellkörper in die Breite gezogen, so daß vermutlich eine Zellteilung zu erwarten war.

An in dieser Weise fixierten Präparaten kann man unter anderem die Lage der Mitochondrien in den amöboid beweglichen Leukocyten beobachten, besonders wenn dieselben nach der Formoldampffixierung einige Tage in 3proz. Lösung von Kaliumbichromat gelassen und nachher mit der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode gefärbt werden (REGAUD). Bisweilen setzen sich die Mitochondrien und Chondriokonten bis in die Zellausläufer fort.

Die hier beschriebene Methode erfordert außer einer sorgfältigen Behandlung so wenig technische Übung, daß sie beim Unterricht sehr gut von den Studenten ausgeführt werden kann. Weiter kann es klinisches Interesse haben, die Leukocyten und Thrombocyten in den natürlichen Formen zu beobachten. Auch gestattet die Methode, den Einfluß von verschiedenen Substanzen (Giften usw.) auf die amöboide Bewegung im Bilde festzulegen. Es ergab sich z. B., daß isotonische Lösung von KCl oder CaCl_2 statt der DEETJEN'schen Lösung bei mehreren Leukocyten die amöboide Beweglichkeit fortdauern läßt (einstündige Einwirkung), und dasselbe gilt für $\frac{n}{10000}$ Phenylurethanlösung, während $\frac{n}{1000}$ desselben Narkotikums die Beweglichkeit innerhalb einer Stunde aufhebt. Es sind hier bloß einige Beispiele genannt.

Sehr geeignet ist weiter die Methode zum Studium der Radiumwirkung auf die Motilität der Leukocyten. Man bereitet dazu auf dem Deckgläschen, welches den Tropfen DEETJEN'scher Lösung und den Tropfen Blut enthalten wird, einen Paraffinring von ungefähr 2 mm Höhe als Stütze des Radiumpräparates. Ein in derselben Weise be-

reitetes Kontrollpräparat wird mit einem zweiten Deckgläschen statt der Radiumkapsel bedeckt. Die weitere Behandlung findet in der oben beschriebenen Weise statt. Mit einer mir zur Verfügung stehenden Radiumkapsel, welche 3 mg Radiumbromid hinter einem Micafenster enthält, wird sogar verschiedene Male nach achtstündiger Bestrahlung bei Körpertemperatur von manchen Leukocyten die amöboide Beweglichkeit noch beibehalten, bei einer Strahlungsintensität, welche innerhalb viel kürzerer Zeit die Eizellen von *Daphnia pulex* zugrunde richtet¹⁾.

Schließlich wird es vielleicht mit dieser Methode möglich sein, einen besseren Einblick in die morphologischen Veränderungen zu erhalten, welche die Thrombocyten bei der Blutgerinnung erfahren.

1) Verslagen koninklyke Akad. van Wetenschappen 27, 1918. *Genetica* 1, 1919, S. 305.

Personalia.

Würzburg. Dr. WALTER VOGT, bisher zweiter Prosektor an der Anatom. Anstalt in Marburg a. L., hat die bisher von Dr. VONWILLER innegehabte Prosektur an der Abteilung für Anthropotomie der Anatom. Anstalt übernommen.

Greifswald. Dr. DRAGENDORFF, bisher zweiter Prosektor an der Anatom. Anstalt in Bonn, ist zum Abteilungsvorsteher an der Anatom. Anstalt anstelle des nach Freiburg i. B. übergesiedelten Prof. v. MÖLLENDORFF ernannt worden.

Die Nachrichten über Personalveränderungen erscheinen leider oft sehr verspätet und lückenhaft im Anatomischen Anzeiger, da der Herausgeber in vielen Fällen nur auf zufällig aufgefundene Mitteilungen in der Tagespresse, die einer Nachprüfung unterzogen werden müssen, angewiesen ist. Dies ist um so bedauerlicher, als seit 1914 kein Mitgliederverzeichnis der Anat. Gesellschaft erschienen ist und sich seitdem zahlreiche Änderungen vollzogen haben. Es wird deshalb sehr gebeten, von allen neuen Stellenbesetzungen der Schriftleitung des Anat. Anz. möglichst bald Mitteilung machen zu wollen.

Der Herausgeber.

INHALT. Aufsätze. Erik Agduhr, Über die plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern. Mit 6 Abbildungen. S. 273—291. — Siegmund von Schumacher, Der Bürzeldocht. Mit 10 Abbildungen. S. 291—301. — A. van Herwerden, Die Fixierung eines Blutpräparates während der amöboiden Bewegung von Leukocyten und Thrombocyten. Mit einer Abbildung. S. 301—304. — **Personalia**, S. 304.

Abgeschlossen am 19. November 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. **H. von Eggeling** in Jena.

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 12. Januar 1920. ✻

No. 16.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Neue Grundlegungen zur Morphologie der Speicheldrüsen.

VON MARTIN HEIDENHAIN, Tübingen.

Mit 8 Abbildungen.

I. Einleitung.

In den letztvergangenen Jahren habe ich unter anderem eine größere Arbeit über die Speicheldrüsen des Menschen, insbesondere über die Submaxillaris und Sublingualis, zustande gebracht, welche den Zweck verfolgte, festzustellen, ob der Aufbau dieser Drüsen sich den Gesichtspunkten der synthetischen Morphologie (Teilkörpertheorie) unterordnen läßt. Bei dieser Gelegenheit habe ich, wie immer, wenn neue Gesichtspunkte zur Anwendung gebracht werden, eine Fülle neuer Erfahrungen sammeln können, und auf Grund derselben bin ich auch zu einer neuen Gesamtauffassung vom Bau dieser Drüsen gekommen, welche ich hier in kurzem darlegen will. Ich behandle dabei nur die Speicheldrüsen und die „amphitrope“ Reaktion des „serösen“ Drüsengewebes genauer, während ich die ausführliche Darstellung der Tatsachen, welche die Teilkörpertheorie betreffen, der späteren definitiven Veröffentlichung vorbehalte.

Bei der Natur meiner Untersuchung mußte ich mir die Frage vorlegen: Wie wachsen diese Drüsen und inwiefern entspricht der Bau

des fertigen Organs der Form des Wachstums? Im einzelnen: Auf welchem Wege vermehren sich die sezernierenden Endabschnitte oder Acini im Laufe der Entwicklung? Und ferner: Ist die Form ihrer Vermehrung noch bei der Drüse des Erwachsenen erkenntlich? Diese letztere Unterfrage ergab sich aus meinen früheren Untersuchungen an den Darmzotten, LIEBERKÜHN'schen Drüsen, Geschmacksknospen usw., weil sich nämlich herausgestellt hatte, daß gewöhnlicherweise die Formen der ausgehenden Entwicklung sich gewissermaßen als Hemmungsbildungen über die ganze Dauer des Lebens erhalten. Die Natur ist eben nicht zielstrebig; sie entwickelt die Organe und Teile, besonders die mikroskopischen Gebilde, nicht etwa jedesmal bis zu einem gewissen Punkte, an dem sie das Aussehen eines bestimmten Modells erreicht haben, um dann die Arbeit einzustellen; vielmehr schlafen Entwicklung und Wachstum allmählich ein, und wenn dann das fertige Organ untersucht wird, so findet man die späteren Stadien der Entwicklung in wechselnden Bildern erhalten.

Da nun das Wachstum der Drüsen nach einer alten Vorstellung auf Knospung und Sprossung der Zweigenden beruht, so mußten die endständigen Teile, nämlich die Acini und die Halbmonde, auf ihre morphologische bzw. entwicklungsphysiologische (embryodynamische) Bedeutung näher geprüft werden. Somit traten unter anderem auch die Halbmonde wiederum in den Vordergrund des Interesses. Über diese ist bekanntlich viel gestritten worden. R. HEIDENHAIN (1868), von der Ansicht ausgehend, daß die Schleimzellen während der Sekretion verbraucht werden, nahm an, daß in den Halbmonden die benötigten Ersatzzellen enthalten sind. HEBOLD (1879) und STÖHR (1884) erklärten die Halbmondzellen für sekretleere, kollabierte und von ihren prall gefüllten schleimbaltigen Nachbarn in der Richtung auf die Peripherie des Tubulus abgedrängte Zellen. In einer anderen Phase der Sekretion sollten dann diese kollabierten Zellen sich wiederum mit Sekret füllen, die vorher schleimbaltigen Zellen sich hingegen entleeren usw. — sog. Phasentheorie von STÖHR. Nach einer dritten Ansicht, welche durch VON EBNER (schon 1872) näher begründet wurde, handelt es sich in den Halbmonden um Gruppen seröser Drüsenzellen, welche somit von den Schleimzellen spezifisch verschieden sind und mit diesen nichts zu tun haben. Diese Ansicht wurde in einer späteren Zeit fast allgemein angenommen, nachdem nämlich mit Hilfe der GOLGI'schen und der EH-Methode nachgewiesen worden war, daß die Halbmonde ebenso wie die Acini der serösen Drüsen (Parotis, Pankreas,

Tränendrüse usw.) massenhafte Sekretkapillaren enthalten (CAJAL, RETZIUS, R. KRAUSE, GARNIER, E. MÜLLER usw.), und daß weiterhin die Drüsengranula hier wie dort in allen wesentlichen Merkmalen übereinstimmen. Jedoch die Diskussion über die Halbmonde ist auch heute noch immer nicht ganz zum Abschluß gekommen, denn ein vortrefflicher Autor, der Physiologe METZNER, hat neulich gezeigt, daß man nach einem gewissen Verfahren (Eisenalaun-Toluidinblau) an den albuminoiden Granula der Halbmonde eine Schleimreaktion erhalten kann, und so kommt METZNER auf die Ansicht STÖHRS zurück, daß die Halbmondzellen der Gruppe der Schleimzellen zuzurechnen sind und die unfertigen Präprodukte des Mucins enthalten. Freilich ist METZNER sehr vorsichtig, indem er seine Aussage zunächst auf das ihm vorliegende Untersuchungsobjekt, die Submaxillaris der Katze, beschränkt und von einer Verallgemeinerung seiner Schlußfolge einstweilen Abstand nimmt. Übrigens war schon vor ihm NOLL betreffs der Submaxillaris des Hundes zu der gleichen Ansicht gekommen.

Was mich betrifft, so habe ich zum Zwecke der hier referierten Untersuchungen sehr vielfach meine verbesserte MALLORY-Färbung benutzt [Azokarmin-Phosphorwolframsäure-Anilinblau¹⁾], und ich erhielt mit dieser gleichfalls eine Schleimreaktion bei den Granulis der Halbmondzellen in der Submaxillaris des Menschen. Aber die nämliche Schleimfärbung trat auch in den „serösen“ (!) Teilen der nämlichen Drüse auf, so daß, wie ich glaube, die METZNER'sche Schlußfolge noch nicht genügend begründet ist. So traf es sich, daß nicht nur die morphologische, sondern auch die physiologische Bedeutung der Halbmonde im Rahmen meiner Untersuchung von neuem geprüft werden mußte. Da nun, wie oben erwähnt, meine Arbeit in ihren zentralen Teilen dem Sprossungssystem der Drüsen gilt, Acini und Halbmonde aber gleicherweise an den Enden der Sprossen sitzen, so unternahm ich eine vergleichende Untersuchung des gesamten Drüsengeästes in den verschiedenen Teilen der Submaxillaris und Sublingualis und kam dabei zu dem Schluß, daß Acini und Halbmonde in entwicklungsphysiologischer Hinsicht identische Gebilde sind.

Ich bespreche nun zunächst die oben erwähnte Färbungsmethode, da sie sehr wesentlich zum Gelingen meiner Arbeit beigetragen hat und die gewöhnlich in den Schnitten auftretenden Farbenreaktionen dem Leser bekannt sein müssen.

¹⁾ Über die MALLORY'sche Bindegewebsfärbung usw. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie Bd. 32, 1915, S. 361—372.

II. Technik.

Ich erwähne hier zunächst, daß ich eine ungemein große Anzahl von Präparaten der Speicheldrüsen des Menschen und der Säuger aus verschiedenen Arbeitsperioden besitze, die zum Teil auch in Serien geschnitten sind. Aber den größten Vorteil haben mir aus altem menschlichen Material frisch hergestellte Serien gebracht, welche mit meiner verbesserten MALLORY-Färbung behandelt worden waren. Obwohl letztere schon anderenorts veröffentlicht worden ist, ist es doch unumgänglich, das Prinzip der Methode und ihre Erfolge hier noch einmal kurz zu besprechen. •

Ich färbe dünne Schnitte zunächst mit Azokarmin und differenziere mit einer sehr verdünnten Lösung von Anilin in 96-proz. Alkohol. Das Azokarmin ist ein saurer Farbstoff der Rosindulingruppe, von schönem Farbenton, leicht zu behandeln und dabei absolut echt¹⁾. Die Differenzierung leite ich derart, daß ich eine intensive Kernfärbung und daneben eine hellere Plasmafärbung erhalte, also etwa wie bei einer schönen Karminfärbung. Zur Entfernung des Anilins spüle ich ferner in essigsauerm Alkohol ab und übertrage die Schnitte dann in 5-proz. Phosphorwolframsäure, wo sie mehrere Stunden lang verbleiben. Ich bin nun der Meinung, daß durch die Verwendung des Azokarmins und besonders durch die protrahierte Einwirkung der PW-Säure der Charakter der MALLORY-Färbung in sehr vollkommener Weise verändert worden ist. Die Säure extrahiert nämlich die rote Farbe allmählich ganz und gar aus dem Bindegewebe (!) und macht dasselbe für die nachfolgende Anilinblaufärbung frei, während sie eigenartigerweise die Azokarminfärbung der Kerne und des Zellplasmas vollständig intakt läßt. Auf der anderen Seite wiederum werden durch die Säurewirkung die natürlichen Affinitäten der Kerne und des Zellplasmas zum Anilinblau fast vollständig aufgehoben (!); bringt man alsdann die rotgefärbten und mit PW-Säure eindringlich behandelten Schnitte in eine verdünnte MALLORY'sche Anilinblaulösung, so nehmen im Laufe einiger Stunden die bindegewebigen Substanzen (und die Schleimstoffe) den Farbstoff sehr schön auf, während die Zellen und deren Kerne die rein rote Farbe des Azokarmins beibehalten.

Ich habe mit dieser meiner Methode im Laufe der Jahre sehr viel gearbeitet und alle wichtigeren Teile des Körpers damit durchuntersucht,

1) MALLORY benutzte Fuchsin zur Vorfärbung; ich rate jedoch davon ab, da die Fuchsine sich auf die Dauer als unecht erwiesen haben.

kenne also die Färbungseffekte, welche die Methode hervorbringt, sehr gut. Danach kann ich sagen, daß wir in dieser Methode ein vorzügliches, allgemein anwendbares Hilfsmittel der Technik in der Hand haben und daß die auf diese Weise gewonnenen Präparate in dem gewöhnlichen — saueren — Kanadabalsam vollständig konstant sind. Man erhält eine äußerst scharfe Ausfärbung des Bindegewebes einschließlich der Basalmembranen, und aus diesem Grunde ist das Verfahren von besonderem Werte für die Untersuchung der Drüsen. Denn die tintenblau gefärbte Linie der Basalmembran gibt den durch das Messer tausendfach zerstückten Gliedern des Drüsenbäumchens sichere Umrißlinien, so daß völlig klare Bilder entstehen und alle Zusammenhänge, z. B. die Übergänge der Schaltstücke in die Acini, leicht auffindbar werden.

Die wichtigste Frage jedoch, welche an dieser Stelle beantwortet werden muß, ist die, ob und welche Stoffe innerhalb der Zelleiber die Blaufärbung annehmen. Da ich, wie gesagt, fast die gesamten Organe des Körpers, jeden wichtigeren Teil, mittels der neuen Methode durchuntersucht habe, so kann ich darauf in ganz bestimmter Weise antworten. Kern und Zellprotoplasma behalten immer den roten Ton des Azokarmins bei; nur dann, wenn übermäßig lange gefärbt wurde, wird der Farbenton, besonders der Zelleiber, etwas blaustichig. Eine eigentliche intensive Blaufärbung erleiden jedoch alle in den Zelleib eingelagerten Schleimstoffe sowie das Kolloid der Schilddrüse, letzteres jedoch nur in dem Falle, wenn es nicht zu stark eingedickt bzw. gelatiniert ist. In einem Schnitt durch die Darmschleimhaut werden mithin die sämtlichen Kelehe der Becherzellen schön blau gefärbt und in einem Schnitt durch die Schilddrüse treten bei gutem Verlauf der Reaktion (besonders nach ZENKER-Fixierung) die sämtlichen Kolloidzellen in blauem Farbenton hervor.

Wendet man die Methode auf die Speicheldrüsen an, so erhält man zunächst wiederum die Blaufärbung der eigentlichen Schleimstoffe, dazu aber, wie oben schon flüchtig erwähnt wurde, in der Submaxillaris eine Blaufärbung der Granula des „serösen“ Parenchyms und der Halbmonde. Da nun im übrigen mit vollkommener Sicherheit feststeht, daß innerhalb der Zelleiber sonst keinerlei spezifische Blaufärbung zustande kommt, außer wenn Schleimstoffe oder Kolloid¹⁾

¹⁾ Das Kolloid der Schilddrüse dürfte den Schleimstoffen nahe verwandt sein. Nach einer sehr ausführlichen Untersuchung über diesen Gegenstand darf ich annehmen, daß das Kolloid durchaus nicht jenes seit langem gesuchte besonders

vorhanden sind, so sind wir gezwungen anzunehmen, daß die blau färbbaren Granula in den Halbmonden und in dem serösen Anteil der Submaxillaris einen gewissen Anteil von Schleimstoffen enthalten, bezw. daß sie eine gewisse Doppelnatur besitzen, der zufolge sie zwischen den serösen Granula einerseits und den Schleimgranula andererseits mitten innestehend gedacht werden können. Zeigen also, wie in unserem Falle, die Drüsengranula ebenso die Farbenreaktionen des serösen Sekretmaterials wie die der Schleimstoffe, so spreche ich von einer „amphitropen“ Reaktion.

Demgemäß gibt es seröse, mucöse und amphitrope Granula bezw. Drüsenzellen. Genaueres über diesen Gegenstand werden wir weiter unten mitteilen.

III. Allgemeines über den Bau der Speicheldrüsen.

In Betreff des Baues der Speicheldrüsen ist man seit längerer Zeit zu einer allgemein gebilligten Vorstellung gelangt, welche in den Lehrbüchern durch mancherlei Schemata illustriert worden ist. Danach folgen in der Submaxillaris und Parotis auf die größeren Ausführungsgänge zunächst die Speicheldrüsen, dann die Schaltstücke und schließlich die sezernierenden Endabschnitte. Speicheldrüsen und Schaltstücke sind verzweigt. Die sezernierenden Endabschnitte treten in der Parotis und in den serösen Teilen der Submaxillaris unter dem Bilde rundlicher Körperchen als Acini oder Endbeeren auf (s. MAZIARSKIS Plattenmodelle!), während in den verschleimten Teilen der Submaxillaris an die Schaltstücke zunächst weitverzweigte Schleimdrüsen anschließen, welche ihrerseits die Träger der Halbmonde sind. Demgegenüber soll die Sublingualis angeblich der Speicheldrüsen entbehren und sich ähnlich verhalten wie ein Paket kleiner Mundhöhlendrüsen; es würden also bei ihr die Ausführungsgänge direkt in die meist sehr stark verästelten Schleimdrüsen übergehen, deren Enden von den Halbmonden begrenzt werden.

Diese Darstellung hat mir seit langen Jahren zu Bedenken Veranlassung gegeben. Denn man muß fordern, daß die verschiedenen Speicheldrüsen wegen ihrer nahen Verwandtschaft in den verschiedenen Teilen ihres Sprossungssystems unter sich irgendwie vergleichbar sind. Geht man aber von der Parotis, deren einfacher Bau

wertvolle Produkt der Schilddrüse ist, ohne welches das Leben nicht bestehen kann. Vielmehr spielt es nach der von mir gewonnenen Anschauung lediglich die Rolle eines indifferenten, unresorbierbaren Füllmaterials der Drüsenbläschen.

schon bisher richtig beschrieben wurde, auf die Submaxillaris über, so gerät man sofort in Schwierigkeiten. Denn es ist zwar der seröse Anteil der Drüse dem Bau der Parotis in allen Teilen vergleichbar; in ihrem verschleimten Teile jedoch treffen wir auf die reich verzweigten Systeme der Schleimröhren, welche in ihrer Eigenschaft als „sezernierende Endabschnitte“ in gar keiner Weise mit den kleinen rundlichen Acini des serösen Drüsenparenchyms verglichen werden können (vgl. METZNER 1907). Diese Bedenken wurden vermehrt durch die Mutmaßung, daß die Verschleimung in der Submaxillaris des Menschen ganz offenbar eine accidentelle ist; denn man findet häufig selbst in großen Präparaten nur ganz wenige Durchschnitte von Schleimröhren, so daß sie für den Ungeübten (z. B. für die Studierenden in den mikroskopischen Kursen) kaum auffindbar sind. Ein anderes Mal treffen sich in den Schnitten einzelne verschleimte Läppchen und wiederum in selteneren Fällen breitet sich die Verschleimung mit Unterbrechungen über die ganze Schnittfläche aus. Hört man nun von METZNER, daß die Parotis (!) der Katze in den frühen Entwicklungsstadien nur Schleimzellen enthält und daß diese erst nach der Geburt sich allmählich verlieren; weiß man, daß auch in der Parotis des erwachsenen Hundes umschriebene Schleimzellennester sich vorfinden, so kommt man zu der Gesamtvorstellung, daß die Verschleimung bei den großen Speicheldrüsen ein wechselndes Merkmal ist, und es stellt sich demgemäß in sehr bestimmter Weise die Frage, an welche Teile des Drüsengeästes die Verschleimung eigentlich gebunden ist.

Gehen wir in unserer Vergleichung fernerhin auf die Sublingualis über, so können wir feststellen, daß diese sich in ihrem Bau von der Submaxillaris auf der einen Seite so weit entfernt wie die Parotis auf der anderen. Sie ist nämlich fast durchaus verschleimt, so daß das seröse Parenchym auf wenige Läppchen eingeschränkt wird. Ebenso enthält sie nur wenige bzw. kurze Speicheldrüsen, welche sich auch hier durch das bekannte gestreifte Epithel charakterisieren. Dagegen sind die besonderen Verhältnisse der Schleimröhren und der Lunulae genau die nämlichen wie in der Submaxillaris.

Ich bin nun auf Grund einer vergleichenden Morphologie der Sprossungssysteme der drei großen Speicheldrüsen, insbesondere aber durch eine sorgfältige vergleichende Untersuchung des serösen und des verschleimten Anteils der Submaxillaris, zu dem folgenden Endergebnis gekommen, dessen Begründung weiter unten nachzusehen ist:

1. Die verzweigten Schleimröhren der Submaxillaris sind nichts anderes als die verschleimten Schaltstücke des serösen Anteils. Die Verschleimung der Schaltstücke ist wechselnd in ihrem Auftreten und bald mehr, bald weniger vollständig. In der Sublingualis sind die Verhältnisse im Prinzip durchaus die gleichen, jedoch mit dem Unterschiede, daß die Verschleimung der präacinären Drüsenkanälchen sehr viel vollständiger ist.

2. Die Halbmonde sind durchaus identisch mit den serösen Endbeeren; wenn die Schaltstücke verschleimen, wandeln sich die Acini in die Halbmonde um (!).

3. Die Acini und die Halbmonde haben ihren Sitz an den Enden der Drüsenästchen, welche freilich vielfach rudimentär ausgebildet sind. Beiderlei Bildungen sind in entwicklungsphysiologischer Hinsicht als die wachsenden Scheitelknospen des Drüsengeäßtes zu betrachten.

Was ferner das physiologische Verhalten anlangt, so füge ich noch die folgenden beiden Leitsätze hinzu:

4. Die Verschleimung der Schaltstücke kommt ohne vorheriges Auftreten albuminoider granulärer Vorstufen zustande.

5. Die albuminoiden Granula der Acini und der Halbmonde der Submaxillaris zeigen gleicherweise amphitrope Reaktion. Für die Sublingualis reichte mein altes Material vom Menschen nicht aus, um die Reaktion zustande zu bringen.

IV. Zur speziellen Morphologie der Speicheldrüsen.

a) Die Speichelröhren.

Wenn man will, kann man das Parenchym einer größeren Speicheldrüse in Lobuli majores und Lobuli minores einteilen. Die ersteren entsprechen der Verzweigung eines Speichelrohres, die letzteren lediglich der Verzweigung eines Schaltstückes. Was nun die Speichelröhren anlangt, so fallen sie eigentlich aus dem engeren Rahmen unserer Fragestellung heraus. Da ich aber ein bogreifliches Interesse daran hatte, bei Gelegenheit der vorliegenden Untersuchung das gesamte Geäst der Drüsen möglichst genau kennen zu lernen, so habe ich sie in den Kreis meiner Beobachtungen mit hineinbezogen, was ich ferner auch damit begründe, daß der akademische Lehrer mit den Objekten, die in den Kursen vorgelegt werden, möglichst genau bekannt sein sollte.

Man wird sehr oft in den Kursen gefragt, ob dieser oder jener Kanal ein Speichelrohr sei oder nicht. In diesem Falle habe ich

früher die Auskunft gegeben, daß die innerhalb der Läppchen (Lobuli majores) verlaufenden Kanäle als Speicheldrüsen anzusehen sind, auch wenn die Faserstruktur der Epithelien zufälligerweise nicht kenntlich ist, während die zwischen den Läppchen befindlichen Gänge als ausführende Kanäle angesprochen werden müßten. Dies ist nun nicht richtig. Denn nach meinen neueren Beobachtungen setzt sich die für die Speicheldrüsen charakteristische Stäbchenstruktur der Epithelien auf die interstitiellen Gänge über weite Strecken hin fort und wird selbst dort noch gefunden, wo die den Ausführungsgängen eigentümliche Schicht basaler Zellen bereits aufgetreten ist.

Untersucht man die Übergangsregion zwischen den Speicheldrüsen einerseits und den Ausführungsgängen andererseits in eingehender Weise, so zeigt sich, daß eine bestimmte Begrenzung beider gegeneinander nicht angegeben werden kann, denn die gesuchte Unterscheidung läßt sich weder aus dem Merkmal der basalen Zellen, noch aus dem Merkmal der Stäbchenstruktur, noch, wie ich gleich hinzufügen will, aus der typischen Rosenkranzform der Speicheldrüsen (s. weiter unten) herleiten.

Was zunächst die Zellen der zweiten tieferen Schicht, die basalen Zellen, anlangt, so treten sie hier und dort wohl schon innerhalb der Läppchen vereinzelt oder in Gruppen auf und nehmen alsdann in der Richtung oralwärts bei den interstitiellen Kanälen allmählich an Zahl zu, bis sie schließlich dicht gedrängt liegen. Was man einen interstitiellen Kanal nennen soll, darüber kann am Präparat selbst kein Zweifel sein; denn sie sind äußerlich schon dadurch gekennzeichnet, daß sie viel Bindegewebe, die breiteren unter ihnen auch Gefäße und marklose Nerven neben sich haben. Es stellt sich nun heraus, daß die das Lumen begrenzenden Zylinderzellen immer dann die basale charakteristische Streifung der Speicheldrüsen erkennen lassen, wenn die Zellen der tieferen Schicht den unteren Abschnitt der ersteren Zellen für die Betrachtung freigeben. Die basalen Zellen lassen aber auch in sehr breiten ausführenden Kanälen immer noch hier und dort Lücken zwischen sich, so daß die Basen der Zylinderzellen und ihre Streifung erkennbar werden.

Beispielsweise lag mir ein interstitieller Gang mit reichlichen basalen Zellen vor, welcher 102 μ . breit war und ca. 55 μ . lichte Weite hatte. Er zeigte an vielen Zylinderzellen, deren Basis zwischen den Zellen der zweiten tieferen Schicht erkennbar war, die bekannte Stäbchenstruktur. Der Querschnitt eines anderen interstitiellen Ganges

wies 160:180 μ Breite auf und war eingelagert in viel Bindegewebe mit begleitenden Gefäßen und Nerven; aber auch hier war die Stäbchenstruktur der Zylinderzellen überall dort bemerkbar, wo es die in dichter Reihe stehenden basalen Zellen irgend zuließen.

Sind also die Speichelhöhlen im Sinne der Histologie charakterisiert durch das Stäbchenepithel, die ausführenden Kanäle durch die zweite basale Zellschicht, so steht unweigerlich fest, daß beide Abschnitte des Gangsystems sehr allmählich ineinander übergehen. Da ferner die Funktion des Stäbchenepithels so gut wie unbekannt ist, so scheue ich mich einstweilen, eine bestimmte physiologische Unterscheidung zwischen Speichelhöhlen, welche angeblich sezernieren, und indifferenten, nicht sezernierenden Ausführungsgängen zu machen.

Die Speichelhöhlen sind nach meinen Beobachtungen weiterhin Eigner eines sehr charakteristischen Merkmales, welches allerdings zur Abgrenzung gegen die Ausführungsgänge ebenfalls nicht benutzt werden kann. Sie sind nämlich im typischen Falle exquisit rosenkranzförmig gestaltet (!), wenigstens bei der Submaxillaris des Menschen. Ich will hier mitteilen, was mir über diesen Gegenstand bekannt geworden ist, da ich in meiner ausführlichen Arbeit auf dieses Detail nicht mehr ausführlich zurückzukommen gedenke.

Die intralobulär verlaufenden Speichelhöhlen weisen der Regel nach von Stelle zu Stelle knotige Anschwellungen auf, welche durch entsprechende Einfurchungen sich voneinander absetzen (vgl. die Abbildungen). Der Ausdruck „rosenkranzförmig“ paßt von ungefähr; doch handelt es sich um eine Formgestaltung von nicht sehr regelmäßiger Art. Die einzelnen Knoten oder Kammern des Ganges gehen mit verengten Verbindungsstücken ineinander über. Letztere sind vielfach äußerst schmal, so schmal, daß die lichte Weite der Durchgänge oft nur dem Durchmesser eines Zellkernes gleichkommt. Im einzelnen betrachtet, sind alle Verhältnisse wechselnde.

Die Knoten oder Kammern sind bald mehr kuglig, bald ovoid oder spindelig. Auch ihre Größe ist sehr verschieden und sie treten bald mehr, bald weniger deutlich hervor. Oft findet man die Kammerung bis zur Grenze der Schaltstücke in auffälligster Weise ausgesprochen, während sie in anderen Fällen in eben dieser Richtung allmählich immer mehr und mehr abnimmt. An den interstitiellen Gängen ist die Knotung der Regel nach nur wenig bemerkbar und erlischt an den ausleitenden Kanälen von größerem Kaliber sehr bald

ganz. Bemerkenswert ist ferner, daß die stärkeren Einschnürungen des Gangsystems sich unter anderem auch an den Abgangsstellen der seitlichen Äste finden, welche demzufolge oft mit einem stark verengten Verbindungsstücke an den sie tragenden Zweig angesetzt sind.

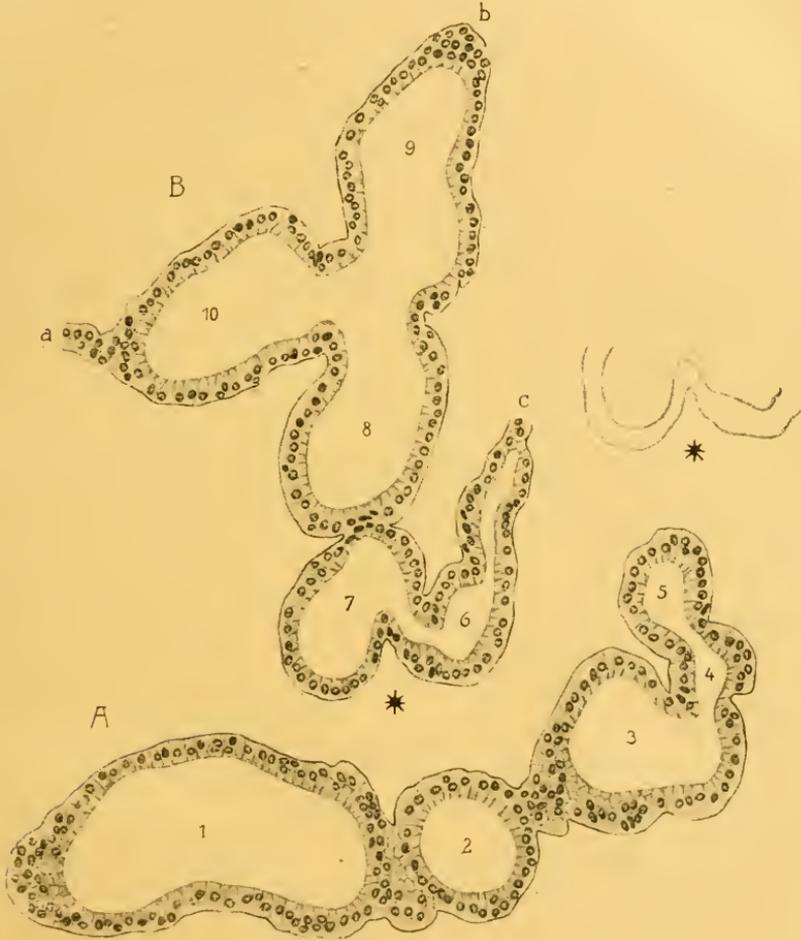


Abb. 1. Speichelröhren aus der Submaxillaris des Menschen. Vergr. 200. Näheres im Text.

Alle diese Verhältnisse sind schwierig zu übersehen, weil die hintereinander folgenden Kammern nicht längs einer geraden Achse aufgereiht zu sein pflegen, so daß man sie gut in den Schnitt hinein bekommt. Vielmehr sind die einzelnen Segmente sehr häufig winklig gegeneinander abgeknickt, so daß nicht leicht größere Strecken eines

Kammerganges mit der Schnittebene zusammenfallen können. Aus diesem Grunde offenbar ist die Rosenkranzform der Gänge bisher fast völlig übersehen worden. Nur in dem MAZIARSKI'schen Plattenmodell eines verschleimten Läppchens der Submaxillaris vom Menschen finden wir eine einzelne Kammer in Form eines spindeligen Knotens zur Darstellung gebracht. Doch dies ist nur eine beiläufige Beobachtung; im übrigen sind mir von den Organen des Erwachsenen keinerlei Angaben bekannt, die auf unsere Wahrnehmungen Bezug haben könnten. Dagegen hat LAGUESSE gelegentlich einer Untersuchung über die Entwicklung des Pankreas die in Rede stehende Rosenkranzform des Drüsengeästes in weitester Ausdehnung beobachtet. Aber in diesem Falle war die Erscheinung eine durchaus vorübergehende, und dieser Umstand läßt mich vermuten, daß die Form der Kammergänge in erster Linie eine entwicklungsphysiologische Bedeutung haben möchte. In zweiter Linie könnte vielleicht eine physiologische Nebenwirkung in Frage kommen. Denn bei beschleunigter Sekretion müssen hinter jedem Engpaß Flüssigkeitswirbel entstehen, welche geeignet sein könnten, die verschiedenen Bestandteile des Sekretes, besonders Schleim und Wasser, in inniger Weise miteinander zu vermischen.

Nach diesem allgemeinen Bericht über die Morphologie der Speicheldrüsen ist es weiterhin nötig zu zeigen, wie die Schnittbilder sich gestalten. Der besondere Umstand, daß diese unübersichtlich und irreführend sind, hat es mitverschuldet, daß man in Fachkreisen bisher auf die besondere Formgebung der Speicheldrüsen nicht in genügendem Grade aufmerksam geworden ist. Was mich betrifft, so habe ich die Anregung, dieser Sache näherzutreten, aus der Beobachtung selbst entnommen, und zwar auf folgende Weise: Da ich im Laufe der Jahrzehnte massenhafte Präparate der Submaxillaris, die mit den verschiedensten technischen Hilfsmitteln bearbeitet worden waren, vor Augen gehabt habe, so fiel es mir schließlich auf, daß man selbst auf Schnitten von bedeutendem Flächeninhalt meist nur wenige, oft gar keine Längsansichten der Speicheldrüsen erhält, dagegen sehr viele anscheinende Querschnitte. Daraufhin habe ich meine Serien genauer durchmustert und die Kammerung der Gänge aufgefunden.

Es ist klar, daß die anscheinenden Querschnittsfiguren überwiegen müssen; denn aus den rundlichen Kammern schneiden wir gleicherweise epitheliale Ringe heraus, ob das Messer nun quer durch den Gang hindurchgeht oder parallel zu ihm liegend die Kammern seitlich

der Axe trifft. Ich werde nun einige Abbildungen vorlegen, um die Form der Schnittbilder zu erläutern, welche besonders dem akademischen Lehrer in Rücksicht auf den Unterricht näher bekannt sein sollten.

In Abb. 1 sieht man zwei Abschnitte (*A* und *B*) eines und desselben Ganges, welche, um Raum zu sparen, in der Zeichnung näher zusammengedrückt wurden. Das ursprüngliche Verhältnis ist leicht wieder herstellbar, wenn man sich den Teil *B* in paralleler Lage nach rechts verschoben denkt, so lange, bis die beiden Sterne sich decken und die ausführliche Zeichnung mit der eben dort skizzierten Konturlinie zusammenfällt. Die Blasen 1, 2 und die Verbindung nach 3 sind nur in oberflächlicher Weise tangential angeschnitten und scheinen in scharfer Weise gegeneinander abgesetzt zu sein. Der mittlere Schnitt der gleichen Strecke zeigte jedoch die nämlichen Blasen in weiter Verbindung, so daß die zwischen ihnen befindlichen Einfurchungen in Wahrheit nicht sehr tief waren. Die Verbindung von 3 nach 4, sowie die Blasen 4 und 5 liegen im axialen Schnitte vor; es zieht sich also der Gang an dieser Stelle sehr stark zusammen und die Blasen werden um vieles kleiner; doch sind sie noch immer in deutlicher Weise voneinander abgesetzt. Von da ab war bemerkenswerterweise in der Serie der Schnitte ein äußerst dünnes Röhrchen verfolgbar, welches (in dem Abschnitte *B* unserer Figur) in die 6. Kammer einmündete. Die Verbindung von 6 und 7 ist wieder axial getroffen. 7 und 8 waren im Nachbarschnitte durch einen äußerst engen Kanal unter sich verbunden, während 8, 9 und 10, wie es unser Bild zeigt, in weitester Verbindung standen. Bei *a*, *b* und *c* fand der Übergang in die Schaltstücke statt. Das Ergebnis ist also, daß der vorliegende Kammergang ganz ungemein unregelmäßig gestaltet ist, enge und weite, große und kleine Kammern von verschiedener Form besitzt, welche durch Einfurchungen verschiedener Tiefe sich gegeneinander absetzen. Besonders merkwürdig erschien mir die Einschaltung eines schwer verfolgbaren, durchaus schmalen Teiles zwischen 5 und 6.

In Abb. 2 bilde ich ein Stück von einem Speichelrohr ab, welches vier aufeinander folgende Kammern zeigt. Wegen der vielfach sich wiederholenden winkligen Knickung des Ganges befand sich die Fortsetzung beiderseits in den Nachbarschnitten der Serie. Zwischen der 3. und 4. Kammer lag der Schnitt genau axial und der Engpaß zwischen beiden hatte eine lichte Weite von nur $5,5 \mu$, das ist also weniger als die Breite eines roten Blutkörperchens (!). Weiterhin sehen wir bei 5

und 6 zwei epitheliale Ringe, welche sich genau so ausnehmen wie die Querschnitte zweier Speicherröhren. Um solche handelt es sich aber nicht; wir haben hier vielmehr die oberflächlichen Tangential-schnitte zweier Kammern, welche in der Fortsetzung der abgebildeten

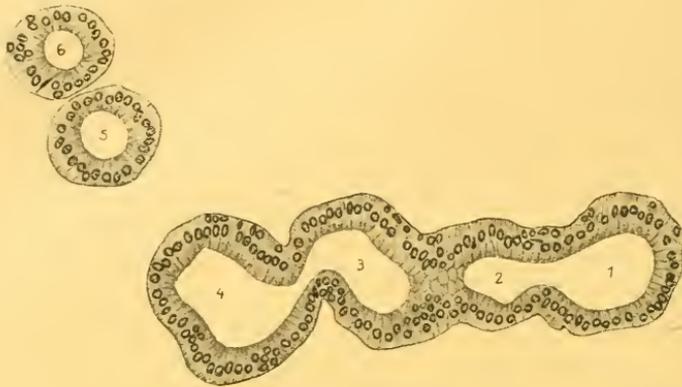


Abb. 2. Speicherröhren aus der Submaxillaris des Menschen. Vergr. 200. Näheres im Text.

Speicherröhre befindlich sind, mit ihrem mittleren Teile jedoch in einem Nachbarschnitte liegen.

Sehr charakteristisch sind ferner die in Abb. 3 *A* und *B* abgebildeten Durchschnittsfiguren. Ohne Kenntnis des wirklichen Sachverhaltes würde man glauben, daß bei *A* ein Speichelrohr an der

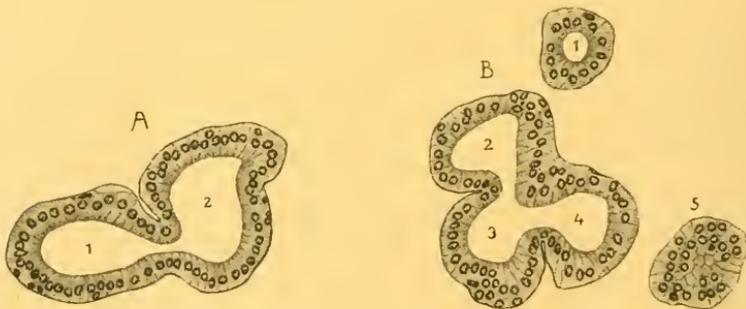


Abb. 3. Speicherröhren aus der Submaxillaris des Menschen. Vergr. 200. Näheres im Text.

Stelle seiner Teilung in senkrechtem Durchschnitte vorliegt. Das Bild ist aber nach Ausweis der Serie gänzlich anders zu deuten. Es handelt sich um zwei ineinander gehende Kammern, deren verbindendes Röhrchen genau axial getroffen wurde. Von der Fortsetzung des Speichel-

rohres zur Rechten und zur Linken sieht man nur aus dem Grunde nichts, weil die benachbarten Kammern gegen die beiden im Schnitt befindlichen stark winklig abgelenkt sind. Im übrigen war der betreffende Gang, wie die Serie zeigte, sehr stark geknotet.

In Abb. 3 B haben wir einen ganz ähnlich gelagerten Fall. Drei ineinandergehende Kammern (2, 3 und 4) sind in axialer Richtung durchschnitten, während die beiderseits anschließenden Kammern (1 u. 5), weil sie gegen die ersteren winklig abgelenkt sind, nur tangential getroffen wurden. Bei 1 liegt ein oberflächlicher Teil des Lumens im Schnitt, während bei 5 die epitheliale Wandschicht der Kammer durchquert wurde.

Schließlich lege ich noch die Abb. 4 vor. Hier haben wir ein Stück eines Speichelrohres von wesentlich gestrecktem Verlaufe, also ohne tiefe Einschnürungen. Flachere Ringfurchen sind jedoch überall vorhanden, so daß das morphologische Prinzip der Rosenkranzform gewahrt bleibt. An derartigen Gängen, deren äußerer Kontur nur schwach wellig ist, erhält man die deutlicheren Bilder im Tangentialschnitte, weil an solchen die Lichtungen der Kammern verhältnismäßig weit, die Verbindungen hingegen im Verhältnis zum Mittelschnitte stark verschmälert erscheinen. In der vorliegenden Abb. 4

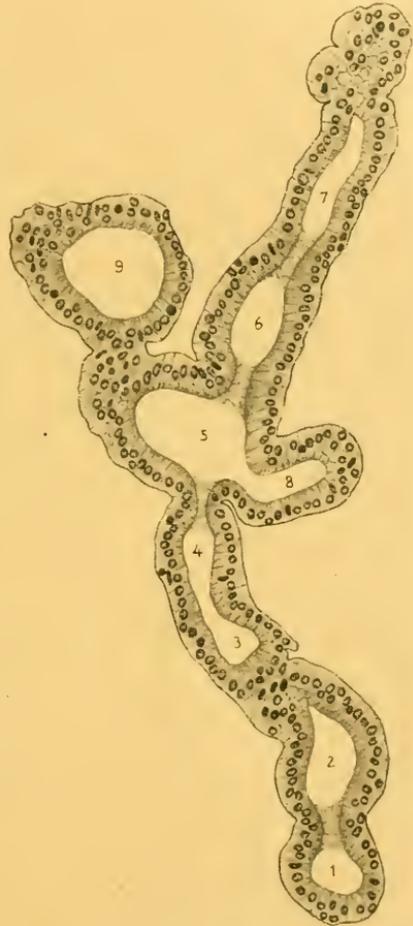


Abb. 4. Speichelröhren aus der Submaxillaris des Menschen. Vergr. 200. Näheres im Text.

wird ferner die Deutlichkeit des Bildes dadurch günstig beeinflusst, daß an der Stelle der Engpässe das Messer mehrfach von der epithelialen Wandschichte die Zellköpfe abgehoben hatte (vergl. die Abb.). Leider ließ sich bei diesem Objekte nicht genau feststellen, welches die Richtung mundwärts ist. Vielleicht

darf man nach der Form des Rohres annehmen, daß der ableitende Kanal bei 5 quer durchschnitten wurde. 8 und 9 bedeuten Seitenäste, welche mit starken Verengungen an das Hauptrohr angesetzt waren. Über 7 hinaus fand die Verbindung mit einem Schaltstück statt.

b) Die Schaltstücke und Schleimröhren.

Geht man auf der serösen Seite¹⁾ der Submaxillaris von dem Speichelrohre auf die Schaltstücke über, so gelangt man in ein System verästelter feiner, mit einem Kubenepithel ausgekleidetes Kanälchen, welche als Achsengebilde zu den von mir sog. Lobuli minores gehören. Geht man ebenso auf der Schleimseite der Drüse von dem Speichelrohr auf die Schleimtubuli über, so findet man ein durchaus analoges



Abb. 5. Die Abbildung zeigt ein verschleimtes Schaltstück aus der Sublingualis des Menschen zwischen dem Speichelrohr einerseits und den endständigen Halbmonden andererseits. Vergr. 330.

Verhalten. Denn die Schleimröhren schließen sich oft ohne Dazwischentreten besonderer Verbindungsstücke (!) direkt an die Speichelröhren an und sind in gleicher Weise wie die Schaltstücke der serösen Seite reich verästelt. Diese direkte Verbindung zwischen Speichelrohr und Schleimrohr findet sich in einiger Häufigkeit auch in der Sublingualis des Menschen. Unsere Abb. 5 aus der Sublingualis zeigt, wie in einem bestimmten Falle sich der Schleimtubulus zwischen das Speichelrohr einerseits und die Halbmonde andererseits einschaltet. Hier steht also das Schleimrohr an der Stelle des Schaltstückes (!), und da viele Be-

1) Begrifflich unterscheide ich in der Submaxillaris des Menschen eine „seröse Seite“ von einer „Schleimseite“.

obachtungen gleicher Art gemacht wurden, so drängte sich die Vermutung auf, daß die Schleimröhren aus der schleimigen Metamorphose des Epithels der Schaltstücke hervorgehen möchten. Eine Durchsicht passend gefärbter Serien zeigte unmittelbar sofort alle Übergangszustände, und zwar in ungemeiner Reichhaltigkeit der Formen.

Bald macht sich die Sache so, daß in dem Kubenepithel der Schaltstücke zunächst nur einzelne Schleimzellen auftreten, welche an Zahl allmählich zunehmen; bald wird der Beginn der Verschleimung sogleich in weiter Ausdehnung bemerkbar, was sich dadurch anzeigt, daß bei Anwendung unseres spezifischen Verfahrens das Epithel auf seiner freien Seite angebläut wird. In jedem Falle schwellen die Epithelien mit fortschreitender Speicherung des Sekretes stark an und daraus ergibt sich eine sehr erhebliche Verbreiterung der Tubuli.

Geht man auf das Studium der Einzelheiten näher ein, so findet man eine große Anzahl von Bildern, welche darauf hindeuten, daß der Regel nach die Verschleimung an der Peripherie, dicht unterhalb der Endbeeren beginnt und von da ab in der Richtung oralwärts sich ausbreitet. Ich habe sowohl in der Submaxillaris wie in der Sublingualis gelegentlich Lobuli minores gefunden, wo die verschiedenen Zweiglein eines und desselben Schaltstückes einerseits unverschleimt waren, andererseits einige wenige oder mehrere bis viele Schleimzellen auf der peripheren Endstrecke dicht unterhalb der Endbeeren enthielten. Bei vollständiger Verschleimung des Endabschnittes der Schaltstücke wandeln sich die Acini in die Form der Halbmonde um. Da ferner die Verschleimung in der Richtung auf die Speicheldrüsen fortschreitet, ist leicht erklärlich, daß unmittelbar vor den letzteren häufig unveränderte Reste der Schaltstücke als kurze Zwischenstücke bestehen bleiben. Aber auch diese können bei vollständiger Verschleimung zum Schwinden kommen, so daß dann gar nicht selten, wie erwähnt, die Schleimröhren und die Speicheldrüsen direkt aneinander anschließen.

Da METZNER die albuminoiden, durch EH färbbaren Granula der Halbmonde als Vorstufen der Schleimgranula ansieht und demgemäß die Halbmondzellen als Schleimzellen einer bestimmten Phase bezeichnet, so erwähne ich ausdrücklich, daß in der Submaxillaris des Menschen gelegentlich der Verschleimung der Schaltstücke niemals die fraglichen albuminoiden Vorstufen gefunden werden. Was ferner das Vorhandensein der Sekretkapillaren in den Halbmonden, ihr Fehlen in den Schleimröhren anlangt, so möchte sich METZNER der Ansicht

der Autoren, daß hier ein spezifischer Unterschied der Struktur vorliegt, nicht anschließen; vielmehr nimmt er an, daß die Sekretkapillaren zwischen den voll entwickelten Schleimzellen in Folge starker seitlicher Pressung ihr Lumen verlieren und erst wieder gewinnen, wenn die Zellen ihr Sekret abgegeben haben. Aber ich versichere, daß die Schaltstücke weder im unverschleimten noch im verschleimten Zustande Sekretkapillaren besitzen. Letztere sind vielmehr, wie dies der allgemein verbreiteten Meinung entspricht, ein Spezifikum der Acini ebenso wie der Halbmonde und an beiden Stellen in jeder Phase der Sekretion sichtbar.

c) Die Adenomenen oder teilungsfähigen Drüseneinheiten.

Nach meinen Wahrnehmungen sind, wie schon berichtet, die Drüsenbeeren oder Acini der Autoren und die Halbmonde identische Bildungen, weil ineinander verwandelbar. Beide befinden sich in gleicher Lage, nämlich an den Enden der Ästchen des Drüsenbaumes. Dies ist für die Acini selbstverständlich; aber auch für die Halbmonde ist schon oft betont worden, daß sie eine endständige Lage haben. Jedoch dieser topographische Gesichtspunkt ist bisher noch nicht stark genug in den Vordergrund gedrängt worden; man muß sagen: an allen Endästchen der Schleimtubuli befindet sich ein Halbmond, und umgekehrt: wo ein Halbmond befindlich ist, da haben wir auch das Ende eines Drüsenästchens, wobei freilich hinzuzufügen ist, daß die Endzweige des Drüsenbaumes sehr häufig rudimentärer Natur sind.

Die rein periphere Lage der Halbmonde ist sehr schön sichtbar an allen Abbildungen von Präparaten, welche mit der Methode von GOLGI hergestellt wurden (RETZIUS, E. MÜLLER usw.). Aber auch an den gewöhnlichen Schnittpräparaten, wenn sie gut gefärbt sind, läßt sie sich leicht feststellen. Ich lege beispielsweise in Abb. 6 den axialen Schnitt durch ein Drüsenläppchen von der Submaxillaris des Menschen vor, welches allerdings im Farbenbilde des Präparates ein sehr viel deutlicheres Bild darbot. Zufälligerweise sind hier nicht weniger als neun Halbmonde vom Messer getroffen worden, welche sämtlich peripher liegen und daher das ganze Bild gewissermaßen einrahmen. Aber nur zwei dieser Halbmonde (1 und 5) sind axial geschnitten worden, das heißt so, daß der dazu gehörige ausleitende Kanal auf eine ansehnliche Entfernung hin in den Schnitt hineingefallen ist. Dies ist ja überhaupt eine der größten Unbequemlichkeiten bei den Untersuchungen der vorliegenden Art, daß die feineren Drüsenzweiglein fortwährend ihre

Richtung im Raume ändern und daher der Verlauf ihres Lumens auf unseren feinen Schnitten nur selten über eine größere Entfernung hin übersehen werden kann.

Acini und Lunulae befinden sich also an dem Drüsenbäumchen gleicherweise in der Lage von Scheitelknospen (vgl. auch Abb. 7 von der Sublingualis des Menschen) und man darf sie demgemäß zunächst als homologe Bildungen ansehen. Aber man kann noch weiter

gehen und sie als schlechthin identische Teile bezeichnen, weil man bei Gelegenheit der Verschleimung der Schaltstücke die Metamorphose der Acini in die Lunulae mit aller wünschenswerten Sicherheit kontrollieren kann. Ich bin daher der Meinung, daß man die beiderlei Bildungen mit einem gemeinschaftlichen Klassennamen bezeichnen sollte, und so nenne ich sie Adenomeren oder Drüseneinheiten, weil sie nämlich zu den von mir sog. Histomeren gehören, durch Teilung fortpflanzbar sind und auf diese Weise der Vermehrung der Drüsenzweige zugrunde liegen. Bisher wurden Acini und Lunulae fast ausschließ-

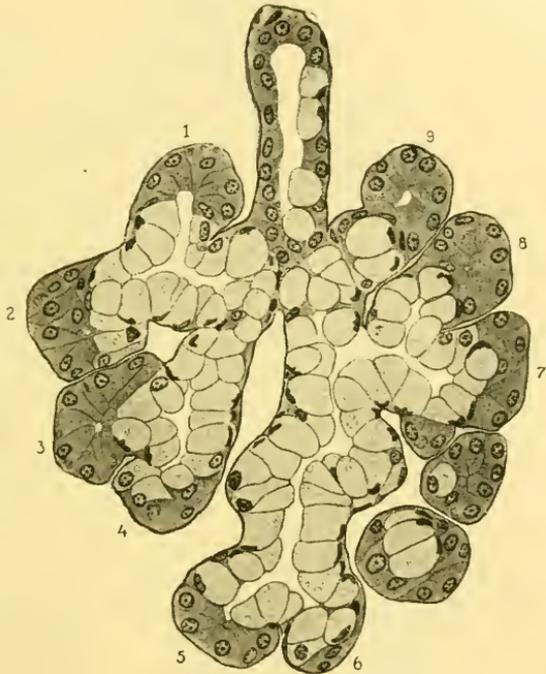


Abb. 6. Lobulus minor aus der Submaxillaris des Menschen, axial geschnitten. Vergr. 330. Die Abbildung zeigt die endständige Lage der Halbmonde (Adenomeren). Das Schaltstück ist am Anfange teilweise unverschleimt, weiterhin bis unter die Halbmonde durchaus verschleimt.

lich unter dem Gesichtspunkte der Sekretion betrachtet; nunmehr habe ich sie, wie der Leser sieht, auf ihre Bedeutung für Wachstum und Entwicklung näher geprüft und bin auf diese Weise zu einem vollen Verständnis der etwas rätselhaften Existenz der Lunulae gekommen. Es wird die Hauptaufgabe meiner definitiven Arbeit sein, die Morphologie der Adenomeren und die Form ihrer

Teilung genauer festzustellen. Hier kann ich mich einstweilen auf einige kurze Ausführungen beschränken, indem ich auf die Schleimseite der Submaxillaris eingehe und die dort vorfindlichen halbmondförmigen Adenomeren verdeutliche.

Wie man aus Abb. 6 bei 1 und 5 ersieht, sind die Halbmonde (ebenso wie die Acini) nichts weiter als die blinden Enden oder



Abb. 7. Teil eines Lobulus minor aus der Sublingualis des Menschen. Die Abbildung zeigt die endständige Lage der Halbmonde. Unter diesen befinden sich kleinere einfache Monde und größere Mehrfachbildungen. Zeichnung von HELENE ESSIG.

Scheitelknospen der Drüsenzweige. Weiterhin gehen sie aber in eine andere sehr charakteristische Form über, welche in querer Richtung (bezw. transversal zur Achse des präululären Drüsenzweigleins) ausgezogen erscheint (Abb. 8 *A* und *B*). Die Adenomere hat nunmehr an Zellzahl gewonnen und wulstet sich nach den Seiten hervor. Dabei

wird gewöhnlicherweise das Ende des Schleimröhrchens von der Masse der Adenomere umfaßt und wir erhalten einen „napfähnlichen Halbmond“, eine Form, die von R. KRAUSE bei anderer Gelegenheit schon beschrieben worden ist. Dieses Wachstum in der Querrichtung des ausleitenden Kanales ist gewissermaßen eine Vorbereitung auf die Teilung der Adenomere, denn andere Exemplare zeigen am Scheitel-

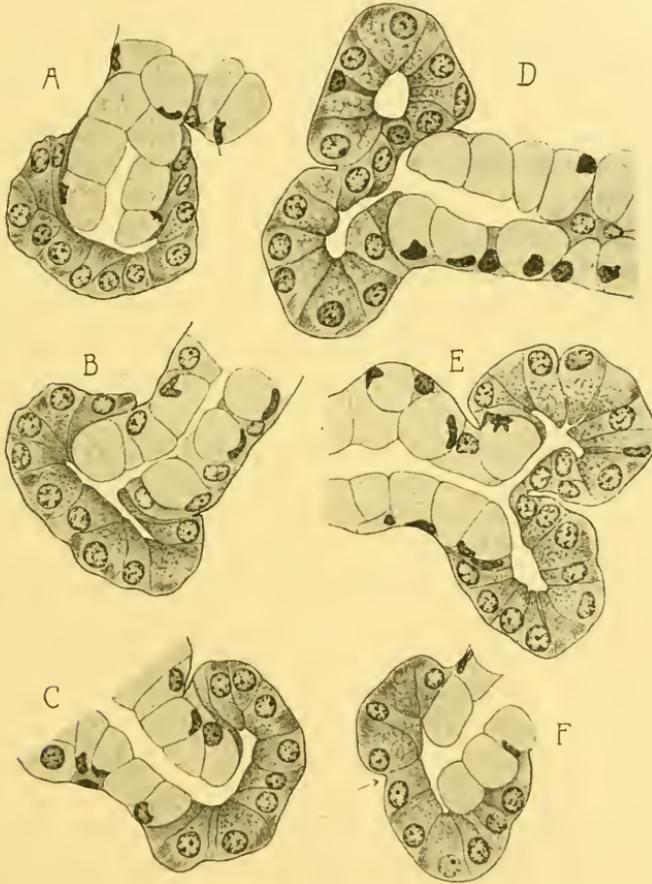


Abb. 8. Einige Beispiele größerer Halbmonde (Adomeren) aus der Submaxillaris des Menschen. Vergr. 485. Bei A und B transversale Ausdehnung der Adomere. Bei C Varietät mit einseitigem Wachstum der Adomere. Bei F beginnende Teilung. Bei D und E Vollendung der Teilung.

punkte eine Einfurchung (Abb. 8 bei F), welche schließlich zu einer Einfaltung der Wand und vollkommenen Durchteilung der Endknospe führt, so daß deren deutlich zwei vorhanden sind (Abb. 8 D und E).

Die Rolle, welche bei diesem Vorgange die zwischen der Basalmembran und dem Epithel gelegenen flachen Zellen (? , Korbzellen der Autoren) spielen, will ich hier nicht berühren und verweise betreffs der genaueren Darstellung auf die definitive Arbeit. Hier genügt es, das Problem der Teilung in Anregung zu bringen und wahrscheinlich zu machen, daß die Acini ebenso wie die Halbmonde die besondere entwicklungsphysiologische Bedeutung teibarer Endknospen haben, wofür ja die vorgelegten Abbildungen den genügenden Anhaltspunkt geben.

Aber dies hätte man sich schon seit langem sagen können. Man hätte sich eben die Frage vorlegen müssen: Wie wächst das Sprossungssystem einer solchen Drüse? und im besonderen: Wie vermehren sich die Acini? Wollte man annehmen, daß die Drüsenzweige während der Entwicklung durch Wachstum der Acini sich verlängern, so müßten die letzteren zu langen (event. sich verzweigenden) Schläuchen auswachsen. Das geschieht aber nicht. Vielmehr bleibt das typische Modell der Drüse erhalten und die beerenförmigen Endglieder bleiben, was sie sind: rundliche Gebilde, welche den Schaltstücken anhängen wie die Kirschen an ihrem Stiele. Sie wachsen nicht in die Länge, sondern ausschließlich in die Quere, teilen sich und nehmen auf diese Weise an Zahl zu, während das Längenwachstum der Zweige aller Wahrscheinlichkeit nach von den terminalen Endigungen der Schaltstücke ausgeht oder von einer Region dicht unterhalb der Acini, wo man häufig einige indifferente Zellen vorfindet.

Die Vermehrung der Adenomeren durch Teilung hat unter anderem alle jene Strukturphänomene im Gefolge, welche wir schon a. a. O. bei den Darmzotten und Geschmacksknospen beschrieben haben, nämlich die Entstehung von Mehrfachbildungen (Zwillingen, Drillingen usw.), welche unter den Acini und Lunulae in gleicher Weise, und zwar in sehr großer Zahl vorzufinden sind.

V. Über das Vorkommen und die Verbreitung einer amphitropen Reaktion der „serösen“ Drüsenzellen.

In dem Abschnitte über die Technik haben wir auseinandergesetzt, daß wir in der Gruppe der Speicheldrüsen nunmehr drei Typen sezernierender Zellen zu unterscheiden haben, nämlich Schleimzellen, seröse und amphitrope Zellen. Die Granula des amphitropen Gewebes färben sich wie die der serösen Zellen in EH tintenschwarz, unterscheiden sich aber von ihnen dadurch, daß sie bei Anwendung unserer verbesserten Anilinblaufärbung im Reifestadium (!) eine intensiv blaue

Farbenreaktion ergeben. Ich beschreibe nun zunächst das Verhalten, wie ich es bei der Submaxillaris des Menschen gefunden habe.

Meine Präparate, die von einem Hingerichteten stammen, waren in Sublimat konserviert und die Granula der amphitropen Zellen hatten sich ausschließlich in der Peripherie der Schnitte erhalten, während sie in der Tiefe zur Auflösung gekommen waren. Die blaue Reaktion findet sich nun einerseits an den ausgereiften Granulis der Oberfläche, andererseits auch an dem sperrigen Trabekelwerke der granulafrei gewordenen Zellen im Inneren der Schnitte. Doch habe ich den Eindruck erhalten, daß die Farbenreaktion in der Tiefe schwächer und überhaupt unzuverlässig ist. Alle meine genaueren Feststellungen beziehen sich daher auf die Randteile der Schnitte, und zwar gleicherweise auf die Lunulae und die Acini, welche identische Resultate ergeben. Außerdem besitze ich Parallelpräparate von der Submaxillaris eines Hingerichteten, welche in einem Gemisch von Sublimat und Osmiumsäure bestens fixiert worden waren. Diese ergaben mit EH sehr hübsche Ansichten der Granula, ließen sich aber mit der Anilinblaumethode nicht färben. Da es nur eine Erschwerung der Darstellung sein würde, wenn ich den Vergleich zwischen den EH- und den Anilinblaupräparaten hier durchführen wollte, so lasse ich die Beobachtungen an den EH-Präparaten beiseite.

Wenn man in den mikroskopischen Kursen die Studierenden dazu anleitet, seröse und Schleimzellen zu unterscheiden, so pflegt man zu erwähnen, daß die serösen Zellen plasmareich und trübe, die Schleimzellen plasmaarm und durchsichtig zu sein pflegen, daß die ersteren meist einen runden, die letzteren meist einen abgeplatteten, gegen die Zellbasis angelehnten Kern besitzen. Geht man jedoch auf Einzelheiten ein, so bemerkt man bald, daß die Zellen der Schleimröhren oft nächst der Basis einen erheblichen Plasmarest besitzen und daß dann ihr Kern rund ist, während umgekehrt, wenngleich seltener, die „serösen“ oder besser amphitropen Zellen bei vollkommener Sekreterfüllung abgeplattete, an der Zellbasis anliegende Kerne besitzen. Reagiert nun das Sekret bei beiden Zellarten im gleichen Farbentone wie bei unserer Anilinblaufärbung, so sind sie bei einer ersten Betrachtung ununterscheidbar. Genaueres Zusehen lehrt jedoch bald, daß der Farbenton der Schleimzellen von demjenigen der amphitropen Zellen erheblich abweicht (!): denn das rein schleimige Sekret färbt sich himmelblau, der Inhalt der amphitropen Zellen dagegen dunkler, etwa ultramarinblau. Wenn dann die weitere Beobachtung den Untersucher dahin belehrt hat, daß die

topographischen Orte der Schleimzellen und der amphitropen Zellen durchaus konstant sind, so lassen sich die beiderlei Drüsenzellen überall bestens unterscheiden.

Untersucht man nun die albuminoiden Granula an den Orten ihrer besten Erhaltung im einzelnen, so bemerkt man weiterhin, daß sie in verschiedenen Entwicklungsstufen vorliegen, welche sich auf verschiedene Zellen, Zellgruppen, Acini, Halbmonde usw. verteilen und sich durch ihre Größe ebenso wie durch ihre Färbbarkeit unterscheiden. Die Granula sind anfangs sehr klein, später etwas größer, färben sich auf der ersten Stufe lediglich rotbraun, später rotviolett, dann bläulich und gewinnen schließlich den erwähnten stark dunkelblauen Ton. Es kann kaum bezweifelt werden, daß es sich hier um verschiedene Reifungsstadien der Granula handelt, denn die verschiedenen Formen kommen oft in unmittelbarer Nachbarschaft nebeneinander auf verschiedene Zellen verteilt vor. Mir hat es den Eindruck gemacht, daß die rotbraun färbbaren feinen Granula leichter konservierbar, also schwerer löslich sind als die späteren Stadien.

Über die Bedeutung der Farbenreaktion habe ich mich schon oben ausgesprochen. Da innerhalb der Körperzellen nur die Schleimstoffe und das Kolloid in blauem Farbton auftreten, so nehme ich an, daß in den amphitropen Zellen ein Gemisch verschiedener Stoffe produziert wird und daß unter diesen ein schleimartiger Körper enthalten ist, dem wir die Blaufärbung der Granula verdanken.

Ich habe nun versucht, festzustellen, wie weit die amphitrope Reaktion in der Gruppe der Speicheldrüsen verbreitet ist, und kann darüber folgendes aussagen:

Die Submaxillaris des Meerschweinchens wurde bisher als eine rein seröse Drüse angegeben und zeigt bei EH-Färbung völlig den Typ einer solchen, vor allen Dingen die Anwesenheit massenhafter Sekretkapillaren. Die Drüsengranula, welche nach ZENKER-Fixierung sich in einer ziemlich dicken Rindenschicht des Objektes gut erhalten hatten, zeigten nach Behandlung mit meiner Methode eine tintenblaue Färbung, also amphitrope Reaktion. In den Ausführwegen fanden sich vielfach blaugefärbte kolloidale Massen.

Auch die Submaxillaris des Kaninchens galt bisher als eine rein seröse Drüse. In ihr unterschied E. MÜLLER Tubuli mit hellen und Tubuli mit dunklen Zellen. Die ersteren zeigten in EH-Präparaten keine solid färbbaren Granula, sondern ein plasmatisches Maschen-system mit rundlichen, sehr hellen Lücken. Die dunklen Zellen hin-

gegen enthielten massenhafte, in EH stark färbbare albuminoide Granula der gewöhnlichen Art, wie sie bei serösen Drüsen immer gefunden werden. E. MÜLLER konnte nun nachweisen, daß die Drüsenzellen der ersteren Art aus den letzteren durch Verwandlung hervorgehen und somit einer fortgeschrittenen Phase der Tätigkeit entsprechen. Da die in Rede stehende Drüse ungemein klare Bilder liefert und auch die Sekretkapillaren sich leicht färben lassen, so habe ich sie durch Jahre hindurch in den mikroskopischen Kursen als Demonstrationsobjekt benutzt. Die Färbung mit meiner Anilinblaumethode ergab folgendes Resultat:

Die hellen Zellen MÜLLERS zeigen wiederum keine solide Ausfärbung der Granula, sondern wie immer ein protoplasmatisches Maschenwerk mit helleren Lücken. Der Inhalt der Maschen erscheint jedoch diesmal trübe und färbt sich besonders in der Rindenschicht des Präparates (nach ZENKER-Fixierung) schön himmelblau; also haben wir wieder amphitrope Reaktion. Hingegen färben sich die Zellen der zweiten Art von MÜLLER, welche die soliden Granula enthalten, im ganzen stark feuerrot, weil eben ihre Granula diesen Farbenton annehmen. Die starken Farbdifferenzen zwischen den himmelblauen und den feuerroten Zellen geben den Schnitten schon bei schwacher Vergrößerung ein scharf differenziertes Aussehen. Die Zellen der zweiten Art von MÜLLER jedoch erscheinen oftmals stark aufgehellt, in ähnlicher Weise wie die Zellen der ersten Art, und enthalten dann in den Maschen des Zelleibes blaß färbbare Granula, welche oft einen blauen Ton, mithin amphitrope Reaktion aufweisen. Auf Grund dieser Beobachtungen ist nicht zu bezweifeln, daß Übergangszustände zwischen den hellen und dunklen Zellen vorkommen, wie sie E. MÜLLERS EH-Präparate schon früher erkennen ließen.

Weiterhin habe ich auch einige Färbungsversuche an der Lacrimalis gemacht. Jedoch sind meine diesbezüglichen Präparate noch sehr unvollkommen (alte Sublimatfixierungen!), da in den beiden untersuchten Fällen, beim Menschen und beim Ochsen, nur in der äußersten Rindenschicht der Schnitte einige Zellen oder Zellgruppen mit wohl erhaltenen Granula aufzufinden waren. Für den Menschen beschränke ich mich darauf, zu erwähnen, daß die Reaktion an einigen wenigen Stellen positiv gefunden wurde. Beim Ochsen war das Resultat schlagender, denn das Drüsenparenchym hatte trotz der fast vollständigen Auflösung der Granula im ganzen einen lebhaft blauen Farbenton angenommen. Wo in der Peripherie der Schnitte die Granula erhalten waren, hatten sie sich durchgehends blau gefärbt. Die Granu-

lierung zog sich hier und dort deutlich bis in die feineren ausleitenden Kanäle hinein, deren Zellen somit ebenfalls angebläut waren.

Mithin waren die Resultate bei der Submaxillaris des Menschen, des Kaninchens und des Meerschweinchens, sowie bei der Lacrimalis des Menschen und des Ochsen positiv. Diese Drüsen gehören mithin zu der amphitropen Gruppe. Durchaus negativ war aber das Ergebnis bisher bei der Parotis und dem Pankreas.

Eine „amphotere“ oder „seromuköse“ Reaktion hat, wie ich nachträglich finde, SCHAFFER bereits früher (1908) in den sezernierenden Endabschnitten der Submaxillaris bei den Insectivoren aufgefunden (vgl. SCHAFFER, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89).

Ich füge schließlich hinzu, daß man nach meinen Erfahrungen zu der Anilinblaufärbung aller Wahrscheinlichkeit nach erst wird eine passende Fixierung hinzufinden müssen, wenn das mögliche Optimum der Farbenreaktion erreicht werden soll. Vorerst scheint die ZENKERsche Fixierung den übrigen Konservierungen überlegen zu sein.

VI. Schlußwort.

Die morphologischen Formen lassen sich im allgemeinen unter zwei Gesichtspunkten betrachten, nämlich erstens im Verhältnis zur Entwicklung und zweitens im Verhältnis zur Funktion. Nach meinem Dafürhalten kann man nun die sämtlichen Formen des Körpers in irgendeine theoretische Beziehung zur Entwicklung bringen, aber bei weitem nicht alle lassen sich irgendeinem physiologischen Zweckbegriffe unterordnen. Der Umstand nun, daß man seit R. HEIDENHAIN (1863) den Bau der Speicheldrüsen ausnahmslos im Sinne der Betriebsphysiologie untersuchte, hat es verschuldet, daß man zu einer richtigen Deutung der verschiedenen Abschnitte des Drüsenbäumchens bisher nicht gekommen ist. Die Identifizierung der Schaltstücke mit den Schleimröhren einerseits, der Acini mit den Lunulae andererseits ist mir erst jetzt gelungen, nachdem ich in der Form der Betrachtung die allgemeinen Gesichtspunkte der Entwicklungsphysiologie in den Vordergrund stellte. Nach meiner Auffassung sind die Halbmonde und Endbeeren in erster Linie die wachsenden und der Vermehrung unterliegenden Scheitelpunkte des Drüsenbäumchens und ferner sind sie im Sinne der von mir in Angriff genommenen synthetischen Morphologie die teilbaren Drüseneinheiten oder Adenomeren.

Aber bei weitem nicht alle Drüsen besitzen wesentlich den gleichen Bau, nicht alle diese bestimmte rundliche Form der Adenomeren; denn

zweifelloß gibt es unter den Drüsen verschiedene embryodynamische Typen, welche demnächst zu bestimmen wären. Die Speicheldrüsen stellen lediglich eine besondere Gruppe vor, an welcher die Sprossungsform in klassischer Gestalt erkennbar ist. Zu dieser Gruppe möchte ich die sämtlichen Drüsen stellen, bei welchen die Endbeeren bzw. Halbmonde vorkommen, also außer den großen Speicheldrüsen auch viele der kleineren Mundhöhlendrüsen (aber nicht alle!), ferner die Drüsen des Kehlkopfes und der tieferen Teile der Atmungsorgane, welche durch die Gegenwart der Halbmonde hinreichend charakterisiert sind, und schließlich vor allen Dingen das Pankreas. Sobald man eine genauere Kenntnis der zusammengesetzten Adomenen, der Zwillinge, Drillinge usw. haben wird, wird auch die Histologie des Pankreas sich lichten, welche bis jetzt noch in ein beinahe undurchdringliches Dunkel gehüllt ist. Neben die Speicheldrüsen stelle ich als eine zweite embryodynamische Gruppe die schlauchförmigen Drüsen des Darmkanales, welche nach meinen weitreichenden Untersuchungen einen reinen Spaltungstyp vorstellen, d. h. die Vermehrung der Tubuli geschieht in diesem Falle durch Aufspaltung vom blinden Ende her. Da hierbei die Aufspaltung des Schlauches, wenigstens in späterer Zeit, nicht vollständig ist, die Tochterindividuen vielmehr durch ein kurzes gemeinschaftliches Anfangsstück in Zusammenhang bleiben, entsteht auf diese Weise eine büschelförmige Drüsengestalt. — Unter den übrigen Drüsenformen ist mir nur noch die Schilddrüse durch eine eingehende Arbeit genauer bekannt geworden. Hier liegen die Verhältnisse anders. Die bekannten Follikel verhalten sich nicht wie die Adomenen, sie sind nicht teilungsfähig, obwohl derartige Behauptungen in der Literatur schon aufgetreten sind. Dagegen sind sie teilungsfähig „in der Anlage“, insofern nämlich jeder Follikel aus je einer embryonalen Urmutterzelle hervorgeht, welche vermehrbar ist und als teilungsfähige Anlage angesehen werden muß. Die Follikel können sich aber außerdem durch Knospung vervielfältigen (sichergestellt beim Kalbe) und dürfen somit vielleicht in einem weiteren Sinne als teilungsfähig bezeichnet werden.

Somit ist es mir einstweilen gelungen, drei verschiedene embryodynamische Typen der Drüsen festzustellen. Aber dies ist erst ein Beginn der wünschenswerten Kenntnisse. Bei einer späteren weiteren Ausbreitung der Untersuchungen auf diesem Gebiete wird man zweifelloß noch durch Vergleichung zu neuen wertvollen Aufschlüssen gelangen.

Tübingen, den 11. Dezember 1918.

Nachdruck verboten.

Beiträge zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren.

7. Die früheste Entwicklung der Sinushaare des Schweines.

VON OTTO ZIETZSCHMANN.

Mit 7 Abbildungen.

(Aus dem vet.-anat. Institut der Universität Zürich.)

Über die erste Anlage der Deckhaare der Säugetiere ist man sich heute absolut einig. Die Entwicklung setzt mit einer Wucherung der Epidermiszellen ein, den Vorkeim liefernd; das Haar ist somit primär ein ektodermales Organ. Erst sekundär tritt das Korium mit eigenem Anteil hinzu, nachdem das Haar zum Keimstadium sich weitergebildet hat: bei Haaren der einen Tierart früher (Schaf, DIEM, 5), bei denen anderer Spezies später (Schwein, DIEM, 5; Hund, MAURER, 13). Diese mesenchymatöse Bildung ist die der Papille und des Balges.

Anders steht es mit unseren Kenntnissen der Anlage der Sinushaare. Sie basieren vor allem auf den Untersuchungen von FEIERTAG (7), nach denen die Tastborsten bei Schaf und Schwein, die bekanntermaßen schon früh mit bloßem Auge in Form kleiner Höckerchen erkennbar sind, als primäre Erhebungen des Koriums auftreten sollen: bei 2,5–3,0 cm langen Embryonen zieht die Epidermis noch in unveränderter Form über diese Prominenzen hinweg, aus der einfachen Basalzellige und 3–4 Schichten des Stratum corneum gebildet. So wäre demnach die Primäranlage der Sinushaare eine mesodermale. Erst bei 3,5–4 cm Länge soll sich auch die Epidermis beteiligen: auf der Höhe der Koriumerhebungen verdickt sich der ektodermale Überzug; es treten dem Haarkeimstadium entsprechende Bilder auf, die rasch zum kurzen Zapfen auswachsen. Zwar läßt sich in der Zeit dieser ersten Anlage nach FEIERTAGS Schilderungen und Bildern in dem die Erhebungen ausmachenden Mesenchymgewebe eine Verdichtung der Zellelemente noch nicht erkennen; erst etwa mit der vollen Ausbildung der heute als Haarkeimstadium fixierten Entwicklungsstufe will FEIERTAG auch die Papillen-Balganlage beobachtet haben. In seiner Abbildung 2 von einem 2,5 cm langen Schafsembryo

hat diese allerdings bereits die Dicke der Epithelwucherung erreicht. Will man der Deutung FEIERTAGS folgen, so wäre am Sinushaar dem Deckhaar gegenüber die umgekehrte Reihenfolge in der Anlage der Einzelteile zu beobachten: das Primäre wäre eine Wucherung des Mesoderms, und erst sekundär träte der Ektoblast hinzu. Im Nachtrag zu seiner Veröffentlichung über die menschliche Oberhaut und ihre Anhangsgebilde schreibt UNNA (15), daß er die gleichen Funde bei Kaninchenembryonen gemacht habe. Auch KÖLLIKER (9) schildert in seinem Lehrbuche diese gegensätzliche Anlage bei Tast- und Deckhaaren. Und nach MARTIN (11) endlich sind ebenfalls die primären Vorgänge ins Korium, die sekundären in die Epidermis zu verlegen. Dem gegenüber steht die Anschauung BONNETS (2) in seiner Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Danach ist die erste Anlage der Sinushaare, die er als weiße punktförmige Prominenzen an den noch völlig nackten Embryonen schildert, wie bei Deckhaaren als Epidermisverdickung markiert. Unter einer jeden Auftreibung aber bemerkte er als umschriebene Zellwucherung des Koriums bereits die Papillen-Balganlage. BONNET spricht also von einer Erhebung durch den Ektoblasten, und man kann aus seiner Schilderung entnehmen, daß die mesodermale Bildung an dieser Prominenz anfänglich sich nicht beteiligt. Im übrigen läßt er aber die Frage offen, ob einer der beiden Anteile sich früher anlege als der andere. So läßt sich folgerichtig also noch immer nicht mit Sicherheit erkennen, ob Deck- und Sinushaare in ihrer ersten Anlage übereinstimmen oder nicht.

Wenn nun auch zwischen den Anschauungen von FEIERTAG und KÖLLIKER auf der einen und denen BONNETS auf der anderen Seite sich Gegensätze äußern, so läßt eine sachliche Prüfung der Funde FEIERTAGS doch schon den einen und vielleicht den gewichtigsten Unterschied als nur scheinbaren erkennen. In dem Koriumhöcker der FEIERTAG'schen Erstanlage darf man keinesfalls die Anlage von Papille und Balg erblicken, es handelt sich vielmehr dort nur um eine für das Haar selbst sehr nebensächliche Vermehrung des Koriumgewebes, in dem erst später — nach den Untersuchungen FEIERTAGS erst nach der Wucherung der ektodermalen Anteile — die Anlage für Balg und Papille erscheint. MAURER (12) und KEIBEL (8) haben schon mit aller wünschbaren Deutlichkeit auf diese Tatsache hingewiesen. Demnach hat KÖLLIKER (9) einen falschen Schluß aus den FEIERTAG'schen Funden gezogen, wenn er aus diesen für die Sinushaare das Auftreten der Papille als primär, das der Ektodermwucherung

als sekundär herausgelesen hat. Richtiger wird die Deutung sein, die MAURER dieser Frage gibt: Nicht die Papille des Sinushaares legt sich als erstes an, sondern ein für das Haar an sich unwesentlicher Höcker des Koriums; auf dessen Höhe erscheint später die ektodermale Wucherung, und diese erst ist als primäre Haaranlage anzusehen. Noch später aber entwickelt sich aus einem Teil des Koriumhöckers die Papille — also sekundär.

Liest man das aus der FEIERTAG'schen Arbeit heraus, so erscheint der Hauptgegensatz zu BONNETS Auffassung verwischt, und es bleiben nur die zwei Fragen zu lösen: 1. ob die Sinushaare der Säugetiere tatsächlich im Sinne von FEIERTAG und auch von MAURER und BOTEZAT (4) auf Koriumerhebungen sich anlegen, oder ob die BONNET'sche Annahme Geltung hat, daß die in Frage stehenden, schon mit bloßem Auge sichtbaren Höcker der jungen Spürhaaranlagen primär durch Epidermiswucherungen allein gebildet werden, und 2. zu welcher Zeit im Verhältnis zur Anlage des Haarkeims die Papillen-Balganlage erscheint. Vielleicht ist der Schluß zulässig, daß FEIERTAG (7) in Wirklichkeit die jüngsten Stadien der als Ektodermwucherungen erkannten Tastborsten gar nicht zu Gesicht bekommen hat, da er solche erst bei 3,5—4,0 cm langen Embryonen gesehen haben will; und dasselbe läßt sich mit gleichem Recht auch von MAURERS 1. Stadium bei *Talpa* vermuten. Vielleicht beschreitet aber die Sinushaarentwicklung auch beide Wege: das eine Mal legen sich diese Organe auf ebener Unterlage, das andere Mal aber auf der Höhe von Höckern oder dgl. an, die an sich zur Sinushaaranlage nur nebensächliche Beziehungen haben.

Es ist ja heute noch manche Frage der Spürhaarentwicklung ungeklärt, so der Entwicklungsgang der verkümmerten Talgdrüsen, die Frage des Fehlens der zugehörigen Schweißdrüsen u. a. mehr. Diese Seite des entwicklungsgeschichtlichen Problems wurde in jüngster Zeit in meinem Institute am Schweine durch M. EGGERMANN (6) bearbeitet. Die Lösung der hier erörterten Spezialfrage lag nicht im Rahmen jener Untersuchungen. Diese ergaben aber Verschiedenheiten bei jungen Anlagen der Tastborsten, die einer näheren Prüfung wert schienen. Um zu einem möglichst sicheren Schlusse zu kommen, war es notwendig von einer Anzahl von Embryonen aus der fraglichen Entwicklungszeit die Köpfe in toto serienweise zu schneiden. Es wurden in Sublimat oder Zenkerlösung fixierte Embryonen vom Schweine mit Scheitelsteißlängen von 2,0, 2,3, 2,5 und 3,1 cm und ein solcher vom Schafe mit einer Länge von 3,2 cm untersucht.

Bekanntlich trägt das Schwein Sinushaare am oberen und unteren Lide, an der Wange, an der oberen und unteren Lippe und im Kehlgange. Es sind das die Pili supra- und infraorbitales, zygomatici, labiales superiores und inferiores und die Pili submentales im Sinne MAURERS (13). Beim Schafe dagegen kommen nur die Gruppen an beiden Lidern und an beiden Lippen zur Anlage.

Der 2,0 cm lange Schweinsembryo läßt noch jede Sinushaaranlage vermissen; dagegen treten bei 2,3 cm Länge einzelne der Oberlid-, Wangen- und Oberlippenelemente in die Erscheinung (Abb. 1). Sie imponieren im allgemeinen als feine weißliche Punkte. Am Oberlid sitzen solche in der hinteren Hälfte eines stark geschwungenen Bogens auf der Höhe eines unscharfen Wulstes, kleine weißliche Buckel bildend.

Bei günstiger Beleuchtung kann man aber an einzelnen Exemplaren dieser Größe auch in der vorderen Hälfte des Bogens unter der Oberfläche einige verschwommene grauweiße Gewebsverdichtungen erkennen, jüngste Anlagen darstellend. Als flache Erhebungen erscheinen auch die drei Anlagen der Nasenoberlippengegend, von denen nur die obere, die umfangreichste, stärker prominiert. An der Wange finden sich zwei

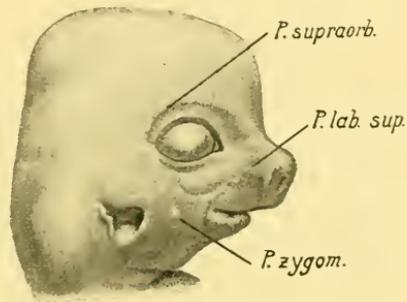


Abb. 1. Sinushaaranlagen, Schwein, 2,3 cm Scheitelsteißlänge. 6:1.

entsprechende Anlagen schräg übereinander: während die obere als fast unsichtbares weißliches Pünktchen imponiert, erscheint die untere an dem abgebildeten Exemplar als unscharf berandeter flacher Buckel von nicht unbeträchtlichem Umfang, in dessen Zentrum ein verwaschener weißer Fleck sich befindet. An anderen Exemplaren der gleichen Größe ist diese Erhabenheit geringer. Im Kehlgange sieht man noch keine Sinushaaranlagen, obwohl später dieses Spürhaarbüschel einen gewissen Vorsprung in der Entwicklung seiner Elemente den anderen gegenüber erreicht. Dagegen hat aber ein flacher, querovaler Hügel im Winkel der beiden Unterkieferwülste sich herausgehoben, die Anlage der „Kehlwarze“, als eines jetzt sanft erhabenen Hautterritoriums, auf dessen Höhe später die Sinushaaranlagen erscheinen werden. An Stelle dieser querorientierten Erhebung war beim 2.0 cm langen Embryo in der Medianen der kurzen Kehlgang-

gangszone eine schmale Koriumleiste nachzuweisen, die gegen den Herzhöcker hin ausläuft, sicher aber nicht als Vorläufer der Kehlwarze aufzufassen ist. Reste von ihr kann man auch noch bei 2,3 cm langen Embryonen in Verbindung mit der Anlage der Kehlwarze konstatieren.

Beim Schweinsembryo von 2,5 cm Scheitelsteißlänge liegen die Verhältnisse für die äußere Lupenbetrachtung noch fast gleich. Ich finde allein die drei Sinushaaranlagen der Nasen-Oberlippe etwas besser als Buckel repräsentiert und deutliche Anlagen im Superzilium auf die ganze Lidbreite ausgedehnt, wobei der den Anlagen unterstellte Wulst noch nicht überall von gleicher Deutlichkeit hervortritt.

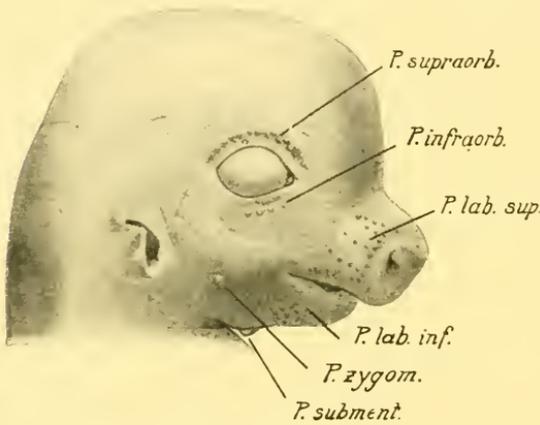


Abb. 2. Sinushaaranlagen, Schwein, 3,1 cm Scheitelsteißlänge 6:1.

Die Kehlwarze läßt anstatt der früheren Leiste median stellenweise eine leichte Längsfurche in die Erscheinung treten, wohingegen aber Sinushaaranlagen in Form von weißen Epithelverdichtungen auf dem großen flachen Hügel noch immer fehlen.

Mit 3,1 cm Scheitelsteißlänge endlich sind alle Sinushaargruppen aufgetreten, wenn auch bei weitem noch nicht

mit der Normalzahl der Einzelhaare (Abb. 2). Die supraorbitalen Anlagen haben der Zahl nach sich bedeutend vermehrt; die weißlichen Pünktchen prominieren zum großen Teil etwas mehr, einzelne erweisen sich aber noch als jünger. Sie sitzen in einer unvollständigen Doppelreihe an der bekannten Stelle in schönem Bogen dem entsprechenden Wulste auf. Am Unterlide — ich schildere die Verhältnisse der in Abb. 2 dargestellten rechten Seite — sind fünf Anlagen ausgebildet, deren hinterste noch sehr undeutlich erscheint und nicht prominiert. Die größeren Punkte treten schwach vor; sie sitzen einem kaum nachweisbaren, lidrandwärts aber doch sich etwas markierenden Wulste auf. Von den Anlagen der Wange ist die obere sehr undeutlich, nur als Punkt zu erkennen (sie scheint später wieder verloren zu gehen),

wohingegen die untere eine ziemlich große ovale Hauterhebung repräsentiert, ein Wärzchen, das bedeutend größer ist als die einzelne Sinushaaranlage z. B. am Superzilium. Mit der Lupe erkennt man auf deren Höhe in Form von kaum vorspringenden Gewebsverdichtungen zwei Sinushaaranlagen, eine größere und eine kleinere. Die Sinushaare der Ober- und Unterlippe sind zu den bekannten, mehr oder weniger deutlichen Reihen geordnet, sie sitzen beim Schweine nicht auf der Höhe von Wülsten (entgegen Talpa) und springen mit Ausnahme der jüngsten als feine Höckerchen leicht vor, nicht unähnlich den Verhältnissen an jungen Mammorganen; ihre durchschnittliche Größe bleibt gegenüber den Elementen des Superziliums etwas zurück, abgesehen davon, daß auch hier einzelne der Anlagen noch eben im Entstehen begriffen sind. Die Kehlwarze tritt nun schroff aus der Umgebung hervor und wird dementsprechend in der Seitenansicht bemerkbar; auf ihr sind mit der Lupe in Querreihen stehende Sinushaaranlagen von verschiedenem Alter als weißliche Punkte sichtbar, die mit wenigen Ausnahmen kaum besonders prominieren.

An einem für die äußeren Verhältnisse noch zu Rate gezogenen Embryo mit 3,8 cm Scheitelsteißlänge sind die Einzelanlagen der Sinushaare in der Gesamtheit entsprechend größer geworden; sie stimmen in den einzelnen Gruppen der Form und Größe nach jetzt ziemlich genau überein und springen deutlicher vor, soweit es sich nicht um immer noch hinzutretende jüngste Anlagen handelt. Obwohl in diesem Entwicklungsstadium die definitive Zahl der Tastborsten noch nicht ganz erreicht sein dürfte (H. MÜLLER, noch unveröffentlicht: vgl. auch dort die Abbildung), spiegeln sich bei dieser Größe die bleibenden Verhältnisse doch schon recht vollkommen.

Die äußere Betrachtung der vier Entwicklungsstadien lehrt also, daß die jüngste Anlage eines Sinushaares als punktförmige Gewebsverdichtung erscheint, die bei etwa zwölffacher Lupenvergrößerung gerade als grauweißer Fleck unter der Oberfläche gesehen werden kann. In diesem Stadium ist die Anlage noch nicht prominent. Das schließt aber nicht aus, daß einzelne von ihnen auf der Höhe von Erhebungen der Haut entstehen, wie das an der Kehlwarze z. B. der Fall ist. Eine solche Erhabenheit hat aber offenkundig mit den Haarbildungen selbst gar nichts zu tun und kann als mehr oder weniger markante Sonderbildung, als Träger bestimmter Tastborstengruppen sich weiterentwickeln und zeitlebens bestehen bleiben. Die erste Anlage der Spürhaare zeigt sich für die Lupenbetrachtung also wesentlich

unter gleichem Bilde wie die der Deckhaare. In der Weiterentwicklung gehen sie aber insofern eigene Wege, als die Sinushaare bei ihrem raschen Wachstum deutlich prominent werden. Die zuerst unter der Oberfläche sitzenden opaken Punkte wachsen, heben sich über diese empor und bilden unter mehr oder weniger ausgedehnter Mitbeteiligung der Haut der nächsten Umgebung die bekannten kleineren oder größeren Höcker. Diese Prominenzen wachsen eine Zeitlang noch weiter, gehen aber zumeist später fast vollständig wieder verloren, wenn das aus der Tiefe vordringende Haar erscheint. Im übrigen wird es Aufgabe der mikroskopischen Untersuchung sein, festzustellen,

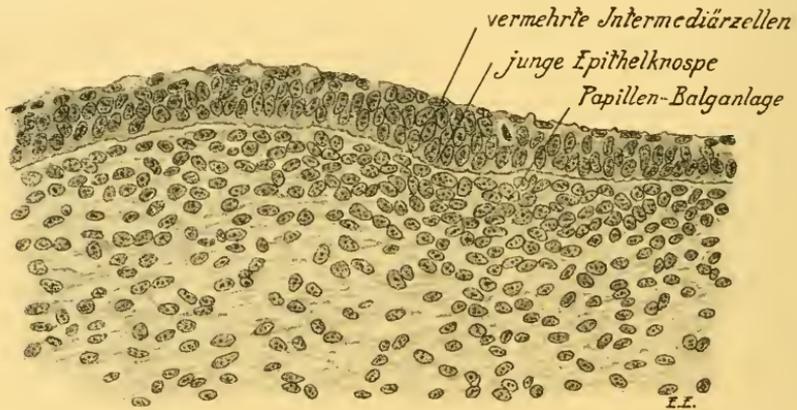


Abb. 3. Jüngste Anlage eines Sinushaares auf der Kehlwarze; Schwein, 2,5 cm Scheitelsteißlänge.

auf welchen geweblichen Veränderungen diese geschilderten, für die Sinushaare charakteristischen Erscheinungen beruhen.

Die Mikroskopie hat die Beobachtungen bei Lupenbetrachtung vollauf bestätigt; bei allen drei Größen von Schweinsembryonen (2,3, 2,5 und 3,1 cm Scheitelsteißlänge) konnten jüngste Anlagen von Tastborsten nachgewiesen werden; im übrigen waren die Sinushaare beim ältesten Exemplare vom Schweine und beim 3,2 cm langen Schafsembryo, dessen Schnittserie schon vorlag, auf einer Entwicklungsstufe angelangt, über die hinauszugehen für unsere Zwecke unnötig war.

Die Anfertigung von Totalschnitten durch den Kopf erleichterte die Beurteilung des Sitzes der Einzelhaare in topographischer Beziehung außerordentlich und ermöglichte die genaue Mikroskopie jeder einzelnen, vielleicht von besonderem Interesse erscheinenden

Haaranlage, wie sie mit der Lupe festgestellt werden konnte. Es ergaben sich aber auch Vorteile für die Beurteilung der Frage, ob eine junge Haarbildung in ebener Grundfläche oder auf der Höhe von Vorwölbungen auftritt.

Die jüngste Sinushaaranlage, die in den Schnittserien einwandfrei festgestellt werden konnte, war mit der Lupe noch unauffindbar gewesen. Es betrifft eine solche — die einzige — an der großen Kehlwarze vom 2,5 cm langen Schweinsembryo. Der Mentalwulst hat, wie unten noch gezeigt wird, von sich aus ein erhöhtes Oberflächenepithel (Abb. 3), indem dort zwischen die basale Zellreihe und das Periderm 1—2 intermediäre Schichten sich einschieben, die in der Nachbarschaft noch fehlen. An einer Stelle etwas neben der Medianebene buchtet sich das Epithel gegen die Unterlage leicht aus. Die Basalzellen werden dort durch eine lokale Vermehrung der Intermediärzellen, unter denen eine Mitose hervortritt (Abb. 3), gegen das Mesenchymgewebe der Unterlage schwach knospenartig vorgewölbt; und diesem leichten Buckel gegenüber, etwas von der Seite her sich anlegend, macht sich auch bereits eine schwache, jedoch deutlich bemerkbare Verdichtung im Koriumgewebe geltend. Wir haben es hier demnach mit dem ersten Auftreten einer lokalisierten epidermalen Wucherung — eines jungen Vorkеims — zu tun, die sogleich von einer parallelen Vermehrung auch der Mesodermunterlage begleitet erscheint. Beide Vorgänge sind schätzungsweise in gleichem Grade ausgebildet, so daß man den Schluß ziehen muß, daß ihre früheste Anlage tatsächlich zur gleichen Zeit in die Erscheinung tritt. Gegenüber der Gesamtheit der Intermediärzellen heben sich die die Haaranlage ausmachenden Elemente nicht ab, und man kann deshalb mit BACKMUND (1) von besonderen subintermediären Zellen nicht reden. Ein noch jüngeres Stadium des Haarvorkеimes zu finden, kann man nicht erwarten, und so darf es wohl als gelungen zu betrachten sein, die Gleichzeitigkeit des Auftretens einer Wucherung in Ektoderm und Mesoderm bei der frühesten Anlage eines Sinushaares einwandfrei festgestellt zu haben.

In voller Ausbildung findet sich das Vorkеimstadium an Sinushaaren der Unterlippe des 2,3 cm langen Schweinsembryo, die mit der Lupe ebenfalls noch nicht sichtbar waren. Dort zeigt sich in der Epidermis eine deutliche linsenförmige Anschwellung (Abb. 4), die nun im Schnitt auch nach außen, gegen die freie Fläche hin, als schwache Prominenz erkennbar wird. Die großen Basalzellen solcher Sinushaaranlagen sind immer noch nicht zu Zylindern ausgewachsen

und werden durch 1—2 Schichten von Intermediärzellen gedeckt, die in dieser Gegend sonst noch fehlen (entgegen den Verhältnissen an der Kehlwarze mit verdicktem Epithel). Obenauf sitzt eine lose Reihe platter Peridermzellen. Die Epithelknospe hebt sich jetzt, im Vorkeimstadium, also keineswegs aus dem übrigen Epithel scharf heraus, wie das später der Fall ist, sobald die typische Meilerstellung der zylindrisch gewordenen Basalzellen sich zeigt, und wie es MAURER als so charakteristisch hingestellt hat. Die basale Vorwölbung gegen das mesodermale Korium ist auffallend deutlicher als die freie obere. Ihr gegenüber findet sich eine außerordentlich dichte Ansammlung

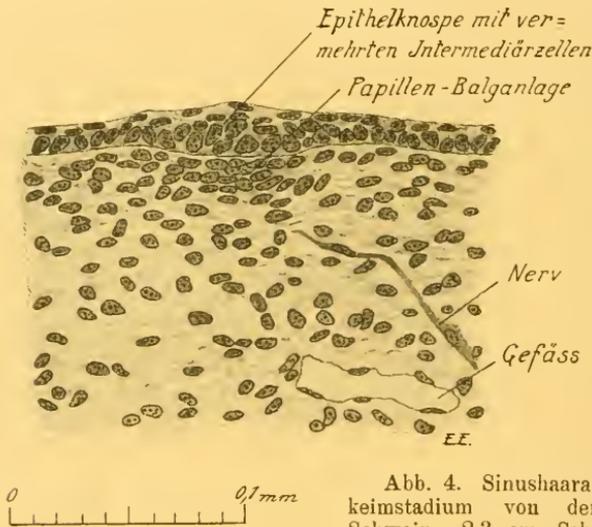


Abb. 4. Sinushaaranlage im Vorkeimstadium von der Unterlippe; Schwein, 2,3 cm Scheitelsteißlänge.

von Mesodermzellen in 3—4facher Lage zu einem querstehenden Polster vereinigt. Diese den Verhältnissen am Deckhaar gegenüber bedeutend früher auftretende Papillen-Balganlage der Tastborsten sitzt gegen das Zentrum der Epidermisknospe etwas verschoben, und in ihrer Nachbarschaft sieht man bereits von der Tiefe her aufsteigende Blutgefäße und Nerven.

Abb. 4 zeigt deutlich, daß die junge Sinushaaranlage am Unterkiefer absolut im Niveau der Oberhaut sich entwickelt; von irgend-einem Höcker des Koriums kann keine Rede sein. Dasselbe Bild findet man cum grano salis aber auch an allen anderen Stellen, wo Tastborsten überhaupt auftreten. Dieses frühe Stadium der Sinushaaranlagen ist noch vollkommen durchscheinend und konnte deshalb

am Totalpräparat mit Hilfe der Lupe (12fache Vergrößerung) nicht nachgewiesen werden. Aus dem mikroskopischen Bilde geht aber auch ohne Zweifel hervor, daß eine solche Anlage für die äußere Betrachtung nicht als Buckel in die Erscheinung treten kann.

Im Vergleich zu dem eben beschriebenen Stadium ist die von BONNET (3) in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte abgebildete, die jüngste bisher bekannte Sinushaaranlage, vom Kaninchen stammend, etwas älter: das ergibt sich aus der Form der basalen Epithelzellen und aus der Größe der Papillen-Balganlage.

Bei Durchsicht der verschiedenen Sinushaargruppen der einzelnen Embryonen trifft man hier und dort gewisse Abweichungen von

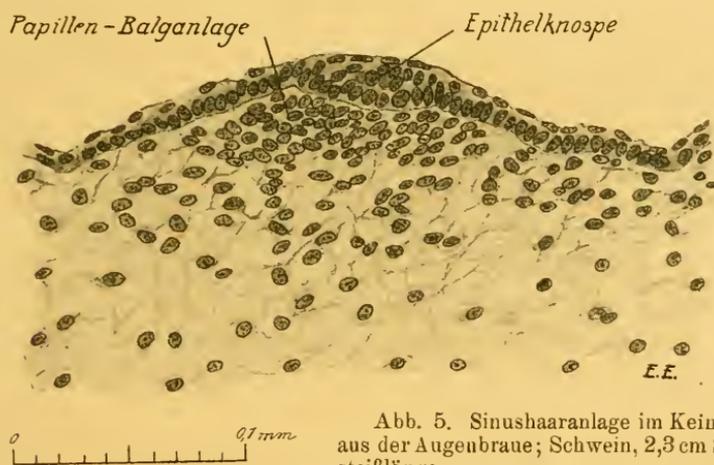


Abb. 5. Sinushaaranlage im Keimstadium aus der Augenbraue; Schwein, 2,3 cm Scheitelsteißlänge.

dem häufigeren, eben beschriebenen Typus. So ergeben die Schnitte durch die in Abb. 2 dargestellte jüngste (kaudale) Anlage der Unterlidtastborsten des 3,1 cm langen Schweinsembryo eine Epithelknospe, die nur flach nach außen vorspringt, gegen die Unterlage aber ganz eben sich abgrenzt. Gleichzeitig erscheint auch die mesodermale Papillen-Balganlage weniger ausgebildet als üblich: es ist gerade der erste Anfang einer Verdichtung im Koniumgewebe nachweisbar, so daß man hier mit gutem Recht von einem gewissen Vorauseilen des ektoblastischen Anteils dem mesodermalen gegenüber sprechen darf.

Mit dem Übergang in das Keimstadium tritt die junge Sinushaaranlage auch äußerlich in die Erscheinung. Die epidermale Linse verdickt sich rasch und die mesoblastische Papillen-Balganlage hält gleichen Schritt. So kommt es, daß der ektodermale Haarkeim, dessen

periphere Basalzellen zylindrisch auszuwachsen beginnen (Abb. 5), nun von sich aus über die Oberfläche emporsteht, und daß er durch die mächtig an Umfang zunehmende Papillen-Balganlage als Ganzes aus dem Niveau der Hautoberfläche herausgehoben wird. Dadurch entstehen stumpfkegelförmige Hügel, deren Gipfel die Haaranlage krönt. Bei der einen Form tritt die besondere Erhabenheit der linsenförmigen Epidermisknospe in den Hintergrund, während die Koriumerhebung einen ganz bedeutenden Umfang annehmen kann (Abb. 5 und Abb. 6). Das sind Bilder, wie sie FEIERTAG (7) in seiner 2. Abb.

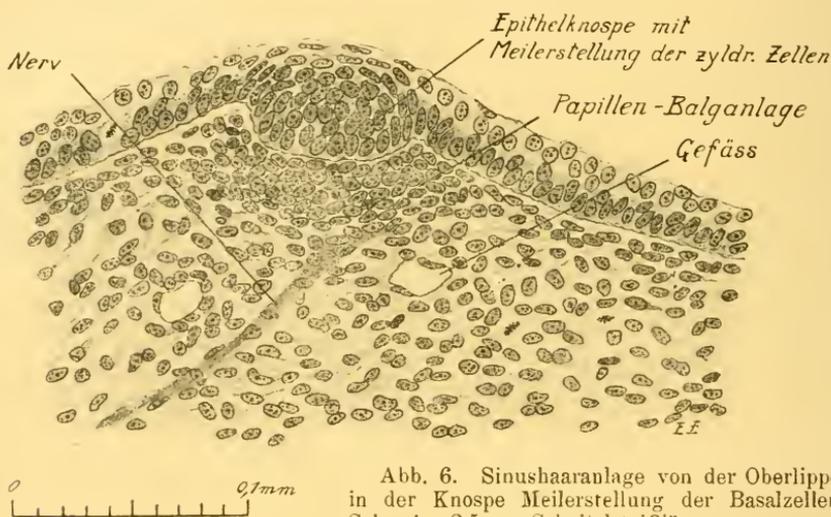


Abb. 6. Sinushaaranlage von der Oberlippe; in der Knospe Meierstellung der Basalzellen; Schwein, 2,5 cm Scheitelsteißlänge.

dargestellt hat, und auch MAURERS (12) jüngstes Stadium (Abb. 3) gehört hierher. Zumeist beschränkt sich die Papillen-Balganlage solcher Stadien auf einen schief unter dem Haarkeim sitzenden, mehr oder weniger großen Abschnitt des Koriumberges, und der nicht unbedeutende Rest zeigt eine wesentliche Verdichtung seiner Mesenchymzellen nicht. Hierher gehören beim Schweine und Schafe in dieser Entwicklungszeit die Sinushaare der Lider und der Wange und auch einzelne Tastborsten aus der Nasengegend, während die Großzahl an der oberen und die Elemente der unteren Lippe einer zweiten Form angehören, bei der die Prominenz sich in der Hauptsache auf den epidermalen Anteil beschränkt. Die Koriumerhebung tritt hier zunächst nur sehr wenig in die Erscheinung; die Papillen-Balganlage versenkt sich vielmehr in die Tiefe des Mesoderm-lagers. Auf der anderen Seite aber

springt die Epithelknospe bedeutend schärfer nach außen vor als bei dem erstgenannten Typus. Aus diesem Grunde erscheinen die Sinushaaranlagen jener Gruppen bei Lupenbetrachtung weniger umfangreich als die der vorerwähnten Gegenden. Es existieren aber Zwischenstufen zwischen beiden Extremen, und später, wenn der Haarzapfen ausgewachsen ist, nähert sich diese Form vollständig der anderen (EGGERMANN, 6).

An solchen Haarkeimen (Abb. 6) sind die Basalzellen nun zum großen Teil zylindrisch geworden und nehmen ausgesprochene Meiler-

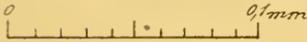


Abb. 7. Sinushaaranlage von der Oberlippe mit Bläschen in der zum jungen Zapfen auswachsenden Knospe; Schwein, 3,1 cm Scheitelsteißlänge.

stellung an, indem sie einen vielzelligen Kern von intermediären Elementen umschließen. Die basale Grenzhaut ist tief vorgewölbt und die Peridermschicht mehr oder weniger hoch emporgehoben (s. oben). Gleichzeitig hat die Papillen-Balganlage stark an Umfang und Dichte ihrer Zellen zugenommen, sie zeigt im übrigen aber etwas wechselnde Größe und die bekannte unsymmetrische Lage. Ihre Blutgefäße und Nervenstämmchen treten jetzt schon in auffallender Ausbildung hervor. Vergleicht man dieses Keimstadium einer Tastborste mit dem gleichaltrigen eines Fellhaares (STÖHR und BACKMUND, Abb. 2 und 3), das nur erst eine verschwindend kleine Mesodermverdichtung erkennen läßt, so tritt der Unterschied zwischen beiden jetzt schroff zutage.

Die weitere Entwicklung bis zum voll ausgebildeten Haarkeim, welcher der Form nach der Abb. 4 von STÖHR und BACKMUND entspricht und mit dem unsere Betrachtung abgeschlossen werden soll,

läuft derart ab, daß epidermaler und mesoblastischer Anteil in gleichem Maße sich weiter vergrößern. Die Ausbauchung der Linse gegen das Korium wird bedeutender: sie springt in tiefem Bogen schließlich derart gegen die Papillen-Balganlage vor, daß diese zu einer den Keim halbmondförmig umfassenden Schale umgewandelt wird (Abb. 7). Die Basalzellen sind inzwischen durchgehends zylindrisch geworden, und im Zentrum der Vorwölbung wird das von BACKMUND (1) an den Fellhaaranlagen der Katze entdeckte feine Bläschen sichtbar, welches M. ZSCHOKKE (16) übrigens auch an jungen Mammarknospen beim Rinde in ähnlicher Weise gefunden hat. Über diesem schließt ein dicker Ballen von Intermediärzellen die Kugel der Anlage ab, die von der teilweise doppelten Lage von Peridermzellen zugedeckt wird. Dabei erscheint das Epidermalgebilde nach außen nicht allzustark erhaben, weniger als es die Abb. 7 vermuten läßt, da das dort dargestellte Haar an der Kante von zwei im Winkel aufeinanderstoßenden Flächen gelegen ist. Es handelt sich um einen Keim aus der Oberlippengruppe, welcher der schmalen Form der Sinushaarhügel entspricht. Die Papillen-Balganlage hat sich fast in noch rascherem Tempo auch vergrößert. Als dicht gefügter und scharf begrenzter Mesenchymzellballen stößt sie vom Haarkeim aus weit ins lockere Mesenchymgewebe vor, weiter noch, als es die Abbildung wiedergeben kann, da die Längsachse der Anlage eine schiefe, nasale Richtung einschlägt, wir es hier aber mit einem Segmentalschnitt zu tun haben. Nach aufwärts umfaßt die mesodermale Bildung den Keim bis hoch hinauf; und bereits erscheint die erste Sonderung in Papille und Balg angedeutet.

Am 3,1 cm langen Schweinsembryo finden sich die eben geschilderten ältesten Stadien am Oberlid und an der Oberlippe. Jener Unterschied, der sich an jüngeren Entwicklungsstufen hinsichtlich des Sitzes in der Ebene oder auf dem Gipfel einer Erhöhung geltend machte, fängt an, sich zu verringern; später geht er bis auf gewisse, noch zu erörternde Besonderheiten am Wangenbüschel, wie schon erwähnt, ganz verloren. Beim Schafsembryo von 3,2 cm Länge sind an Ober- und Unterlid bezüglich des Baues der ältesten Sinushaaranlagen die gleichen Bilder zu beobachten; die Epithelknospen erscheinen etwas breiter als die entsprechenden beim Schweine; sie nähern sich also mehr der Plattenform, wie sie MAURER bei Talpa beobachtete. Im übrigen erweisen sich beim Schafe die Sinushaaranlagen der Oberlippe und insbesondere die der Unterlippe gegenüber der großen Menge in den anderen Gebieten durchschnittlich als jünger.

Zum Schlusse bedarf die Fühlhaargruppe der Wange und des Kehlganges beim Schweine noch einer kurzen Betrachtung. In der Wangengegend legt sich in der Regel an doppelter Stelle eine Sinushaargruppe an; nach unseren Untersuchungen dürfte die obere von beiden rasch wieder zurückgebildet werden. Die bleibende untere Gruppe, die schon einige Male berührt wurde, findet sich am jüngeren Objekt von 2,3 cm Scheitelsteiflänge bereits in einem ziemlich vorgeschrittenen Stadium. Sie stellte schon einen unscharf begrenzten Hügel dar (Abb. 1), auf dessen Gipfel als verschwommene Gewebsverdichtung die eigentliche Tasthaaranlage zu sehen war. Am 3,1 cm langen Embryo hat sich der Hautbuckel weiter vergrößert und an einer Abfallseite sitzt neben der zentralen, deutlich als weißer Punkt imponierenden eine zweite Sinushaaranlage, die eben gerade in die Erscheinung getreten ist (Abb. 2). Bei 3,8 cm Scheitelsteiflänge konstatiert man eine noch markantere Hauterhebung und auf deren Höhe zwei ebenfalls schärfer hervorstechende Sinushaarbildungen. Dieser geschilderte Hautbuckel am Wangenbüschel bleibt während der ganzen Entwicklung bestehen, und selbst im postfötalen Leben ist er als flache Warze nachzuweisen. Wie die mikroskopische Untersuchung gezeigt hat, handelt es sich bei diesem Buckel an der Wange nicht um eine primäre, sondern offenkundig um eine sekundäre Erhebung des Koriums, die einsetzt, sobald die Papillen-Balganlage des betreffenden Sinushaars stärker zu wachsen beginnt, und die deshalb rasch so bedeutend in die Erscheinung tritt, weil in direkter Nachbarschaft des ersten ein zweites Sinushaar sich entwickelt. Etwas Ähnliches beobachtet man auch an den Lidern, insbesondere an den oberen. Auch dort sitzen die jüngsten Sinushaaranlagen zunächst in ebener Fläche. Sobald sie aber dem Keimstadium sich nähern, entwickeln sie eine außerordentliche Aktivität in der Papillen-Balganlage und eine damit in Verbindung stehende Prominenz. Da aber die Einzelelemente sehr dicht beieinander liegen, entsteht durch Zusammenfluß am Oberlid in dem geschilderten Bogen — zunächst kaudal, dann aber auch nasal und endlich zusammenhängend — ein halbkreisförmig geschlossener Wulst, über den jede Sinushaaranlage in besonderem leichten Hügel sich emporhebt. Später aber geht der sekundär entstandene Wulst über dem Augenlid wieder verloren, anscheinend von dem Momente ab, in welchem die Tastborsten der Augenbraue mit dem Wachstum des Schädels weiter auseinander zu liegen kommen. Am Unterlide treten all diese Erscheinungen weniger deutlich zutage. Ein ganz gleiches Bild von Längswülsten mit aufsitzenden

flachen Hügeln hat ja auch MAURER an der Oberlippe des Maulwurfs beobachtet. Er deutete aber — nach meinen Erfahrungen beim Schwein irrtümlicherweise — den Koriumwulst als das Primäre und die Haaranlagen als das Sekundäre im zeitlichen Auftreten. Es wäre der Mühe wert, nachzuprüfen, ob nicht auch bei *Talpa* in noch jüngeren Studien, als sie MAURER vorlagen, ähnliches wie beim Schweine gefunden werden könnte.

Anders liegen die Verhältnisse am Kehlbüschel des Schweins. Schon beim 2,3 cm langen Embryo findet sich im Kehlgange eine flache querovale Hauterhebung, zu einer Zeit, in der Sinushaaranlagen daselbst noch gänzlich fehlen. Der Wulst nimmt die ganze Breite des Kehlganges im Winkel zwischen den Unterkieferbögen ein und ist von einem gleichmäßig gewucherten Epithel überzogen, in dem man aber eine gemeinsame Voranlage von Sinushaaren wohl nicht erblicken darf. Erst bei 2,5 cm Scheitelsteißlänge konnte mit Hilfe des Mikroskopes an dem weitergewucherten Mentalwulste die erste Sinushaaranlage in ihren frühesten Anfängen nachgewiesen werden (Abb. 3), zu einer Zeit, in der an anderen Stellen die Fühlhaare schon das Vorkeimstadium überschritten haben. Die junge Anlage steht auch hier im Niveau der Epidermis und erst in zweiter Linie kommt es zum Emporsteigen über die Kontur des Hügels. Bald erscheinen auch die übrigen Sinushaaranlagen (8—10) auf dem Höcker, und später entwickeln sich diese so rasch weiter, daß sie eine Zeitlang den übrigen Gruppen gegenüber im Ausbildungsgrad sogar vorausseilen (EGGERMANN). Die Kehlwarze hat also eine gewisse Selbständigkeit, was sich auch darin ausdrückt, daß sie fortan sich weiterbildet und beim erwachsenen Tiere als die bekannte, unter Umständen außerordentlich große Erhabenheit sich erhält. Bei oberflächlicher Betrachtung möchte man glauben, daß im Kehlgange ein Fall gefunden wäre, der der Ansicht von FEIERTAG (7) oder besser der von MAURER (12) entspräche, daß als Vorläufer des Sinushaares eine „Koriumpapille“ sich ausbilde. Von einer solchen Deutung kann wohl aber aus dem Grunde keine Rede sein, weil auf der Höhe dieses Hautbuckels nicht nur eine, sondern eine ganze Anzahl von Sinushaaren sich anlegt und später auf ihm eine nicht minder große Menge auch von Deckhaaren erscheint, wie das übrigens auch auf dem sekundär auftretenden Buckel des Wangenbüschels und auf dem wieder verstreichenden Wulst im Gebiete der Augenbraue der Fall ist. Es weichen demnach auch die Tastborsten des Kehlgangbüschels

in ihrer ersten Anlage keineswegs von dem Typus der anderen Gruppen ab.

Unsere Untersuchungen haben mit Rücksicht auf die ersten Vorgänge bei der Entwicklung der Sinushaare ein übereinstimmendes Bild in makroskopischer und in geweblich-struktureller Beziehung gezeitigt. So ermöglichen die Ergebnisse eine sichere Stellungnahme zu den über den gleichen Gegenstand in der Literatur niedergelegten Anschauungen.

Die von FEIERTAG (7) als erste Anlagen der Sinushaare gedeuteten Hügel der Haut haben mit Haaranlagen nichts zu tun. Ich halte die in seinen Abbildungen Nr. 1 und 2 links dargestellten Buckel für Faltungen, wie sie bei der Fixierung und Härtung hier und dort in Gegenden mit leicht verschiebbarer, zarter Haut entstehen können. FEIERTAG hat die jüngsten Stadien der Sinushaarentwicklung gar nicht zu Gesicht bekommen, denn diese präsentieren sich äußerlich nicht als Erhabenheiten der Hautoberfläche, sondern vielmehr — genau wie bei den Fellhaaren — als feine opake Pünktchen, die Gewebsverdichtungen unter der freien Fläche entsprechen. Ja, es kann in der frühesten Entwicklungsstufe eine Sinushaaranlage von außen her mit optischen Mitteln überhaupt nicht erkannt werden; eine Zeitlang ist sie für die Lupenbetrachtung noch unsichtbar. Wir konnten zeigen, daß die Vorgänge der ersten Sinushaarbildung unter der Oberfläche ablaufen und daß es sich bereits um fortgeschrittene Stadien handelt, wenn einmal eine nennenswerte äußere Prominenz sich ausgebildet hat. Man muß aber MAURER (12) und KEIBEL (8) nicht nur beipflichten, wenn sie die von KÜLLIKER (9) aus den FEIERTAG'schen Schilderungen gezogenen Schlußfolgerungen ablehnen, daß die ersten Vorgänge der Sinushaarbildung im Mesodermalgewebe ablaufen: Wir kommen zum Schlusse, daß die jüngsten Anlagen genetisch mit irgendwelchen Erhebungen der Haut (des Koriums) überhaupt nicht in Verbindung gebracht werden dürfen. Es besteht vielmehr BONNETS (2) Auffassung zu Recht, daß die erste Prominenz, durch welche ein junges Sinushaar an der Hautoberfläche sich bemerkbar macht, zunächst einmal durch eine Epidermiswucherung erzeugt wird. BONNET hat aber — wie auch MAURER — in seinen ersten Stadien schon fortgeschrittenere Anlagen vor sich gehabt. Im übrigen gestalten sich die frühesten Vorgänge der Tasthaarentwicklung derart, daß in der Regel beide Keimblattanteile zu gleicher Zeit zu wuchern beginnen. Nur in Ausnahmefällen läßt sich an sehr jungen Anlagen ein gewisser zeitlicher Vor-

sprung am Ektoblast erweisen; die bei weitem größere Zahl jüngerer Stadien deutet auf Gleichzeitigkeit im Auftreten der ektodermalen und mesoblastischen Anteile hin. Mit der Erkenntnis aber, daß die erste Anlage auch der Sinushaare im Niveau der Epidermis erscheint und daß — wenn überhaupt — sie erst sekundär auf die Höhe einer Lederhautpapille gelangt, fallen alle Scheingründe dahin, die dieser Koriumerhebung einen primären Anteil an der Sinushaarbildung zusprechen und gegen die auch MAURER, allerdings in anderem Sinne, anzukämpfen strebte.

Die Ursache zur Sonderstellung der Sinushaare den Deckhaaren gegenüber dürfte allein darin zu suchen sein, daß entsprechend der späteren bedeutenden Mächtigkeit des Balges und seines Zubehörs (Blutgefäße, Nerven und Papille) dieser von Anfang an außerordentlich umfangreich angelegt wird und zeitlich im Auftreten so weit vorrückt, daß er sogleich mit der ersten Epidermisanlage erscheint. Es ist demnach nur eine Beschleunigung des Auftretens der Papillen-Balganlage am Sinushaar dem Fellhaar gegenüber zu konstatieren, eine Heterochronie, wenn man will; durchaus aber handelt es sich nicht um prinzipiell verschieden zu beurteilende Vorgänge in der Anlage der ektoblastischen und mesodermalen Anteile beider Haarformen. Der Buckel, der im Verlaufe der Sinushaarentwicklung nach der ersten Anlage regelmäßig auftritt, ist zum großen Teil eine Folgeerscheinung der mächtigen Papillen-Balgausbildung. Ein solcher ist aber im übrigen durchaus nicht auf die Tastborsten beschränkt; man braucht sich nur der Ausführungen W. KRAUSES (10) zu erinnern, nach denen beim Schweine die besonders starken Deckhaare in der Nackengegend im Zapfenstadium ebenfalls Buckelbildungen im Korium zur Folge haben.

Eine Eigentümlichkeit mikroskopischer Art zeigen die Sinushaare in ihrer ersten Anlage einzig darin, daß (wenigstens beim Schweine) deren Basalzellen erst relativ spät zu Zylindern auswachsen. Doch kann diese Tatsache durchaus nicht im Sinne einer Sonderstellung Verwertung finden.

Literatur.

1. BACKMUND, K., Entwicklung der Haare und Schweißdrüsen der Katze. Anat. Hefte 26, 1904, S. 315.
2. BONNET, R., Grundriß der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.
3. BONNET, R., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. 3. Aufl. Berlin 1918.

4. BOTEZAT, E., Phylogenese des Haares der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. 47, 1914, S. 1.
5. DIEM, F., Beiträge zur Entwicklung der Schweißdrüsen an der behaarten Haut der Säugetiere. Anat. Hefte 34, 1907, S. 187.
6. EGGERMANN, M., Über die Entwicklung der Sinushaare des Schweines. 6. Beitrag zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren. Diss. Zürich. 1919.
7. FEIERTAG, J., Über die Bildung der Haare. Diss. Dorpat 1875.
8. KEIBEL, F., Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ergebn. der Anat. und. Entwicklungsgesch. 5, 1895, S. 619.
9. KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1879. S. 790.
10. KRAUSE, W., Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane. In O. HERTWIGS Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere. Bd. 2, I. Teil, III. Kap. Jena 1906.
11. MARTIN, P., Beitrag zur Entwicklung der Sinushaare unserer Haussäugetiere. Zeitschr. f. Tiermedizin 10, 1884, S. 112.
12. MAURER, F., Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen, und deren gegenseitige Beziehungen, ein Beitrag zur Phylogenie der Säugetierhaare. Morph. Jahrb. 18, 1892, S. 717.
13. MAURER, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
14. STÖHR, PH., Entwicklungsgeschichte des menschlichen Wollhaares. Anat. Hefte 23, 1904, S. 1.
15. UNNA, P., Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikr. Anat. 12, 1876, S. 665.
16. ZSCHOKKE, M., Die Entwicklung des Ausführungsgangsystems der Milchdrüse. Untersuchungen beim Rind. 5. Beitrag zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren. Diss. Zürich und Arch. f. mikr. Anat. 93, Abt. I, 1919, S. 184.

Zürich, im März 1919.

Buchbesprechung.

Fischer, Bernhard. Zur Neuordnung des medizinischen Studiums und Prüfungswesens. J. F. Lehmanns Verlag, München, 1919. Preis geheftet 2,80 M.

Zu der neuerdings lebhaft erörterten Frage nach der Neuordnung des medizinischen Bildungswesens nimmt der Frankfurter Pathologe B. FISCHER in einer Schrift Stellung, die auf gründlicher Beschäftigung mit der behandelten Frage beruht und ein bis ins einzelne gehendes umfangreiches Programm entwickelt. Für die berechtigten Forderungen der Gesamtbevölkerung zum Besten der Kranken wie für das geistige und körperliche Wohl der angehenden Ärzte tritt FISCHER mit gleicher Wärme ein und macht auch in der Einleitung beachtenswerte Vorschläge zu einer nicht nur scheinbaren Förderung der Kriegsteilnehmer unter den Medizinstudierenden. Jeder, den die gleichen Bestrebungen leiten, wird mit lebhafter Teilnahme den Ausführungen FISCHERS folgen, die zur Klärung der schwierigen Frage beitragen, auch wenn sie nicht überall vollen Beifall finden werden. — Die Abhandlung zerfällt in drei Teile. Der erste behandelt die Neuordnung des medizinischen Studiums, der zweite die Neuordnung des Prüfungswesens und im dritten wird ein bis in die Einzelheiten ausgearbeiteter Studienplanentwurf vorgelegt. — Als Ziel des Studiums bezeichnet FISCHER eine gründliche wissenschaftliche Ausbildung

des jungen Arztes, die als Grundlage für weiteres selbständiges Arbeiten dienen kann, und außerdem eine praktische und technische Schulung, soweit sie der praktische Arzt zur Ausübung seines Berufes wirklich braucht. Zur Erreichung dieses Zieles fordert FISCHER eine Verlängerung der klinischen Studienzeit durch Aufgabe des praktischen Jahres und Einbeziehung der dadurch gewonnenen zwei Semester in die Studienzeit. Der dadurch erzielte Zeitgewinn soll in erster Linie dazu verwendet werden, die bisherige Überlastung der Studierenden mit Vorlesungs- und Kursstunden aufzuheben. Dadurch soll der Studierende die Möglichkeit bekommen, sich eingehender als bisher dem Lesen guter Lehrbücher zu widmen, um die in den Vorlesungen gewonnenen Kenntnisse zu befestigen und zu vertiefen. Die übrigbleibende Zeit würde teils für die Pflege anderweitiger geistiger Interessen, teils für die körperliche Ausbildung und Kräftigung durch Turnen, Sport und Spiel verwandt werden. In den von den Fakultäten aufzustellenden Studienplänen will FISCHER nur die zur Ausbildung für unbedingt erforderlich gehaltenen Vorlesungen und Kurse verzeichnet haben. Die Stunden für diese Pflichtvorlesungen sollen so gelegt werden, daß in den Semestern, für die sie in Betracht kommen, Kollisionen ausgeschlossen sind und keine ungenützten Stunden dazwischen freibleiben. Die Notwendigkeit größter Sparsamkeit mit Zeit und Kräften wird von FISCHER mit vollem Recht betont, führt ihn aber auch zu einzelnen Forderungen, die m. E. zu weit gehen, wie z. B. den einheitlichen Schuljahrsbeginn in ganz Deutschland. Nicht mehr als 6 Stunden täglich, 30 Stunden wöchentlich sollen für Pflichtvorlesungen in Aussicht genommen und diese so gelegt werden, daß zwei Nachmittage in der Woche ganz frei bleiben. Für den Inhalt und Umfang der Lehrplanvorlesungen und Kurse verlangt FISCHER eine Bindung des Dozenten durch staatliche Bestimmungen. Nach Anhörung der gesamten Fachvertreter aus ganz Deutschland, der Fakultäten und Vertretungen der praktischen Ärzte soll festgesetzt werden, was in den Lehrplanvorlesungen zu bringen ist, und der Dozent verpflichtet sein, das gesamte Gebiet vollständig abzuhandeln. FISCHER glaubt, daß durch dieses Verfahren die Lehrfreiheit nicht ernstlich angetastet würde, da es ja jedem Dozenten freistehe, neben den pflichtmäßigen Vorlesungen in einer ihm geeignet erscheinenden Weise andere Gebiete zu behandeln. Dieser Meinung vermag sich Ref. nicht anzuschließen. Die Ansichten berufener Fachvertreter werden zudem über den Umfang des Lehrstoffes vielfach sehr voneinander abweichen. — In den ersten beiden Semestern soll sich der junge Mediziner nur mit Naturwissenschaften beschäftigen. Eine Einschränkung der bisherigen naturwissenschaftlichen Ausbildung hält FISCHER nicht für wünschenswert. Dagegen strebt er an, daß in Chemie und Physik, Zoologie und Botanik mehr als bisher Rücksicht auf die Bedürfnisse der Mediziner genommen wird. Es würde dies am besten in der Weise geschehen, daß besondere Vorlesungen in diesen Fächern nur für Mediziner abgehalten werden. Die Einführung eines experimentell-biologischen Kurses wird angeregt. Am Schluß des zweiten Semesters soll eine erste Vorprüfung in Chemie, Physik, Zoologie und Botanik abgelegt werden. Mit Recht erwartet FISCHER von dieser Anordnung des Studiums eine bessere Vorbildung als bisher für das Studium der Anatomie und Physiologie. FISCHERS Vorschlag, daß die jungen Mediziner in den Ferien Krankenwärterdienste tun sollen, ist wohl zu begrüßen unter der Voraussetzung, daß die klinischen Studien erst im 6. Semester beginnen. Das 3. bis 5. Semester bestimmt FISCHER für das Studium der Anatomie und Physiologie. Gleichzeitig soll der junge Mediziner Vorlesungen über Philosophie, Psychologie und allgemeine Pathologie hören. Am Schluß des 5. Semesters soll eine zweite Vorprüfung in Anatomie, Physiologie und allgemeiner Pathologie stattfinden. — Eine Beschränkung des Unterrichtes auf praktische Übungen und Repetitorien hält FISCHER nicht für richtig. Zu einer wissenschaftlichen Ausbildung können Vorlesungen mit Demonstrationen nicht entbehrt werden. — Auf FISCHERS Vorschläge über die Verteilung der Fächer auf die verschiedenen Semester kann hier nicht im einzelnen eingegangen werden.

Die Angaben aber, die er zur Regelung des anatomischen Unterrichtes macht, dürfen nicht unwidersprochen bleiben. Für das 3. Semester ist eine vierstündige Vorlesung über Osteologie und Myologie neben einer sechsstündigen über Anatomie I vorgesehen. Das verstößt gegen einen von FISCHER selbst aufgestellten Grundsatz, daß nicht gleichzeitig Materien behandelt werden sollen, die sich aufeinander aufbauen. Ich würde es für richtiger und möglich halten, die Osteologie bereits im 2. Semester zu bringen, wie ich überhaupt glaube, daß der anatomische Unterricht um so wirkungsvoller sein wird, je mehr er sich auf eine größere Zahl von Semestern verteilt. Die räumlichen Vorstellungen vom Bau des Körpers werden nach meinen Erfahrungen erst dann wirklich lebendiges geistiges Eigentum, wenn sie gelernt, vergessen und wieder gelernt sind. Gewiß kann auf manche Feinheiten ohne Schaden für die ärztliche Ausbildung und zum Besten des stark belasteten Gedächtnisses verzichtet werden. Aber trotzdem halte ich es für ausgeschlossen, in einem Semester Präpariersaaltätigkeit sich ausreichende Kenntnisse zu erwerben, zumal Anatomie II erst in demselben Semester gehört werden soll. Ich würde es für ausreichend halten, wenn in zwei Semestern je 10—12 Stunden wöchentlich, aber unter voller Ausnutzung und nach guter Vorbereitung, präpariert würde. Nicht die Forderungen des Anatomen und seine Ansprüche im Examen pflegen die Studierenden in den Präpariersaal zu treiben und hier festzuhalten, sondern der glühende Wunsch des Studierenden selbst, den menschlichen Körper möglichst gründlich am selbsthergestellten Präparat kennen zu lernen. Wie oft ist das in den letzten Semestern zu lebhaftem Ausdruck gekommen, als die übermäßige Beanspruchung des Leichenmaterials zu gewissen Einschränkungen bei der Verteilung und Zurückhaltung gegenüber den Wünschen der Studierenden zwang!

Auf FISCHERS Ansichten über den klinischen Teil des Studiums soll hier nur in Kürze eingegangen werden. Die als notwendig anerkannte verstärkte praktische Ausbildung soll der Kandidat der Medizin im praktischen Krankenhausdienst während der langen Ferien in der siebensemestrigen Studienzeit erhalten. In welcher Weise das geregelt werden könnte, wird von FISCHER eingehend erwogen. Für den klinischen Unterricht während des Semesters wird vor allem eine Vermeidung der bestehenden Überlastung mit Unterrichtsstunden angestrebt, um die Ausbildung in den Hauptfächern vertiefen zu können. Eine weitere Begünstigung von Spezialfächern wird nicht in Aussicht genommen. Über die Ausbildung in der topographischen Anatomie äußert sich FISCHER nicht näher. Es geht aber aus dem in Teil 3 mitgeteilten Studienplan hervor, daß FISCHER für das 12. Semester (Winter) eine zweistündige Vorlesung in Aussicht nimmt. Das scheint mir zu kurz, wenn man bedenkt, daß der Kandidat seit sieben Semestern keine Gelegenheit mehr gehabt hat, sich mit Anatomie gründlich zu beschäftigen. Jeder Lehrer der topographischen Anatomie wird aus den Fragen seiner Schüler wissen, daß dem Kandidaten während des klinischen Unterrichtes öfters Bemerkungen über anatomische Verhältnisse begegnen, die er nicht vollständig versteht und zu deren näherer Aufklärung, namentlich am Präparat, ihm Zeit und Gelegenheit fehlt. Das wird um so stärker hervortreten, je mehr der vorklinische Unterricht in Anatomie verkürzt wird. Ich glaube also, daß eine dreistündige Vorlesung, selbst im Wintersemester, notwendig ist, wenn genügend Zeit für die besonders wichtigen Demonstrationen und für die Erörterung der äußeren Körperform und der Anatomie am Lebenden bleiben soll, deren Berücksichtigung von manchen Seiten, m. E. mit vollem Recht, gefordert worden ist.

Der zweite Teil der Schrift befaßt sich mit der Neuordnung des medizinischen Prüfungswesens. Die jetzige Prüfung gibt nicht die Gewähr, daß der ärztliche Stand von völlig minderwertigen Individuen freigehalten wird. Dieser Mangel soll durch verschiedene Maßregeln beseitigt werden. Aus den Einzelangaben über den Ablauf der Prüfung seien nur einige Punkte hervorgehoben, die die Anatomie als Prüfungsfach betreffen. Für die zweite Vorprüfung sieht FISCHER eine Prüfung von mindestens 15 Minuten Dauer je

in Anatomie und Physiologie vor. Das erscheint mir als eigentlicher Abschluß der anatomischen Ausbildung zu kurz und bietet nicht genügend Gewähr, daß das vorgebrachte Wissen nicht nur ein Auswendiggelerntes ist. Die ärztliche Hauptprüfung zerlegt FISCHER in einen theoretischen Teil, der nach Abschluß des 9. Semesters abzulegen ist, und eine Schlußprüfung am Ende des 12. Semesters. In der letzteren ist für die topographische Anatomie ein halber Tag bestimmt. Das steht nicht damit im Einklang, daß während der sieben Semester nach der zweiten Vorprüfung für die ganze anatomische Weiterbildung eine zweistündige Vorlesung über topographische Anatomie vorgesehen ist. Das Doktorexamen soll völlig fortfallen und die Doktorwürde demjenigen approbierten Arzt erteilt werden, der eine brauchbare wissenschaftliche Arbeit der Fakultät vorlegt. Den Vorschlag FISCHERS, daß auch die Extraordinarien und älteren Dozenten als Examinatoren heranzuziehen sind, halte ich für sehr beachtenswert, einerseits zur Entlastung der über Gebühr durch geschäftliche Angelegenheiten in Anspruch genommenen Ordinarien, andererseits zur Förderung der am Unterricht stark beteiligten übrigen Dozenten. Die Erfahrungen im Examen geben wichtige Anregungen für Handhabung der Lehrtätigkeit. Der Wert einer Vorlesung gewinnt in den Augen der Studierenden erheblich, wenn der betreffende Lehrer auch Examinator ist, und eine Mehrzahl von Examinatoren bewahrt den Prüfling vor Einseitigkeit.

Im dritten Teil des Heftes ist die Zahl der Stunden, die jeder einzelnen Pflichtvorlesung zufallen sollen, im einzelnen zusammengestellt. Am Schluß wird noch in aller Kürze eine zweite Lösung für das Problem des medizinischen Studiums gegeben, in welcher nur vier vorklinische Semester vorgesehen sind, zwei naturwissenschaftliche und zwei für Anatomie, Physiologie und Pathologie. Darauf sollen sechs klinische Semester folgen, die mit einer theoretischen Hauptprüfung abschließen, und nach weiteren zwei Semestern praktischer Krankenhaustätigkeit die Schlußprüfung stattfinden. Für diese Einteilung gilt bezüglich des anatomischen Unterrichtes das oben bereits Gesagte, zumal FISCHER auch noch den Krankenwärterkurs in die zugehörigen Ferien gelegt haben will, wodurch die anatomisch-physiologische Studienzeit eine weitere, nicht erträgliche Verkürzung erführe. H. v. EGGELING.

Personalia.

Frankfurt a. M. Prof. H. BLUNTSCHLI hat den an ihn ergangenen Ruf als Nachfolger von Prof. E. GÖPERT im Ordinariat und die Leitung der anatomischen Anstalt angenommen.

Helsingfors. Prof. RUDOLF KOLSTER ist 1918 gestorben.

Wien. Prof. H. OBERSTEINER ist nach Überschreitung der gesetzlichen Altersgrenze von der Professur und Leitung des interakademischen Cerebralinstitutes für Hirnforschung an der Wiener Universität zurückgetreten. Zu seinem Nachfolger wurde Prof. OTTO MARBURG ernannt.

Königsberg i. Pr. Prof. W. BERG, Privatdozent und Prosektor an der anatomischen Anstalt, wurde mit Wirkung vom 1. September 1919 ab zum Abteilungsvorsteher am gleichen Institut ernannt.

INHALT. Aufsätze. Martin Heidenhain, Neue Grundlegungen zur Morphologie der Speicheldrüsen. Mit 8 Abbildungen. S. 305–331. — Otto Zietzschmann, Beiträge zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren. 7. Die früheste Entwicklung der Sinushaare des Schweines. Mit 7 Abbildungen. S. 332–349. — **Buchbesprechung.** FISCHER, BERNHARD, S. 349–352. — **Personalia,** S. 352.

Abgeschlossen am 29. Dezember 1919.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

※ 30. Januar 1920. ※

No. 17/18.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Über die Verknöcherung des Innenskeletes am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach.

Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Schädels.

Von HUGO FUCHS in Straßburg i. Els. (jetzt Göttingen).

Mit 24 Abbildungen.

Die systematische Stellung der Chelonidae zu den übrigen Schildkröten ist noch ebenso strittig wie diejenige der Dermochelys und wie die Frage, ob die zahlreichen Merkmale morphologisch einfacher Natur, welche die Seeschildkröten in ihrer Organisation, insbesondere dem Skeletbaue, aufweisen, primär oder sekundär einfach sind, d. h. auf ursprünglich einfacher Stufe stehen geblieben oder durch Reduktion von höher entwickelter Stufe auf sekundär einfache Stufe herabgesunken sind, in welch' letzterem Falle sie also nicht primitiv, nicht ursprünglich wären.

Gewöhnlich wird, nach dem Vorgange BAURS (1889: Biolog. Centralbl. Bd. 9, S. 180 u. f.), unter Hinweis auf eine Abstammung der Seeschildkröten von Landschildkröten, angenommen, daß die vielfach einfachen osteologischen Verhältnisse der Chelonidae sekundär einfach sind, durch Reduktion aus vollständigeren und komplizierteren

Verhältnissen entstanden, da ja die Landschildkröten im allgemeinen auf einer höheren osteologischen Stufe stehen als die Seeschildkröten.

Ich halte diese Ansicht nicht für bestimmt falsch, aber auch ihre Richtigkeit nicht für erwiesen; und die Ansicht, daß, wenn auch nicht alle, so doch gar manche der einfachen osteologischen Merkmale der Chelonidae wirklich ursprünglich einfach, also primitiv sind, für mindestens noch gleichberechtigt und auf alle Fälle diskutabel.

Vor allem aber ist die Art und Weise der Beweisführung zugunsten der ersten Ansicht in der Regel, oder doch wenigstens häufig, höchst anfechtbar.

Ich will dies an einem Beispiele erhärten:

Bekanntlich wird auch von dem Panzer der Chelonidae, Carapax und Plastron, vielfach angenommen, daß er sekundär einfach und sekundär, durch Reduktion, aus einem vollständiger entwickelten, fontanellenlosen Panzer entstanden ist und seine Fontanellen sekundär erhalten hat. BAUR hat dies wohl zuerst vertreten. Er argumentiert dabei an einer Stelle (1889: Biolog. Centralbl. Band 9, S. 182) folgendermaßen:

„1. Die älteste Schildkröte, die bis jetzt bekannt, *Proganochelys Quenstedtii* mihi, aus dem Keuper von Württemberg, hat Rücken und Bauchschild vollkommen geschlossen, ohne Spur von Fontanellen (Zoolog. Anz. 1888, Nr. 285).

2. Es gibt Seeschildkröten (auch noch heute), bei welchen der Rückenschild vollkommen geschlossen sein kann [*Colpochelys* Garman, alte Exemplare von *Thalassochelys*].¹⁾

3. Die Ahnen der Seeschildkröten hatten das Rückenschild geschlossen, und es haben sich erst allmählich durch Reduktion der Pleuralia die Fontanellen gebildet. So verhält es sich auch mit dem Plastron, welches früher mächtiger entwickelt war.

Die Palaeontologie liefert also den Beweis, daß die ältesten bis jetzt bekannten Schildkröten den Schild vollkommen geschlossen hatten und daß sich erst sekundär die Fontanellen entwickelt haben und nicht umgekehrt.“

Ich muß offen bekennen: nach meiner Ansicht ist das gar kein Beweis.

1) Es ist wohl ein Druckfehler, wenn in BAURS Arbeit steht: *Thalamochelys*. Auf S. 185 dergleichen Arbeit steht mehrere Male *Thalanochelys*, welches auch ein Druckfehler ist.

Die Frage, ob das Skelet, insbesondere der Panzer, Carapax und Plastron, der Seeschildkröten (Chelonidae) wirklich primär oder erst sekundär einfach ist, ganz beiseite lassend, kann ich doch die BAUR'sche Argumentation, diese Art und Weise der Beweisführung, nicht als richtig, geschweige als zwingend anerkennen.

Gewiß: die damals als älteste Schildkröte bekannte Proganochelys hat bereits einen völlig geschlossenen Panzer. Allein das beweist zunächst nur, daß es bereits in der Trias, und zwar im Keuper (Proganochelys stammt bekanntlich aus dem Stubensandstein Württembergs), hochentwickelte Schildkröten gegeben hat, um so mehr, als nach BAUR (1888: Zoolog. Anz., 11. Jahrg., S. 417—19) Proganochelys eine Pleurodire sein soll — nach JAEKEL (1916, S. 206), müßte Proganochelys allerdings „aus der Ahnenreihe der Pleurodiren ausscheiden“; doch kommt es mir hier nur auf BAUR'S Standpunkt an —; es beweist aber vor allem, daß Proganochelys nicht die überhaupt älteste Schildkröte ist und gewiß nicht sein kann. Denn die Thatsache, daß sie, ob nun Pleurodire oder nicht, bereits so hochspezialisiert ist, lehrt, daß ihre phylogenetische Entwicklung eine lange Zeitfolge hinter sich hat. Es müssen ihr also Vorfahren vorausgegangen sein, die vielfach einfacher gebaut waren, da sich das Spezifische der Schildkrötenorganisation doch sicherlich nur ganz allmählich entwickelt und ausgebildet hat. Dies weist darauf hin, daß der Schildkrötenstamm viel älter sein muß als Proganochelys und höchstwahrscheinlich über die Trias hinausreicht, bis ins Palaeozoicum hinein, also mindestens bis zum Perm. Proganochelys kann demnach nicht als Typus der ältesten Schildkröten überhaupt gelten. BAUR sagt ja zwar selbst: die älteste Schildkröte, die bis jetzt bekannt ist; praktisch aber verfährt er in seinen Deduktionen so, als ob Proganochelys die älteste Schildkröte überhaupt, schlechterdings und für alle Zeiten sei.

Und ist Proganochelys, also nach BAUR (1888) eine Pleurodire, die Stammform aller nachfolgenden, d. h. bis jetzt erst aus späteren geologischen Erdperioden bekanntgewordenen Schildkröten? Doch gewiß nicht.

Diese beiden Punkte allein schon hätten m. E. die Art und Weise der angeführten BAUR'schen Beweisführung verhindern sollen: jeder Tag kann uns aus dem Keuper und noch älteren Schichten Schildkröten bringen, welche ganz anders, insbesondere auch einfacher gebaut gewesen sind als Proganochelys.

Und wenn nun BAUR gar sagt, die Embryologie habe hier phy-

logenetisch gar nichts zu sagen, namentlich nicht in Fragen, welche das Hautskelet betreffen, so bin ich vollkommen anderer Meinung: ich halte nach wie vor die embryologische Thatsache, daß die Panzer aller Thecophoren ohne Fontanellen im erwachsenen Zustande während der Ontogenese Stufen mit Fontanellen durchlaufen, wenn auch durchaus nicht für allein ausschlaggebend, so doch für hochbedeutsam und gleichwertig den palaeontologischen Tatsachen.

Wie vorsichtig man sein muß, mit einer Instanz allein, also etwa der palaeontologischen, oder mit ungenügendem und lückenhaftem palaeontologischem Materiale phylogenetische Reihen zu begründen, lehrt die Frage der Ursprünglichkeit des geschlossenen Schläfendaches der Schildkröten.

Ich habe immer den Standpunkt vertreten, daß die ursprünglichsten und ältesten Schildkröten höchstwahrscheinlich ein stegales (stegokrotaphes), d. h. vollkommen geschlossenes Schläfendach gehabt haben, und daß andererseits diejenigen Formen der Testudinata, welche heute noch ein geschlossenes Schläfendach besitzen, sich damit ein altes, ursprüngliches Merkmal bewahrt haben. Die zuletzt genannte Ansicht haben außer mir (1907, S. 445; 1909, S. 143) vertreten: L. DÖDERLEIN (1889/90, S. 617: Übersicht über den primitiven und fortgeschrittenen Zustand der Skeletteile der Sauropsiden), BAUR (1894/95: Anatom. Anz. Bd. 10, S. 316; 1896: Anat. Anz. Bd. 12, S. 563 u. 564), GEGENBAUR (1893; vgl. Anatomie, S. 382) und K. RAÜL (1903, S. 167; 1910, S. 78 u. 138).

Meine bisherigen Gründe waren folgende:

Bis vor kurzem waren bekannt: 1. als zurzeit älteste Schildkröten *Proganochelys Quenstedtii*, *Psephoderma*¹⁾ und *Proterochersis robusta* EB. FRAAS, alle drei aus der Trias, und zwar dem Keuper (Stubensandstein, Lettenkohle, Rhaet); jedoch liegen fast nur Panzerstücke vor, jedenfalls kein Schädel; 2. als Formen mit geschlossenem Schläfendache oder Schläfenpanzer außer den bekannten rezenten Formen (*Chelonidae*, *Dermodochelys* u. a.) folgende: die *Thalassemyde Eurysternum* WAGLER aus dem oberen Jura von Kehlheim, Zandt, Eichstädt und den lithographischen Schieferen Solnhofens; die *Chelon-*

1) BAUR vermutet (1889, Biolog. Zentralbl. Bd. 9, S. 190), daß *Psephoderma* gar keine Schildkröte sei, sondern vielleicht zu *Nothosaurus* gehöre; und BROILI reiht sie, in der von ihm mit besorgten neuen Auflage von ZITTELS Grundzügen der Palaeontologie (1911, S. 240), den *Placodontidae* an, allerdings mit Fragezeichen.

emyde (Thalassemyde) *Euclastes* Cope aus der unteren Kreide (Grünsand von Cambridge), oberen Kreide von New Jersey und dem Eocäen von England und Belgien; die Pleurodire (Amphichelydide) *Compsemys* Leidy aus dem oberen Jura bis zur oberen Kreide; *Rhinohelys* Seeley, deren systematische Stellung noch nicht sicher ist — vielleicht eine Pleurodire: es sind gesonderte *Nasalia* vorhanden — aus der unteren Kreide (Gault, Grünsand von England).

Da die Chelonidae seit der oberen Kreide bekannt sind, so waren bisher aus Jura, Kreide und Tertiär bis zur Gegenwart Formen mit völlig geschlossenem Schläfendache bekannt, d. h. aus allen Formationen, aus denen bisher Schildkröten bekannt geworden sind, mit Ausnahme der Trias, insbesondere des Keupers. Dabei ist besonders bemerkenswert, daß die aus Jura und Kreide stammenden Thalassemydae und Chelonemydae in vielen Merkmalen den heutigen Chelonidae sehr nahe stehen, und daß bei ihnen auch das Schläfendach, neben dem Jugale und Quadratojugale, in der Hauptsache vom Postfrontale, Squamosum und Parietale gebildet wird.

Diese Tatsachen rechtfertigen, zusammen mit der weiteren Tatsache, daß die ältesten Amphibien, die Stegocephalen, die Stammeltern der späteren Amphibien und der Reptilien, sowie die ältesten Reptilien, die Cotylosauria, ebenfalls stegale (stegokrotaphe) Formen gewesen sind und die Schildkröten in ihrem Ursprunge bis zum Palaeozoicum, und zwar dem Perm, zurückreichen, m. E. die Vermutung, daß erstens das völlig geschlossene Schläfendach eine sehr alte und höchstwahrscheinlich ursprüngliche Einrichtung und Eigentümlichkeit auch der Schildkrötenorganisation ist, und zweitens das geschlossene Schläfendach der rezenten Chelonidae und Dermochelydae ein altes Erbstück ursprünglichen Charakters vorstellt und kein erst sekundär, in Anpassung an das Meeresleben erworbenes Merkmal.

Zu den soeben angeführten palaeontologischen Tatsachen kommen nun noch die Ergebnisse der embryologischen Forschung.

Wie ich früher (1909: Anat. Anz. Bd. 35, S. 113—127) auseinandergesetzt habe, ist für die Beurteilung der einzelnen Teile der hier in Betracht kommenden Deckknochen, — nur um solche handelt es sich —, also beispielsweise des Parietale oder Squamosums, die Lage zu bestimmten Weichteilen, und zwar der Muskulatur, insbesondere den Kaumuskeln und gewissen langen Rückenmuskeln, von höchster, ja ausschlaggebender Wichtigkeit und Bedeutung: die Panzerteile oder Schläfendachteile der Knochen liegen außen von der Muskulatur, über

ihr, dieselbe bedeckend, überdachend, die an der Zusammensetzung der Hirnkapsel beteiligten Knochenabschnitte innen von der Muskulatur, unter ihr, von derselben bedeckt.

Die Palaeontologie, insbesondere der Stegocephalen, also der ältesten Quadrupeden, lehrt, daß die außerhalb der Muskulatur gelegenen Knochen und Knochenabschnitte, die also das Schläfendach, den Koppanzer bilden, phylogenetisch die ältesten Teile der Deckknochen der Schläfengegend sind, die an der Zusammensetzung der Hirnkapsel beteiligten dagegen die jüngsten.

Das Nähere darüber ist meiner soeben angeführten Schrift zu entnehmen.

Das Schläfendach ist also phylogenetisch älter als die an der Zusammensetzung der Hirnkapsel beteiligten Deckknochenabschnitte.

Wie die jüngeren Teile von den älteren aus entstanden sind, habe ich früher (a. a. O.) gezeigt.

Den phylogenetisch älteren, außen von der Muskulatur gelegenen Teil eines Schläfendeckknochens habe ich Außen- oder Hauptlamelle des Knochens genannt, den jüngeren, innen von der Muskulatur gelegenen Innen- oder Nebenlamelle.

Das Schläfendach wird demnach von den Außenlamellen der Schläfendeckknochen gebildet, die Hirnkapsel, soweit an ihrer Zusammensetzung in der Schläfengegend überhaupt Deckknochen beteiligt sind, von den Innenlamellen.

Was lehrt nun die Ontogenese?

Wie ich an *Chelone imbricata* gezeigt habe (1911: Zeitschr. für Morpholog. u. Anthropolog. Bd. 14, H. 2, S. 398—399), entsteht nun bei diesem Tiere heute noch von den Deckknochen der Schläfengegend, soweit sie aus Außen- und Innenlamellen bestehen, insbesondere also vom Parietale und Squamosum, ontogenetisch zuerst die Außenlamelle und später erst, im Anschlusse an dieselbe, die Innenlamelle.

Die Ontogenese entspricht hier also durchaus der Phylogenese, und ich wüßte keine andere Auslegung dieser bemerkenswerten Erscheinung als die, daß die Ontogenese hier eine getreue Rekapitulation der durch die Palaeontologie erwiesenen Phylogenese darbietet; womit ich ebensowohl die Berechtigung des angeführten BAUR'schen Ausspruches, die Embryologie habe hier in Fragen der Phylogenese des Skeletes, insbesondere des Hautskeletes, gar nichts zu sagen, völlig in Abrede stelle, wie ich andererseits gerade in dieser ontogenetischen Tatsache zwar nicht die alleinige, aber eine, und zwar eine der wich-

tigsten Stützen meiner vorgetragenen Meinung, daß das Schläfendach der fossilen und rezenten Chelonidae, trotz der Verminderung der Zahl der Knochenstücke, ein altes Erbstück, eine primäre, keine sekundäre Einrichtung ist, erblicke.

Es ist ja auch nicht die kaudale Ausdehnung des Parietale, welche das Schläfendach der Chelonidae zustande bringt, sondern die Überdachung der Schläfengrube und der darin gelegenen Kaumuskelteile. Und es ist ja nicht allein das Parietale, welches diese Überdachung bewerkstelligt, sondern das Zusammenwirken des Postfrontale, Parietale, Squamosum, Quadratojugale und Jugale.

Ohne die hier noch einmal dargelegte scharfe Unterscheidung der Außen- und Innenlamellen der Schläfengegenddeckknochen ist m. E. kein befriedigendes Verständnis der Phylogenese des Quadrupeden-schädels zu gewinnen. Und dabei ist uns, neben der Palaeontologie, die Embryologie eine gute Führerin.

Das sind die Gründe gewesen, welche mir die hier nochmals vorgetragene Meinung stets aufgedrängt haben.

Entgegengesetzte Meinung, namentlich was die Ursprünglichkeit des geschlossenen Schläfendaches der Chelonidae und Dermochelydae betrifft, haben vor allem VAN BEMMELN (1895, S. 328), JAEKEL (1910: Zool. Anz. Bd. 35, S. 325), NICK (1912, S. 188 und 189) und BOAS (1914, S. 287 u. 288) geäußert.

Daß die Urschildkröten „eine geschlossene Schädelkappe gehabt hätten“, hält VAN BEMMELN zwar nicht für unmöglich (S. 330); daß aber das Verharren des geschlossenen Schläfendaches bei Chelone und Dermochelys etwas Ursprüngliches sei, dünkt ihm unwahrscheinlich. Er sagt, nach einem Hinweise darauf, daß die Ganoiden, Teleostier und Dipnoer sowie die Stegocephalen ein geschlossenes Schläfendach von Deckknochen besitzen und also wohl die unvollständigen Schädeldecken aus vollständigen herzuleiten seien, (S. 328): „Damit will ich durchaus nicht behauptet haben, daß die Reptilien mit vollständiger Temporalbedeckung die ursprünglichen Formen repräsentieren. Hiermit steht schon die Tatsache in Widerspruch, daß diese Vollständigkeit bei verschiedenen Formen auf gänzlich verschiedene Weise erreicht wird. Um uns auf Schildkröten zu beschränken, so wiegen bei Chelone und Dermochelys das Postfrontale und Parietale an Größe vor, wobei das letztere durch das erstere vom Squamosum ganz oder teilweise getrennt wird. Dagegen ist bei Emydeia und Elseya die Ausdehnung der Temporalbedeckung beinahe ausschließlich vom Parietale

bedingt, woran sich das Squamosum seiner ganzen Länge nach anschließt, indem das Postfrontale nur bis zum Vorderrande des Parietale reicht.

Außerdem ließe sich die Annahme eines ursprünglichen Verhaltens der Schädelkappe bei *Chelone* und *Dermochelys* schwerlich in Einklang bringen mit der Herleitung dieser Formen aus Landbewohnern, weil diese letzteren ausnahmslos stark reduzierte Temporaldecken aufweisen. Die Vervollständigung der Schädelkappe bei Meeresformen hat wahrscheinlich erst nach dem Übergang zum Seeleben aufs neue stattgefunden, in Anpassung an die erhöhte Notwendigkeit eines Schutzes für den nicht zurückziehbaren Kopf.“

NICK (1912, S. 188 und 189) schließt sich in der Hauptsache VAN BEMMELEN an. Die Tatsache, daß bei allen Landschildkröten eine mehr oder weniger offene Schläfengrube vorhanden sei, sowie die Abstammung der Seeschildkröten von Landtieren, und zwar von Landschildkröten, welche NICK ebenfalls als Tatsache bezeichnet, weil die Extremitäten, der Panzer, überhaupt die ganze Organisation der Seeschildkröten eine solche Abstammung genugsam bewiesen, führt ihn dazu, mit VAN BEMMELEN das vollständige Schläfendach der *Dermochelys* und der *Cheloniden* aus einem mehr unvollständigen herzuleiten; so daß also danach das geschlossene Schläfendach der *Chelonidae* und *Dermochelyidae* ein sekundärer Erwerb sei, und zwar eine sekundäre Anpassung an das Meeresleben, zu dem Zwecke, „eine feste Decke gegen den Anprall des Wassers beim Schwimmen“ zu erzielen. Gegen die Ursprünglichkeit des Schläfendaches der *Dermochelys* und *Chelonidae* spräche auch seine Zusammensetzung: es enthalte weniger Knochenelemente als dasjenige der *Cotylosaurier* und *Stegocephalen*. BAURS Einwand gegen VAN BEMMELEN, daß alte Formen, wie *Compsemys plicatula* aus dem Jura und *Rhinochelys* aus dem Gault, ein vollständiges Schläfendach besäßen, beweise nicht, daß ein solches primitiv sei; denn diese beiden seien wahrscheinlich Wasserbewohner und ihrerseits diesem Leben wohl wieder angepaßt gewesen.

Ich habe mir alle diese Einwände gegen die von mir vertretene Meinung, daß das geschlossene Schläfendach der Seeschildkröten eine ursprüngliche Einrichtung sei, oft genug selbst gemacht, allein mich nicht von ihrer Stichhaltigkeit überzeugen können.

Was zunächst NICKS Hinweis betrifft, *Compsemys* und *Rhinochelys* seien wohl Wasserbewohner gewesen und hätten in Anpassung daran die geschlossene Schläfendecke ebenfalls sekundär erworben, so ist zu

sagen: es gibt unter den Schildkröten zahlreiche „Wasserbewohner“, die keine geschlossene Schläfendecke haben; ich erinnere nur an die vielen Flußbewohner, wie beispielweise die Trionychidae. Also das Bewohnen des Wassers im allgemeinen kann nicht ausschlaggebend, nicht die Ursache der Erwerbung eines geschlossenen Schläfendaches sein. Vielleicht käme dann das Bewohnen speziell des Meerwassers in Betracht. Aber dies allein kann doch auch nicht die Ursache sein; es ist nicht einzusehen, warum das Bewohnen des Meeres in dieser Hinsicht anders wirken sollte als das Bewohnen der Flüsse. Es muß also noch etwas anderes hinzukommen. Mit Recht weist daher VAN BEMMELEN darauf hin, daß die Seeschildkröten nicht den Kopf zurückziehen können. Aber gerade dieser letzte und wichtigste Punkt spricht m. E. mehr für meine als für VAN BEMMELENS Ansicht. Nämlich: die Fähigkeit, den Kopf unter die Schale zurückzuziehen, ist zweifellos nur ganz allmählich erworben worden und bestand zu Anfang der Schildkrötenentwicklung gewiß noch nicht. Sie ist also eine sekundäre Fähigkeit. Nun haben allerdings die Seeschildkröten ihre Halswirbel im wesentlichen nach dem gleichen Plane gebaut wie die Formen mit zurückziehbarem Halse und Kopfe, und zwar im besonderen wie die Kryptodira. Allein das beweist nur, daß die Vorfahren der Seeschildkröten einen mehr oder weniger gut verkürzbaren, bzw. zurückziehbaren Hals gehabt haben, nicht aber auch einen unter die Schale zurückziehbaren Kopf. Das letztere anzunehmen, liegt gar kein Grund vor. Ja, die Richtigkeit einer solchen Annahme wäre sogar sehr unwahrscheinlich. Denn: wäre bei den Vorfahren der Seeschildkröten jene eigentümliche, ganz spezifische Fähigkeit, den Hals zurückzuziehen, bereits bis zum Extrem ausgebildet gewesen, so daß also auch der ganze Kopf hätte unter die Schale zurückgezogen und geborgen werden können, so wäre kaum zu erwarten, daß bei ihren Nachkommen, den heutigen Seeschildkröten, eine so vollkommene Abänderung und Umbildung noch hätte stattfinden können, daß die gesamte ehemalige Fähigkeit und Funktion spurlos wieder verschwand. Es ist daher m. E. anzunehmen, daß jene Fähigkeit bei den Vorfahren der Seeschildkröten noch nicht den höchsten Grad der Vollendung erreicht hatte und sich auf die Zurückziehbarkeit des Halses beschränkte, so daß der Kopf nicht unter die Schale zu liegen kam¹⁾. Hatten aber

1) Ich verweise bezüglich des hier Vorgetragenen auch auf VERSLUYS' Arbeit über die Phylogenese des Panzers der Schildkröten (1914: Palaeontologische Zeitschrift B.1. 1), welche mir während der Abfassung des Manuskriptes zu

die Vorfahren der Seeschildkröten die Fähigkeit, auch den Kopf unter die Schale zurückzuziehen, noch nicht erworben und nie besessen, wie es also meine Meinung ist, so fehlte damit auch der wesentlichste Grund zur Rückbildung des von den Urschildkröten ererbten Kopfpanzers, des geschlossenen Schläfendaches, welches im Gegenteile überdauerte als Schutz des nie völlig zurückziehbar gewesenen Kopfes. Danach hätte sich also der von mir für die Urschildkröten angenommene Kopfpanzer über die ursprünglichen Cryptodira, von welchen die Chelonidae und wahrscheinlich auch die Dermochelydae ausgegangen sind, bis zu den heutigen Seeschildkröten ununterbrochen, wenn auch nicht ganz unverändert, erhalten.

Mit der letzten Wendung komme ich auf den zweiten Punkt, die auch mir bekannte, auch von mir schon (1909) gewürdigte und auch von GEGENBAUR (1898, S. 382) beachtete Tatsache, daß das Schläfendach der Chelonidae und Dermochelydae weniger Knochenelemente enthält als für gewöhnlich dasjenige der Stegocephalen und Cotylosaurier. Ich sage: für gewöhnlich; denn keineswegs ist die Zahl der Knochenstücke des Stegocephalen- oder Cotylosaurierschläfendaches immer gleich groß; und wenn BAUR (1895: Anat. Anz. Bd. 10, S. 316) einmal behauptet hat, die Zahl dieser Knochenstücke sei bei den Stegocephalen beinahe konstant, so ist diese Behauptung eben einfach unrichtig. Ich komme gleich darauf zurück. Jedenfalls ist das Schläfendach der Chelonidae der Zahl nach knochenärmer als dasjenige der, sagen wir einmal kurz, typischsten Vertreter der Stegocephalen und Cotylosaurier. Und dies ist gewiß von Bedeutung. So fehlen vor allem im Schläfendache der Seeschildkröten die Postparietalia (dermale „Supraoccipitalia“) und die Tabularia (Postsquamosa, dermale „Epiotica“) des Stegocephalenkopfpanzers, und darin ist zweifellos das Resultat eines Reduktionsprozesses zu erblicken, so daß also auf keinen Fall mehr das Schläfendach der Seeschildkröten demjenigen der Stegocephalen voll und ganz entspricht: eine Reduktion am hinteren Rande hat auf

Gesicht gekommen ist, und in welcher man, auf S. 325—327, hierher gehörige Bemerkungen findet. Besonders verweise ich auf Fußnote 1 der Seite 326. VERSLUYS spricht hier über Dermochelys. Wir müssen annehmen, meint er, „daß die Stammformen der Lederschildkröte ihren Hals in derselben Weise zurückziehen konnten wie die Cryptodira.“ Aber daraus folge „noch nicht mit Gewißheit, daß sie auch ihren ganzen Kopf in die Schale zurückziehen konnten“. Dies stimmt also mit meiner Auffassung der Verhältnisse der Chelonidae in der Hauptsache überein.

alle Fälle stattgefunden¹⁾. Indessen gerade diese Reduktion findet man auch schon bei *Cotylosauriern*: wie ich bereits früher (1909, S. 121) hervorgehoben habe, fehlen an dem Schädel gewisser *Pariotichidae*, z. B. bei *Pariotichus* Cope, die für den *Stegocephalenschädel* so charakteristischen *Postparietalia* und *Tabularia*. Niemand bezweifelt trotzdem, natürlich unter der nötigen Einschränkung, die Homologie des geschlossenen Schläfendaches der *Pariotichidae* und desjenigen der übrigen *Cotylosauria* und der *Stegocephalia*. Das Fehlen dieser Knochen am Schädel der Seeschildkröten spricht daher auch hier nicht gegen eine Homologie mit dem alten Schläfendache der ursprünglichen *Quadrapeda*, der *Stegocephalia* und *Cotylosauria*. — Aber auch abgesehen vom *Postparietale* und *Tabulare*, enthält das Schläfendach der Seeschildkröten weniger Knochen als gewöhnlich das *Stegocephalen-* und *Cotylosaurierschläfendach*. Allein auch darin kann ich keinen Grund gegen die Homologie beider erblicken, und zwar deswegen nicht, weil, wie ich ebenfalls schon früher betont habe (1909, S. 115 und 116), es auch *Stegocephalen* gibt, deren im übrigen vollkommen geschlossenes Schläfendach nur wenig Knochenstücke enthält, weniger als bei den meisten anderen Formen vorliegen und es die Regel ist. So z. B. bei *Diceratosaurus punctolineatus* Cope: sieht man vom *Postparietale*, das hier vorhanden ist, ab, so wird das Schläfendach dieses Tieres in der Hauptsache nur vom *Parietale*, *Squamosum*, *Postfrontale* und *Jugale* gebildet, d. h. aber im Prinzip so wie bei den Seeschildkröten (siehe die von mir, an der angegebenen Stelle, nach JAEKEL wiedergegebene Abbildung des Schädels!). Niemand zweifelt daran, daß dieses Schläfendach demjenigen der übrigen *Stegocephalen* homolog ist. Ich trage daher so wenig wie GEGENBAUR Bedenken, zu erklären, daß im Hauptsächlichen Übereinstimmung besteht zwischen dem Schläfendache der *Chelonidae* und *Dermochelyidae* und demjenigen der *Stegocephalia* und der *Cotylosauria*. — Man wird eben die Vorfahren der Schildkröten

1) Über die Bezeichnung der hier in Rede stehenden Knochen vgl. meine Bemerkung in der Fußnote auf S. 116 meiner Arbeit aus 1909 (*Anat. Anz.* Bd. 35). Die dort für das „*Epioticum*“ vorgeschlagene Bezeichnung *Postsquamosum* oder *Posttemporale* lasse ich fallen, weil, wie ich einer Bemerkung BROILIS (in ZITTELS Grundzügen der Palaeontologie, 1911, 2. Auflage, S. 154, Fußnote) entnehme, bereits COPE eine andere Bezeichnung, welche also älter ist als die meinige, dafür verwendet hat, eben nämlich *Tabulare*, welches ich hiermit übernehme.

Das von mir für das dermale „*Supraoccipitale*“ vorgeschlagene *Postparietale* aber kann beibehalten bleiben.

an solche Formen anzuschließen haben, die zwar ein geschlossenes Schläfendach besaßen, jedoch ein solches, das trotzdem vergleichsweise wenig Knochenstücke enthielt, vor allem, gleich dem Schädel von *Pariotichus Cope*, nicht mehr die *Postparietalia* und *Tabularia* hatte und auch sonst, ähnlich dem Schädel des Stegocephalen *Diceratosaurus* und vermutlich auch der *Pariotichidae*, eine geringere Anzahl Knochen, die aber dafür im einzelnen größer waren als sonst die Regel ist, aufwies. Die allgemeine Homologie mit dem Schläfendache der Stegocephalen und *Cotylosaurier* war, nach dem Gesagten, dadurch nicht aufgehoben.

Es liegt auch kein Grund vor zur Annahme, daß das Schläfendach der *Chelonidae* jemals im fertigen Zustande Lücken besessen habe, etwa als Folge der Reduktion der Knochenzahl. Wie diese Verminderung der Knochenzahl vor sich gehen konnte, ohne daß dadurch zeitweise Lücken im Schläfendache auftraten, habe ich bereits früher (1909, S. 116) angegeben. Die Verminderung der Knochenzahl — so führte ich dort aus — konnte theoretisch auf zwei Wegen erreicht werden: entweder durch Verschmelzung mehrerer benachbarter kleiner Knochen zu einem einzigen größeren Knochenstücke oder durch Reduktion einzelner bestimmter Knochen und Ersetzung derselben durch benachbarte Knochen vermittelt gesteigerten Wachstums. Die Lückenlosigkeit des Panzers wurde auch auf dem zweiten Wege nicht gefährdet, wenn man sich vorstellt, daß die Vergrößerung der Nachbarknochen von vornherein gleichen Schritt hielt mit der Reduktion des ausscheidenden Stückes.

Ich vermute, daß der zweite Weg eingeschlagen worden ist. Die Gründe dafür werde ich gelegentlich an anderer Stelle angeben.

So war also, nach meiner Meinung, das Schläfendach der Seeschildkröten und ihrer Vorfahren immer geschlossen. Nur eine Lücke besteht an demselben tatsächlich: am hinteren Rande in der oberen Hälfte, da, wo bei den Stegocephalen die *Postparietalia* und *Tabularia* zu liegen pflegen; indem diese, gleich wie bei *Pariotichus* unter den *Cotylosauriern*, am Schläfendache der Seeschildkröten fehlen, besteht hier die bekannte Inzisur des Randes, von welcher aus bei den *Cryptodiren* und einigen *Pleurodiren* die Reduktion des Schläfendaches erfolgt ist, worüber das Nähere in meiner angeführten Arbeit (1909, S. 143 u. f.).

Ich komme nun auf die Abstammungsfrage.

Ich leite weder die Schildkröten im allgemeinen, also als Ordnung,

noch die Seeschildkröten im besonderen von ausgesprochenen, reinen Landbewohnern, im engeren Sinne des Wortes, ab, sondern von Formen mit amphibiotischer Lebensweise, wie ich dies, in Übereinstimmung mit RABL (1910, S. 135), schon früher betont habe (1915, S. 43, Fußnote); von Formen also, die eine Lebensweise führten ähnlich derjenigen der Sumpfschildkröten, „deren Extremitäten ähnlich denen der Emyden Zehen trugen mit einer mehr oder weniger ausgedehnten Schwimmhaut“ (RABL).

Für die Testudinata als Ordnung begründe ich diese Ansicht folgendermaßen:

Wie schon hervorgehoben, reicht der Schildkrötenstamm offenbar über die Trias hinaus, ins Palaeozoicum, das Perm, hinein, d. h. bis dicht an die Stegocephalen heran. Ich möchte nun keineswegs die Schildkröten unmittelbar an Stegocephalen anschließen, aber doch an ganz primitive Reptilformen, welche ihrerseits von den Stegocephalen ausgegangen sind. Diese Stammformen der Schildkröten müssen u. a. besessen haben: ein wohlerhaltenes Knorpelskelet, insbesondere ein recht vollständiges Chondrocranium, ein geschlossenes Schläfendach (Kopfpanzer) und an der Schädelbasis ein gut entwickeltes Parasphenoid, einen kinetischen, aber nicht streptostylen Schädel mit Processus basiptyergoideus und Knorpelmeniskus zwischen diesem und dem Os pterygoideus, ein zwischen Deckknochen (Quadratojugale, Jugale, Squamosum, Pterygoideum) eingekeiltes, gegen diese Deckknochen, insbesondere das Squamosum und Pterygoid, selbst unbewegliches und nur im Verbande mit denselben bewegliches Quadratbein [„sympektische Monimostylie“, wie ich diesen Zustand 1909 genannt habe; kinetischer, und zwar metakinetischer Schädeltypus der ursprünglichen Art nach VERSLUYS (1910/11); aber nicht Streptostylie im STANNIUS'schen Sinne (1856)]¹⁾, ein stark entwickeltes Hautskelet, Bauchrippen (Gastralia) in der ventralen Rumpfwand (Bauchpanzer) und Knochenschuppen im Corium weit verbreitet, besonders aber im Rücken und den Seiten des Rumpfes, wohlentwickelte Kehlbustplatten wie die Stegocephalen, eine mittlere unpaarige, Episternum, und zwei

1) Vgl. dazu auch meine Ausführungen über Monimostylie und Streptostylie, kinetische und akinetische Schädel, über die speziellen Verhältnisse der Schildkröten und ihrer Vorfahren, sowie über meinen Nachweis des Vorhandenseins von Resten der Schädelpterygoidmuskeln bei Embryonen von Emys in meiner Arbeit über Bau und Entwicklung des Schädels der *Chelone imbricata* (1915, S. 125—133).

seitliche, also paarige, Thoracalia („Claviculae“ der Aut.)¹⁾, Zehenfüße mit Schwimmhäuten. Wären uns diese Stammformen der Schildkröten bekannt, so würden wir sie wahrscheinlich in die Gruppe der Cotylosauria einreihen, vielleicht aber gerade dadurch den Begriff Cotylosauria etwas erweitern und also abändern müssen. — Die Stegocephalen waren nun zweifellos amphibiotische Tiere, daher man ihre Rekonstruktionen auch immer in entsprechender Wasserumgebung dargestellt sieht (so z. B. in EBERHARD FRAAS' Führer durch das Kgl. Naturalienkabinett zu Stuttgart, 1906, in dem Bilde nach S. 24 [Fig. 15], darstellend eine „Landschaft zur Lettenkohlenzeit mit Mastodonsaurus giganteus, Farnen und Schachtelhalmen“). Und wie nun ihre amphibischen Nachkommen diese amphibiotische Lebensweise von ihnen übernommen und in den allermeisten Fällen bis auf den heutigen Tag beibehalten haben, weshalb wir Frösche und Kröten, Molche und Salamander unsere Tümpel und Weiher bevölkern und

1) Die Kehlbrustplatten der Stegocephalen findet man bekanntlich im Plastron der Testudinata wieder als das unpaarige Entoplastron und die paarigen Epiplastra (HUXLEY, 1873, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, S. 173). Die mittlere Kehlbrustplatte wird in der Regel als Episternum oder Interclavicula bezeichnet, die beiden seitlichen als Claviculae, der ebenfalls von HUXLEY ausgehenden Vorstellung entsprechend, daß jene der Interclavicula, diese den Claviculae anderer Wirbeltiere als homolog zu erachten seien. Bezüglich der mittleren Kehlbrustplatte stimme ich dieser Meinung voll und ganz zu. Was indessen die seitlichen Kehlbrustplatten und die Claviculae betrifft, so besteht m. E. zwischen beiden keine volle Homologie und ich erinnere deshalb an diesbezügliche frühere Erörterungen von mir (1912: Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, Sonderheft 2, S. 184—210). Wie ich dort betont habe, stammt die Bezeichnung Clavicula aus der Morphologie der Mammalia ditremata, insbesondere des Menschen, also aus der menschlichen Anatomie. Nun entsprechen aber, wie ich dort auf Grund der Entwicklungsgeschichte gezeigt habe, die Claviculae des Menschen und der Mammalia ditremata durchaus nicht voll und ganz den seitlichen Kehlbrustplatten der Stegocephalen, da diese reine Deckknochen (Hautknochen), jene, die Claviculae des Menschen und der Mammalia ditremata (Insectivora), aber zusammengesetzte Knochen, Verschmelzungsprodukte von Deckknochen und Knorpel oder Knorpelknochen (Ersatzknochen) sind, und zwar aus dem der seitlichen Kehlbrustplatte der Stegocephalen entsprechenden Deckknochen und dem zum Innen- oder Knorpelskelete gehörigen Procoracoid. Eine vollständige Homologie besteht also danach nicht. Da nun die Bezeichnung Clavicula für das Schlüsselbein des Menschen, von dessen Gestalt sie ja herrührt, selbstverständlich beibehalten werden muß und auch stets beibehalten werden wird, so muß sie für die seitlichen Kehlbrustplatten natürlich verworfen werden. Ich habe dieses (a. a. O.) auch getan und für die seitlichen Kehlbrustplatten die Bezeichnung Thoracalia vorgeschlagen.

auf dem Lande sich hauptsächlich während des Regens betätigen sehen, — worin also eine uralte, ererbte Gewohnheit sich ausdrückt oder wenigstens nachklingt —, so ist anzunehmen, daß auch die ersten und ältesten Reptilien, die Stammformen der späteren Reptilordnungen, jene amphibiotische Lebensweise von ihren Stegocephalenvorfahren überkommen haben. Da nun der Schildkrötenursprung wohl in diese früheste Reptilzeit, in die Entstehungszeit der Cotylosauria zu legen ist, so ist anzunehmen, daß auch die Stammformen der Schildkröten Tiere mit amphibiotischer Lebensweise gewesen sind, vielleicht und wahrscheinlich nach Art der heutigen Sumpfschildkröten ihr Leben eingerichtet hatten oder auch an der Küste des Meeres oder den Ufern von Flüssen ihr Wesen trieben. Und wie bei den lebenden Amphibien, als Nachkommen der Stegocephalen, so sehen wir daher auch bei unseren heutigen Schildkröten, als Nachkommen jener amphibiotischen Urreptilien, eine große Vorliebe für das Leben im Wasser oder Naß in irgendeiner Form, sei es nun als Sumpf-, Fluß- oder Meeresschildkröte, und nur vergleichsweise wenig Formen, die seit dem Tertiär bekannten Testudinidae (Testudininae), ein reines Landleben führen. — So komme ich also zu dem Schlusse, daß die unmittelbaren Vorfahren der Testudinata und die ältesten Testudinata selbst Tiere mit amphibiotischer Lebensweise gewesen sind.

Diese amphibiotische Lebensweise, ererbt von den Vorfahren, erhielt sich nun in der Hauptsache durch den ganzen Stamm der Schildkröten hindurch, bis auf den heutigen Tag in der Familie der Emydae. Von ihr aus entstand die Anpassung sowohl an das reine Wasserleben, wie bei den Fluß- und Meerschildkröten, als auch an das reine Landleben, wie bei den Landschildkröten (Testudinidae, Testudininae). Die Anpassung an das reine Wasserleben hat viel früher stattgefunden als diejenige an das reine Landleben: reine Meeresbewohner, die Thalassemydae und Chelonidae, kennt man schon aus Jura und Kreide, reine Landbewohner, die Testudinidae (Testudininae), erst aus dem Tertiär.

Die Seeschildkröten (Chelonidae) stammen demnach nicht von reinen Landbewohnern, von typischen Landschildkröten ab, sondern von Formen mit amphibiotischer Lebensweise, Sumpf- oder sonst Süßwasserbewohnern, wobei zu beachten ist, daß ihre unmittelbaren Vorfahren im Jura vielleicht selbst schon Meerbewohner gewesen sind, so daß die Abstammung von Formen mit amphibiotischer Lebensweise, etwa nach Art der Sumpfschildkröten, nur mittelbar ist, nicht un-

mittelbar. Ich sage: vielleicht, denn mit Sicherheit sind, bei unseren heutigen palaeontologischen Kenntnissen, alle solche phylogenetischen Fragen noch nicht zu entscheiden.

So komme ich also, schon auf Grund der bisher vorliegenden Tatsachen, zu dem Schlusse, daß von allen gegen die von mir vertretene Meinung, daß das Schläfendach der Chelonidae eine primäre, keine sekundäre Einrichtung ist, vorgebrachten Gründen kein einziger stichhaltig ist, weder irgendein biologischer, noch vergleichend anatomischer, noch palaeontologischer.

Und nun beschreibt JAEKEL ganz neuerdings (1916) die gut erhaltenen Reste, darunter auch den vollständigen Schädel, einer triassischen Schildkröte aus dem Keuper von Halberstadt: *Triassochelys dux*¹⁾. Dieses Tier zeigt eine ganze Reihe merkwürdiger Eigentümlichkeiten, so z. B. nach JAEKELS Beschreibung noch die Erkennbarkeit der Zusammensetzung des Plastrons aus Gastralia (Bauchrippen) (S. 92—98). Am wichtigsten für meine Betrachtungen hier ist folgendes: der Kopf konnte nicht unter den Rückenpanzer zurückgezogen werden, da der vordere Teil des Halses noch große, mit Hornscheiden bedeckte Buckel besaß (S. 204), und der Schädel besitzt dementsprechend ein vollkommen geschlossenes Schläfendach, welches, nach JAEKELS Beschreibung, insofern primitiver gewesen wäre als dasjenige der Chelonidae und Dermochelyidae, als es mehr Knochenelemente enthalten hätte als dieses.

Damit ist nun erwiesen, daß es auch in der Trias Schildkröten mit völlig geschlossenem Schläfendache gegeben hat.

Die Wahrscheinlichkeit, daß meine von jeher gehegte (1909, S. 143), klar und deutlich ausgesprochene Meinung, die Urschildkröten seien stegale (stegokrotaphe) Formen gewesen, richtig ist, wird dadurch wesentlich erhöht. JAEKEL zieht selbst diesen Schluß. Denn seine Worte (S. 210): „*Stegochelys* beweist durch ihren stegalen Schädelbau, daß die Schildkröten von keiner der spezialisierteren Tetrapodenklassen abzuleiten sind, sondern direkt von primitiven Stegocephalen herkommen,“ sind wohl nicht anders zu verstehen; wobei ich bemerke, daß JAEKEL die Stegocephalen in zwei Klassen zerlegt, die Hemispondyla mit geteilten Wirbeln und die Miosauria mit Vollwirbeln, unter die

1) Ursprünglich hatte JAEKEL das Tier *Stegochelys dux* genannt, hat dann aber (s. Palaeontologische Zeitschrift Bd. 2, Schlußseite) den Namen, wegen Synonymie, geändert in *Triassochelys dux*.

Miosauria auch die *Cotylosauria* einreicht als die höherentwickelten Typen, und nun diese als Ausgangsgruppe der *Triassocheilus* in Betracht zieht, in welcher letzterem Punkte also JAEKEL und ich in der Hauptsache wohl miteinander übereinstimmen.

Wir kennen also jetzt aus Trias (Keuper), Jura, Kreide, Tertiär und Gegenwart, d. h. aus allen Erdschichten und Zeiten, aus welchen überhaupt Schildkröten bekannt sind, Formen mit stegalem Schädel, mit geschlossenem Schläfendache. Diese Tatsache unterstützt nicht nur meine Meinung, daß die Schildkröten von Formen mit geschlossenem Schläfendache abstammen, sondern auch die andere, daß da, wo wir bei den späteren Schildkröten ein geschlossenes Schläfendach antreffen, dies eine altererbte, primitive, wenn auch gewöhnlich in der einen oder anderen Weise etwas abgeänderte Einrichtung ist. Ich sehe daher auch, mit der nach dem Gesagten nötigen Einschränkung, in dem geschlossenen Schläfendache der *Chelonidae* und *Dermochelyidae* einen primären Zustand.

Meines Erachtens ist es ganz unwahrscheinlich, daß der in den verschiedensten Gruppen der Schildkröten und in Formen aus den verschiedensten Erdschichten anzutreffende Zustand des geschlossenen Schläfendaches immer wieder von neuem sekundär erworben worden wäre. Viel einfacher und wahrscheinlicher ist die Annahme, daß dieser Zustand durchwegs überdauerte, und daß von ihm aus die Reduktion des Daches öfters, in verschiedenem Maße und verschiedener Richtung, sich vollzog. Hiergegen spricht nicht die Verschiedenartigkeit der Zusammensetzung des Schläfendaches, die größere oder geringere Beteiligung der einzelnen Knochen daran: diese könnte erklärt werden als Folge veränderter ontogenetischer Entstehungsweise, also von Keimesvariationen, die ihrerseits natürlich wieder ihre besonderen Ursachen hätten, oder, will man dies ablehnen, als Erscheinung der Anpassung an die innerhalb des Daches vor sich gegangene Reduktion der Anzahl der Knochenelemente, welche ja nicht in allen Schildkrötengruppen in ganz gleicher Weise vor sich gegangen zu sein braucht. — Für die Annahme der Überdauerung des geschlossenen Schläfendaches spricht auch die außerordentliche Mannigfaltigkeit des Ergebnisses der Reduktion, indem z. B. neben Formen mit unterem Jochbogen (*Trionyx*) und solchen mit vom Parietale und Squamosum gebildeter occipitaler Spange (*Chelys*, *Elseya*, *Hydraspis*) solche mit völligem Mangel des Schläfendaches (*Cistudo*, *Chelodina*) vorkommen. Wie will man beispielsweise die occipitale Spange der genannten

Pleurodiren anders erklären denn als Rest eines früher vorhanden gewesenen vollständigeren Schläfendaches, welches durch Reduktion bis auf diese (neben der postorbitalen) übriggebliebene Spange verschwunden ist? Man müßte ja sonst auch diese Spange als sekundäre Neuerwerbung ansehen. Dann käme dieses aber konsequenterweise auch für den unteren Schläfenbogen, z. B. der Trionychidae, in Betracht. Das wird doch niemand verteidigen und etwa von Formen wie *Cistudo*, *Chelodina* und ähnlichen ausgehen wollen. Meiner Ansicht nach sind alle diese so verschiedenen Zustände, wie sie bei *Trionyx*, *Testudo*, *Emys*, *Chelys*, *Elseya*, *Hydraspis*, *Cistudo*, *Chelodina* und *Podocnemis* vorliegen, nur erklärbar durch Ableitung von einem geschlossenen Schläfendache, wie es in der Hauptsache bei *Chelone* vorliegt. Und zwar entstanden sie aus einem solchen durch Reduktion vom Rande des Daches her, wobei man allerdings, der Verschiedenheit des Endergebnisses entsprechend, auch verschiedene Wege des Vorganges anzunehmen hat, und zwar in der Hauptsache zwei Reihen, indem in der einen (*Cryptodira* und einige *Pleurodira*) die Reduktion hauptsächlich vom hinteren, in der anderen (die meisten *Pleurodira*) vom unteren Rande her erfolgt ist, so wie ich dies, unter Berücksichtigung der Literatur und im wesentlichen mit BAUR (1895) übereinstimmend, früher (1909: *Anat. Anz.* Bd. 35, S. 142—147) genau beschrieben habe¹⁾. Eine Schläfenlücke hat es dabei, wie ich gezeigt habe, nie gegeben.

Das letztere muß ich ganz besonders gegen RABL (1910, S. 137 bis 139) betonen, welcher, nachdem er früher (1903) eine andere Ansicht gehabt hatte, später (1910) zu der Überzeugung kam, daß „auch bei den Schildkröten der Jochbogen durch Erweiterung einer persistierenden Fontanelle und Umbildung derselben zu einer Schläfenlücke entstanden sei“. Die Grundlage dieser Annahme liefern RABL die Verhältnisse mancher *Pleurodira*, insbesondere *Chelyidae*, wie *Hydraspis*, *Chelymys*, *Elseya*, bei welchen eine occipitale Spange (*Occipitalspange*), gebildet vom *Squamosum* und *Parietale*, vorhanden ist. Diese und ähnliche Formen und ihre Verhältnisse beweisen aber nichts zu gunsten der Annahme, daß auch bei den Schildkröten die

1) In meiner damaligen Literaturangabe (S. 127) fehlt die Arbeit VAN BEMMELENS: Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten, 1895, *Compte Rendu des Séances du Troisième Congrès International de Zoologie*, Leyde 1896, S. 322—335.

Umbildung des stegokrotaphen oder stegalen, also geschlossenen Schläfendaches zur zygokrotaphen oder zygalen, also mit Lücken versehenen und nur noch aus Spangen bestehenden, und weiterhin zur gymnokrotaphen, also auch des Schläfenbogens und der Occipitalspange entbehrenden Form des Schädels von einer Fontanelle im Kopfpanzer, also einer Schläfenlücke, ausgegangen sei, d. h. von einer Durchbrechung des Panzers (s. darüber meine Ausführungen von 1909); sie beweisen vielmehr nur, daß RABLs erste Darstellung der Schildkrötenverhältnisse, diejenige aus 1903, nicht vollständig gewesen ist, und zwar deswegen nicht, weil, wie aus seiner späteren Darstellung (1910, S. 138) hervorgeht, RABL damals wichtige Formen noch nicht kannte und übersehen hatte. In seiner ersten Arbeit (1903) nämlich hatte RABL, die Schläfendachverhältnisse der nicht stegalen Schildkröten mit Recht von denjenigen der stegalen Formen, wie Chelone, ableitend, angenommen, dieser Reduktionsprozeß fände vom Rande des Schläfendaches her statt, nämlich vom Occipitalrande her, aber nur und ausschließlich von diesem aus, und zwar dadurch, daß eine an demselben gelegene Inzisur, wie sie am Chelonidenschädel vorhanden ist, allmählich tiefer eingeschnitten habe, bis von der ursprünglich geschlossenen Schläfendecke nur eine einfache Knochenspange, als Jochbogen, übrig blieb, oder, wenn die Reduktion noch weiter ging, schließlich auch der Jochbogen fiel und der Schädel gymnokrotaph wurde. Die Reduktion des Schläfendaches sollte also immer, bei allen in Betracht kommenden Schildkröten, von der gleichen Stelle ausgegangen sein, nämlich vom Occipitalrande. Das war natürlich nicht haltbar, und RABL sah dies selbst ein, sobald er Chelyidenschädel zu Gesichte bekam. Denn eine Occipitalspange, wie sie bei Chelyiden vorliegt, konnte auf diesem Wege niemals gebildet werden. RABL änderte daher, mit Recht, seine Ansicht ab. Aber anstatt zu erwägen, ob nicht auch noch von einer anderen Randstelle her Reduktion stattgefunden habe oder wenigstens haben könnte, verwarf er jetzt die Reduktion vom Rande her überhaupt und nahm (1910) an, daß die Umbildung des geschlossenen Schläfendaches auch bei den Schildkröten von einer im Schläfendache persistierenden und zur Schläfenlücke erweiterten Fontanelle aus erfolgt sei. „Diese Fontanelle entsprach der dorsalen der beiden persistierenden Fontanellen“ der Diapsiden, also etwa der Rhychocephalen und Krokodile, „und war, wie diese, zwischen Parietale, Postfrontale und Squamosum gelegen. Schnitt diese Fontanelle nach hinten durch, so mußte ein Schädel entstehen, wie er die meisten

amphibiotischen und terrestrischen Schildkröten charakterisiert, ein Schädel mit mehr oder weniger breitem, einfachem Jochbogen ohne Occipitalspange; schnitt die Fontanelle ventralwärts und zugleich kaudalwärts vollständig durch, so entstand ein gymnokrotapher Schädel, ein Schädel ohne Jochbogen und ohne Occipitalspange; schnitt sie endlich nur ventralwärts, nicht aber auch zugleich nach hinten durch, so mußte ein Schädel ohne Jochbogen, aber mit Occipitalspange entstehen, wie er Hydraspis, Chelymys und Elseya (durchweg Chelyiden) (vgl. dazu GRAY, Proc. zool. Soc. London 1872, S. 504—414) auszeichnet.“ (1910, S. 138.)

Ich füge hinzu, daß auch JAEKEL, gegen BAUR (1895) und mich (1909), die Ansicht vertritt, daß der obere Schläfendurchbruch überall bei den Schildkröten entwickelt gewesen ist (1916, S. 182).

Es ist nun folgendes darauf zu erwidern: Gewiß kann man theoretisch in der Weise, wie es RABL tut, die Jochbogenbildung der Schildkröten von einer Schläfenlücke ausgehen lassen; die Möglichkeit, daß sich der Prozeß hätte so abspielen können, wie es RABL schildert, wäre gegeben gewesen. Allein es fehlt jeglicher erfahrungsmäßige Beweis oder auch nur die Spur eines solchen, daß sich in Wahrheit die Sache nun auch wirklich so abgespielt hat. Ja, es gibt Tatsachen, welche unmittelbar dagegen sprechen und meines Erachtens mit Sicherheit dartun, daß, von einem stegalen (stegokrotaphen) Schläfendache ausgehend, die Jochbögen- und sonstige Spangenbildung des Schildkrötenschädels nicht von einer Schläfenlücke, also einem Durchbruche des ursprünglich geschlossen gewesenen Schläfendaches, sondern vom Rande ausgegangen und durch Ausschneidung desselben und von hier aus sich vollziehende Reduktion erfolgt ist, wobei man allerdings nicht, wie RABL es (1903) getan, nur einen Reduktionsweg, nämlich den vom Occipitalrande her, anzunehmen hat, — damit allein kommt man freilich nicht aus —, sondern zwei, nämlich, außer dem soeben genannten, vom Occipitalrande her betretenen, noch einen solchen vom Jugalrande her, so wie es BAUR (1895) und ich (1909) gethan haben, so daß man also in der Hauptsache zwei verschiedene, nebeneinander hergehende Reduktionsreihen zu unterscheiden hat. Die Tatsachen nun, welche vornehmlich gegen RABL sprechen, sind folgende: 1. Es gibt keine Schildkröte, weder lebende noch fossile, welche wirklich eine Schläfenlücke besitzt. Der von RABL postulierte Ausgangszustand für die Jochbogenbildung existiert also nicht. Es wäre aber doch sehr merkwürdig, wenn dieser Zustand, hätte er wirklich einmal be-

standen, uns nicht wenigstens in einer einzigen Form unter den vielen fossilen und lebenden Schildkröten, die uns bekannt sind, erhalten geblieben wäre, da uns doch alle anderen Zustände, vom geschlossenen Schläfendache des stegokrotaphen bis zur nackten Schläfe des gymnokrotaphen Schädels, erhalten sind. — 2. Die Verhältnisse des Schläfendaches gewisser Pleurodira, insbesondere der Podocnemidae. Diese Tiere besitzen an ihrem Schläfendache sowohl den oberen, occipitalen, wie den unteren, jugalen Ausschnitt, und zwar beide in erheblichem Maße, ganz besonders aber den unteren. Sie haben das Dach gerade da erhalten, wo die Schläfenlücken liegen müßten. Wollte man andererseits auch bei ihnen Schläfenlücken als Ausgangspunkt der Umbildung annehmen, so müßte man die frühere Anwesenheit nicht nur einer, sondern zweier Lücken jederseits annehmen, nämlich der oberen und der unteren der diapsiden Formen. Das widerspräche aber aller Erfahrung. Eine Form wie Podocnemis (etwa *expansa* oder *sextuberculata*) läßt sich schlechterdings nicht auf eine Form mit Schläfenlücken zurückführen; dabei hat sie aber auch gewiß kein stegales Dach mehr; nur die Ausschneidung und Reduktion des Schläfendaches vom Rande her, und zwar in diesem speziellen Falle von beiden Rändern her, dem hinteren oberen (occipitalen) und vorderen unteren (jugalen), kommt hier in Betracht, da nur auf diese Weise die Entstehung solcher Formen erklärbar ist. — 3. Während wir keine einzige Schildkröte kennen, welche eine Schläfenlücke wirklich besitzt, haben wir, unter der von BAUR und mir vertretenen Annahme der Reduktion des Schläfendaches der Schildkröten vom Rande her, und zwar von beiden Rändern her, dem occipitalen und jugalen, alle Übergangsformen und Übergangszustände vom stegokrotaphen zum zygokrotaphen und gymnokrotaphen Schädel. Allerdings in zwei verschiedenen Reihen: in der einen geht die Reduktion in der Hauptsache vom hinteren (occipitalen) Rande aus und führt zur Bildung eines Jochbogens (so ist es bei den Cryptodira), in der anderen erfolgt die Reduktion vom unteren (jugalen) Rande aus und führt zur Bildung der (vom Parietale und Squamosum gebildeten) occipitalen Spange, so bei den meisten Pleurodira. In beiden Reihen kann schließlich die Reduktion noch weitergehen: in der ersten fällt damit der Jochbogen, in der zweiten die occipitale Spange; in beiden entsteht dann ein gymnokrotapher Schädel, der als Rest des Pauzers nur noch die postorbitale Spange enthält. Ein Beispiel der ersten Reihe bildet *Cistudo ornata*, ein solches der zweiten *Chelodina*. In beiden Fällen

ist also der gymnokrotaphe Zustand, ohne Jochbogen und occipitale Spange, auf ganz verschiedene Weise erreicht worden, worauf ich früher (1909, S. 147) besonders aufmerksam gemacht habe, und was schon BAUR wußte und betont hat, indem er (1895: Anat. Anz., Bd. 10, S. 316 und 317) sagt: „Wir sehen also, daß das volltsändige Fehlen eines Temporalbogens, bei Terrapene und Geoemyda einerseits und bei den Chelodinidae andererseits, durch zwei verschiedene Reduktionsprozesse herbeigeführt wird. Im ersten Fall handelt es sich um Reduktion von unten und hinten, im zweiten Falle um Reduktion von unten allein.“

Aus dem Gesagten folgt, daß ich alle meine früher ausgesprochenen Ansichten aufrecht halte.

Ich fasse meine Ansicht über das Schläfendach der Schildkröten in folgenden Sätzen zusammen:

1. Die Schildkröten sind wahrscheinlich im jüngsten Palaeozoicum, im Perm, entstanden.

2. Sie stammen ab von Formen mit geschlossenem Schläfendache, also Formen mit stegalem oder stegokrotaphem Schädel.

3. Die ältesten Schildkröten, die Urschildkröten, hatten ein geschlossenes Schläfendach.

4. Das geschlossene Schläfendach der Urschildkröten stand in der Art seiner Zusammensetzung wahrscheinlich noch dem Schläfendache der Stegocephalia und Cotylosauria nahe, vermutlich aber nur derjenigen stegocephalen Form, die bereits eine Verminderung der Anzahl der das Schläfendach zusammensetzenden Knochenelemente erfahren hatte, jedoch ohne daß das Schläfendach dadurch durchbrochen worden war, einer Form vor allem, welche nicht mehr die Postparietalia und Tabularia (Posttemporalia, „Epiotica“) besaß, wie dies für Pariotichus unter den Cotylosauria gilt.

5. Das geschlossene Schläfendach der Urschildkröten erhielt sich, allerdings wohl in etwas veränderter Form, d. h., nach Verlust der Postparietalia und Tabularia, welche aber am Schildkrötenschädel vielleicht nie mehr vorhanden gewesen sind, mit verringerter Anzahl der Knochen, bei gewissen Formen der späteren Schildkröten durch alle Erdschichten und Zeiten, Trias, Jura, Kreide, Tertiär bis zur Gegenwart, und liegt uns heute noch bei den Chelonidae und Dermochelydae vor.

6. Die Seeschildkröten, Chelonidae und Dermochelydae, sind (demnach) primär stegal (stegokrotaph), nicht sekundär.

7. Die Schildkrötenformen mit reduziertem Schläfendache — mit Jochbogen oder occipitaler Spange, oder ohne beide — sind von der stegalen (stegokrotaphen) Form des Schädels, d. h. mit geschlossenem Schläfendache, abzuleiten.

8. Die Reduktion des Schläfendaches der Schildkröten ging nie von Schläfenlücken aus, — Schläfenlücken gibt es bei keiner Schildkröte und hat es nie gegeben —, sondern vom Rande des Daches.

9. Es sind zwei Reihen der Reduktion zu unterscheiden: in der einen ging dieselbe in der Hauptsache vom hinteren, dem occipitalen Rande aus (daneben manchmal noch in geringem Maße auch vom unteren Rande); in der anderen vom unteren, dem jugalen Rande. In der ersten Reihe entstand ein (mehr oder weniger breiter) Jochbogen, in der zweiten eine (mehr oder weniger breite) occipitale Spange. In beiden Reihen kann die weitergetriebene Reduktion zum fast gymnokrotaphen Schädeltypus führen, indem vom Panzer nur noch die postorbitale Spange übrig bleibt. — Formen wie *Podocnemis* nehmen eine Mittelstellung ein, indem hier je eine ziemlich bedeutende Reduktion sowohl von hinten wie von unten her stattgefunden hat.

Ich kehre nun zu den Chelonidae zurück.

Ich bin also, mit DÖDERLEIN, BAUR, GEGENBAUR und RABL, der Ansicht, daß das geschlossene Schläfendach der Seeschildkröten eine primäre, altererbte Einrichtung ist, keine sekundäre. Ich sehe darin ein primitives Merkmal der Seeschildkröten und erachte demgemäß diese Tiere in diesem Punkte für ursprünglich.

Damit komme ich zu meinem Ausgangspunkte zurück: zur Frage, ob die mancherlei einfachen Merkmale des Skelets der Seeschildkröten primär einfach sind.

Fürs Schädeldach bejahe ich diese Frage: die Seeschildkröten haben sich hier einen ursprünglichen, wenn auch durch Verringerung der Anzahl der Knochen etwas abgeänderten Zustand bewahrt.

Ich verweise nun noch auf folgendes:

Nach RABL (1903 und 1910) zeigen die Chelonidae den primitivsten Bau des Carpus unter allen Schildkröten, ja allen lebenden Reptilien.

Das gleiche gilt, ebenfalls nach RABL, vom Tarsus.

RABL hebt (1910, S. 144) ausdrücklich hervor, daß ihm der Tarsus der Chelonidae ursprünglicher zu sein scheine als derjenige der übrigen Schildkröten und sagt ferner: „Wie die Cheloniden in Beziehung auf den Bau ihres Carpus, nehmen die Schildkröten überhaupt in Beziehung auf den Bau des Tarsus die tiefste Stelle unter

allen heute lebenden Reptilien ein.“ Und in seiner Arbeit von 1903 heißt es (auf S. 176): „Unsere bisherigen Betrachtungen haben uns zu dem Schlusse geführt, daß die Cheloniden sowohl nach dem Bau ihres Carpus und Tarsus als auch nach dem ihres Schädels unter allen lebenden Amnioten die tiefste Stelle einnehmen.“

RABL verweist ferner auf den Bau und die Entwicklung der Rippen und des Plastron (1903, S. 176—179 und 1910, S. 78).

Bezüglich der Rippen wiederholt er RATHKES Satz (1848, S. 88), „daß bei den Land- und Süßwasserschildkröten die längeren Rippen zu einer gewissen Entwicklungszeit ganz dieselbe Form besitzen, welche die Rippen bei den erwachsenen Seeschildkröten bemerken lassen“ (1903, S. 176; 1910, S. 78).

Und über das Plastron sagt RABL: „Auch die Entwicklung des Plastron läßt die Cheloniden als sehr tiefstehende Gruppe erkennen. Das Plastron einer jungen Sumpf- oder Landschildkröte zeigt eine ganz auffallende Ähnlichkeit mit dem einer erwachsenen Chelonia oder Thalassocheles.“ (1910, S. 78.)

Es sind ja altbekannte Tatsachen, was RABL hier über die Rippen, bzw. den Carapax und das Plastron anführt, — man vergleiche z. B. auch die Darstellung, welche RÜTIMEYER (1873) in seinem palaeontologisch grundlegenden Werke „Die fossilen Schildkröten von Solothurn“ von dem Bau und der Geschichte der heutigen Schildkrötenschale (auf S. 8—26) gibt —, Tatsachen, von deren Richtigkeit man sich jederzeit überzeugen kann. Vor mir liegen mehrere Plastra junger Sumpfschildkröten (*Emys*) und der Carapax einer jungen *Hydromedusa maximiliani*: diese Teile entsprechen genau dem, was RABL sagt: sie ähneln ganz außerordentlich fertigen Chelonidenzuständen.

Nach RABL sind die Seeschildkröten in allen diesen wichtigen anatomischen Merkmalen eine sehr tiefstehende Gruppe.

Ich führe dies hier an, um zu zeigen, daß die Ansicht, die Seeschildkröten seien in den angeführten Punkten, namentlich im Bau des Schläfendaches, des Carapax und Plastron, sekundär abgeänderte, sekundär einfache oder primitive, also nicht entsprechend ursprüngliche Formen, keineswegs allgemein geteilt wird und die Sache wenigstens immer noch zur Diskussion steht.

Einen Beitrag zur Lösung dieser Frage sollen auch diese Ausführungen bilden.

Es ist nun kurz noch eine andere Frage zu erörtern, um ganz zu zeigen, von welcher Fragestellung meine unten folgenden Unter-

suchungen ausgehen: ich meine die Stellung der Dermochelydae zu den Chelonidae.

Um mein eigenes Urteil in dieser Frage gleich vorwegzunehmen, so habe ich zu bemerken: Ich schließe mich denjenigen Forschern an, welche der Ansicht sind, daß die Chelonidae und Dermochelydae zusammengehören. Dies ist das Wichtigste in der ganzen Frage. Im übrigen ist meine Meinung die, daß beide eine gemeinsame Abstammung haben, und zwar gemeinsam von primitiven Cryptodiren abstammen, sich aber schon sehr frühzeitig voneinander getrennt und eigene Wege eingeschlagen haben, sowie daß heute die Unterschiede zwischen beiden doch erheblich größer sind, als vielfach angenommen wird. Wahrscheinlich entstanden die Seeschildkröten im Jura, — wie oben auseinandergesetzt, vermutlich aus Formen mit amphibiotischer Lebensweise —, und da, wie ich annehme, schon sehr frühzeitig eine Trennung in Dermochelydae und Chelonidae stattgefunden hat, so folgt daraus, daß die Dermochelydae wesentlich älter sein müssen, als die bis jetzt bekannten palaontologischen Tatsachen zu erweisen scheinen, nach welchen die Lederschildkröten erst seit dem Eocaen, also dem ältesten Tertiär, bekannt sind.

Die Geschichte dieser Frage ist bei BAUR (1889, S. 149—153) und NICK (1912, S. 7—11) zusammengestellt. Ich verweise auf diese Zusammenstellungen und hebe aus der recht umfangreichen Geschichte nur folgendes hervor:

Nachdem früher die Lederschildkröte ganz allgemein zu den Seeschildkröten gestellt worden war (vgl. darüber BAUR, 1889, S. 150—153), ist COPE der erste gewesen, welcher dieses Tier von den übrigen Seeschildkröten, ja eigentlich von allen anderen Schildkröten überhaupt abgetrennt hat: er stellte für sie die besondere Gruppe der „Athecae“ auf, die den Cryptodira und Pleurodira gleichwertig sei (1870, 1871, 1875).

DOLLO (1886), COPE's Gedankengang annehmend, nennt diese Absonderung der Lederschildkröte sehr glücklich und stellt den „Athecae“ sämtliche anderen Testudinata als „Thecophora“ gegenüber, beide Gruppen scharf voneinander haltend.

Gegen COPE und DOLLO hat sich BAUR wiederholt in scharfer, bestimmter Form ausgesprochen (1886: Zoolog. Anz. Bd. 9, S. 687—689; 1888: Science, New York, March 23, S. 144; 1889: Biolog. Centralbl. Bd. 9, S. 149—153, 180—191 und 618—619).

Nach BAUR (1889, S. 153) haben sich für eine Isolierung der Dermochelys von den übrigen Seeschildkröten außer COPE und DOLLO noch SEELEY, SMITH-WOODWARD, BOULENGER und GÜNTHER ausgesprochen.

BAUR hält die Absonderung der Dermochelyidae von den übrigen Seeschildkröten, sowie DOLLOS Einteilung der Schildkröten in „Aethecae“ und „Thecophora“ für unnatürlich und absolut künstlich (1886, S. 687). Nach ihm gehören die Dermochelyidae zu den Seeschildkröten und sind die „am besten an das Wasserleben angepaßten Formen der Cheloniidae, von welchen sie nicht getrennt werden können“ (1886, S. 687). Ihre Ahnen waren „Thecophora“. Die alte Anschauung über die systematische Stellung der Dermochelys von GRAY, RÜTIMEYER, HUXLEY, VAILLANT u. a., welche diese Schildkröte zu den Seeschildkröten stellen, ist natürlich und richtig (1889, S. 619).

DOLLO hat später (1901) seine Ansicht vollständig geändert; er läßt jetzt Dermochelys von einer thecophoren Schildkröte abstammen, — „Je pense, d'abord, que Dermochelys descend d'une Tortue thécophore“ —, worin er also BAUR nunmehr zustimmt. Im übrigen giebt er die sehr verwickelte Schilderung einer wiederholt abgeänderten Lebensweise, durch welche Dermochelys ihre außerordentlich weitgehende Spezialisierung erreicht habe.

SIEBENROCK (1909) stellt sich in der Hauptsache auf BAURS Standpunkt. Er schreibt (S. 552): „Der Auffassung DOLLO's in Bull. Mus. Hist. nat. Belgique Vol. 4, 1886, S. 79, und BOULENGER's in Ann. Mag. nat. Hist. (6) Vol. 2, 1888, S. 352, daß die Familie Dermochelyidae allen übrigen Schildkröten im System gegenüberzustellen sei, wird jetzt nicht mehr allgemein beigezogen. Man gelangt vielmehr zur Überzeugung, daß die Verwandtschaft zwischen den Dermochelyidae und Cheloniidae viel größer ist, als bisher angenommen wurde. BAUR, in Biolog. Centralbl. Bd. 9, 1890, S. 188, hat ganz richtig bemerkt: ‚Wir dürfen unser System, wenn es ein natürliches genannt werden will, nicht auf die Unterschiede allein, sondern auch auf die Ähnlichkeiten basieren‘. Und daß die beiden Familien in vieler Hinsicht große Ähnlichkeit besitzen, ist wohl nicht zu leugnen. Daher erscheint ihr engerer Zusammenschluß in eine Superfamilie durchaus nicht widernatürlich. Die Unterschiede, welche sich in ihrem Bau und im Habitus ergeben, werden auch durch die Trennung in zwei selbständige Familien zum Ausdruck gebracht.“ SIEBENROCK vereinigt demgemäß alle Seeschildkröten in der Superfamilie Cheloniidea. Diese Superfamilie enthält die beiden Familien der Cheloniidae und der Dermochelyidae.

chelyidae. Die Cheloniidae umfassen die beiden Genera *Chelonia* (*mydas* und *imbricata*) und *Caretta* (*caretta* und *kempii*).

NICK (1912), den Schädel von *Dermochelys* und *Chelone mydas* vergleichend untersuchend, kommt zu dem Ergebnis, daß aus einer Reihe mehr oder weniger wichtiger Merkmale auf eine Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelone* zu schließen sei. Aber es beständen auch Merkmale, welche es verbieten, eine allzu enge Verwandtschaft beider anzunehmen. Dabei handele es sich teils um primitive Zustände, die *Dermochelys* mehr bewahrt habe als *Chelone*, teils um weitgehende Spezialisierungen in verschiedenen Richtungen, alles Merkmale, welche auf eine frühe Trennung von *Dermochelys* und *Chelone* hinwiesen. „Gerade die wichtigsten Anzeichen einer Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* zeigen zugleich auch Spezialisierungen, die das Auseinanderlaufen beider Zweige des Stammes in alte Zeiten zurückverlegen“ (S. 203).

VERSLUYS, nachdem er früher (1909), auf Grund sehr bedeutender Unterschiede im Baue der Sphenoidgegend des Schädels, eine engere Verwandtschaft der Chelonidae und Dermochelyidae verneint hatte, kommt neuerdings (1914), in seinen Studien über die Phylogense des Panzers der Schildkröten und die Verwandtschaft der Lederschildkröte (S. 324—332), zu dem Schlusse, daß eine ziemlich nahe Verwandtschaft beider Gruppen anzunehmen sei und daß sogar die wesentlichen Unterschiede in der Schale, im Schädel usw. diese Schlußfolgerung nicht entkräften könnten (S. 332). Doch sei *Dermochelys* nicht, wie BAUR angenommen habe, ein direkter Nachkomme der Chelonidae, sondern beide Typen von Meeresschildkröten hätten sich während einer nicht unerheblichen Zeit selbständig entwickelt. Die gemeinsame cryptodire Stammform sei wahrscheinlich eine littorale Form gewesen, von welcher aus *Dermochelys* bald zum schwimmenden Leben in der Hochsee übergegangen sei, während die Chelonidae mehr ein littorales Leben beibehielten (S. 332).

Ich füge noch folgendes hinzu:

HUXLEY (1873) hatte bekanntlich schon sämtliche Meerschildkröten, einschließlich *Dermochelys* (*Sphargis*), zu einer einzigen Gruppe zusammengefaßt, die er mit STANNIUS *Euereta* nannte, und diese Gruppe den Testudinea, Emydea und Trionychoidea gegenübergestellt (S. 177 und 178). K. RABL, darin noch schärfer vorgehend und an DAUDIN und MERREM anknüpfend, welche letzterer (1820) die Schildkröten in zwei Gruppen geschieden hatte, in Pinnata und Digitata,

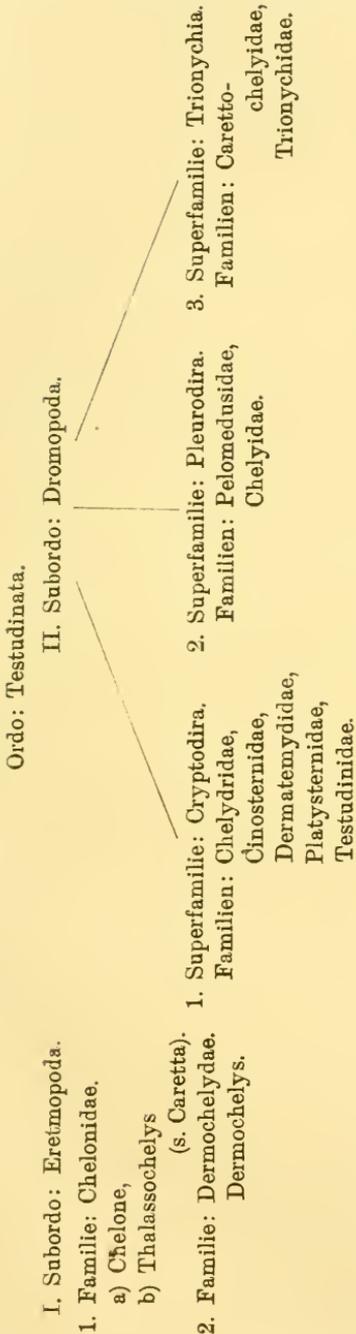
zu jenen die Seeschildkröten, und zwar Chelonidae und Dermochelydae, zu diesen alle anderen Schildkröten rechnend, bringt ebenfalls die Seeschildkröten in scharfen Gegensatz zu allen übrigen Schildkröten, jene als Eretmopoden, diese als Dromopoden zusammenfassend (1903, S. 164, und 1910, S. 76—80), wobei zu bemerken ist, daß RABL'S Eretmopoden genau MERREMS Pinnata oder des STANNIUS und HUXLEYS Euereta entsprechen, also die Chelonidae (Chelone, Thalassochelys) und Dermochelydae (Sphargidae) enthalten.

Aus diesem historischen Überblick, welcher, wie gesagt, durchaus keinen Anspruch macht auf Vollständigkeit (bezüglich deren ich auf BAUR [1889] und NICK [1912] verweise), geht hervor, daß bezüglich der systematischen Stellung der Lederschildkröte eine bereits sehr alte Ansicht die ist, daß die Dermochelydae zu den Seeschildkröten gehören und also mit den Chelonidae zusammenzustellen sind. Dies ist, wie oben angegeben, auch meine Ansicht: Dermochelydae und Chelonidae sind gleichberechtigte Familien der Seeschildkröten (Thalassiten, RÜTIMEYER 1873).

Über die Einteilung der Schildkröten überhaupt möchte ich mich dem Gedankengange MERREMS, HUXLEYS und RABL'S anschließen, nach welchem die Seeschildkröten allen anderen Schildkröten gegenüberzustellen sind, unbeschadet der Tatsache, daß man dieselben von primitiven Cryptodiren abzuleiten hat. Es kann dies um so eher geschehen, als m. E. die Stammformen der Seeschildkröten noch keine hochentwickelten Cryptodiraformen gewesen sind, sondern eben noch primitive, bei welchen vor allem die Biegung des Halses noch nicht in der extremen Weise möglich war, daß auch der Kopf unter die Schale zurückgezogen werden konnte, bei denen also die Halswirbel zwar im großen und ganzen bereits in der für Cryptodiren charakteristischen Weise ihre Differenzierung begonnen und in gewissem Maße wohl auch schon durchgeführt, jedoch noch nicht bis zum Extrem vollendet hatten.

Ich unterscheide daher mit MERREM und RABL die Seeschildkröten, als Pinnata oder Eretmopoda, scharf von allen übrigen Schildkröten, den Digitata oder Dromopoda. Die Eretmopoda (Pinnata) zerfallen in die beiden Familien der Chelonidae und Dermochelydae, die Dromopoda (Digitata) am besten in die drei Superfamilien Cryptodira, Pleurodira und Trionychia. (RABL zerlegt die Dromopoda gleich in die Familien der Emydae, Testudinidae und Tryonichidae; 1910, S. 79.)

Wir hätten also folgende Einteilung:



Wenn ich nun, wie aus dem Gesagten hervorgeht, auch denjenigen Forschern zustimme, welche die Dermochelyidae zu den Seeschildkröten stellen und sie als Verwandte der Chelonidae betrachten, so kann ich doch nicht immer allem dem zustimmen, was zu gunsten dieser Ansicht angeführt wird und angeführt worden ist. Namentlich finde ich zahlreiche diesbezügliche Bemerkungen BAURS teils unrichtig, teils höchst anfechtbar.

Von dem Bestreben erfüllt, die Verwandtschaft der Dermochelys mit den Chelonidae unter allen Umständen darzutun, sucht BAUR alles, oder wenigstens fast alles, was er bei Dermochelys an Besonderheiten und Spezialisierungen findet, auch bei den Chelonidae, zum mindesten mehr oder weniger angedeutet, wiederzufinden.

Dies gilt besonders auch für den Schädel.

„Die Konfiguration und die einzelnen Elemente des Schädels sind wie bei den Cheloniidae, namentlich wie bei Eretmochelys“, heißt es (1886, S. 687) vom Schädel der Dermochelys.

Besonders kommt BAURS Arbeit aus 1889 über die systematische Stellung der Dermochelys in Betracht (Biolog. Centralbl. Bd. 9).

Ich führe einige der wichtigsten, den Schädel betreffenden Sätze daraus an.

In Entgegnung gegen Einwürfe BOULENGERS heißt es (S. 188 und 189):

„Außer der Abwesenheit der absteigenden Fortsätze der Parietalia, eine Tatsache, die mir lange bekannt ist, gibt

es noch eine Menge anderer Charaktere, die Dermochelys von allen übrigen Schildkröten unterscheiden; aber sind wir deshalb berechtigt, dieser Form eine von allen übrigen isolierte Stellung zu geben?

Bei Dermochelys endet der hintere Rand der Palatina frei, nicht begrenzt von den Pterygoidea und Jugalia; bei Dermochelys berührt das Squamosum die hintere Partie des Paroccipitale nicht; bei Dermochelys fehlt ein verknöchertes Articulare; bei Dermochelys ist der Condylus occipitalis knorplig.

Alle diese Verhältnisse zeichnen Dermochelys von allen übrigen Schildkröten aus. Aber wir dürfen unser System, wenn es ein natürliches genannt werden will, nicht auf die Unterschiede allein, sondern auf die Ähnlichkeiten basieren. Die Ähnlichkeiten zwischen Dermochelys und den übrigen Seeschildkröten aber sind so bedeutend, daß wir sie nur durch genetischen Zusammenhang der beiden Formen erklären können.

Nur bei den Cheloniidae fehlt das Foramen palatinum wie bei Dermochelys, bei allen übrigen Schildkröten ist es vorhanden.

Schon bei den Seeschildkröten zeigt sich eine teilweise Reduktion der absteigenden Fortsätze und der Columella; bei Protostega sind beide noch vorhanden. Bei den Seeschildkröten ist die Tendenz vorhanden, den hinteren Rand des Palatinum freizulegen, indem Pterygoideum und Jugalia außer Verbindung zu treten suchen. Schon bei den Seeschildkröten ist die Verbindung des Squamosum mit dem Paroccipitale lockerer als bei den übrigen, und das Articulare von geringer Mächtigkeit und von einer starken Knorpelmasse überzogen¹⁾; ebenso ist der Condylus occipitalis von einer sehr mächtigen Knorpelschicht umgeben, die knöchernen Flächen desselben sind aber noch nicht rau wie bei Dermochelys.

Alle die Abweichungen im Schädel von Dermochelys sind sekundärer Natur und lassen sich durch Betrachtung des Schädels der Cheloniidae und dieser allein erklären. Ich war also vollkommen berechtigt, zu erklären, daß der Schädel von Dermochelys fundamental derselbe ist wie bei den Cheloniidae.“

Auf Dermochelys gehe ich nicht ein, da ich keine eigene Erfahrung über dieses Tier habe. Aber was die übrigen Seeschildkröten, die Chelonidae, betrifft, so muß ich die Berechtigung der meisten angeführten BAUR'schen Behauptungen bestreiten.

1) „Bei Protostega ist ein verknöchertes Articulare vorhanden.“

Daß bei den Chelonidae sich eine teilweise Reduktion der absteigenden Fortsätze der Parietalia zeige, ist m. E. unrichtig: ich finde an alten Schädeln von *Chelone mydas* diese absteigenden Fortsätze der Parietalia, welche nichts anderes sind als Abschnitte der von mir als Innenlamelle bezeichneten Teile, recht kräftig entwickelt und ausgebildet. — Ebenso finde ich an *Chelone* keinen Beweis dafür, daß eine Tendenz vorhanden sei, den hinteren Rand der Palatina freizulegen. — Auch das wird nicht durch Erfahrung gestützt, daß bei den Chelonidae die Verbindung des Squamosum mit dem Opisthoticum, welches BAUR, wie später auch SIEBENROCK (1897, S. 12—17) und JAEKEL (1916, S. 169), m. E. sehr zu Unrecht, als Paroccipitale bezeichnet, auffallend locker sei; ebensowenig die Behauptung von der geringen Mächtigkeit des Articulare und der mächtigen Knorpelschicht des Condylus occipitalis.

Alles, was BAUR hier behauptet, trifft nur auf noch nicht erwachsene, aber nicht auf erwachsene, wirklich ausgewachsene Schädel zu.

Über die drei zuletzt genannten Punkte werde ich unten ausführlich sprechen.

Zuvor aber habe ich noch kurz auf NICK'S Arbeit über das Kopfskelet der *Dermochelys* (1912) einzugehen, in welcher sich ebenfalls zahlreiche hierher gehörige Bemerkungen über den Schädel der Chelonidae, insbesondere *Chelone mydas*, vorfinden, da der Autor eine Vergleichung der Schädel von *Dermochelys*, *Chelone mydas* und *Chelydra serpentina* gibt, nebst Bemerkungen systematischer Natur.

NICK, welcher sagt, „wir müssen eine Blutsverwandtschaft zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* annehmen“ (S. 200), stimmt in vielen Einzelheiten mit BAUR überein. So schreibt er u. a. (S. 185) beispielsweise: „Wie schon BAUR . . . richtig bemerkt, beginnt auch bei *Chelonia* bereits eine Loslösung des knöchernen Opisthoticums vom Squamosum bemerkbar zu werden, und das knöcherne Articulare ist von geringer Mächtigkeit.“ — Ferner hebt er hervor, daß auch bei den rezenten Cheloniden die absteigenden Fortsätze der Parietalia schwächer entwickelt seien als bei anderen Schuldkröten (z. B. *Chelydra*), wie bereits BAUR angegeben habe (S. 186).

Besonders hervorzuheben aber ist, daß NICK auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schlusse kommt, daß nicht nur bei *Dermochelys*, sondern auch bei *Cheloné*, neben primitiven Zuständen am Chondrokranium, vor allem eine erhöhte Ausbildung von Knorpel im Kopfskelet und eine Vermehrung des Knorpels auf Kosten des Knochens

stattgefunden habe; eine Erscheinung, welche wahrscheinlich in dem Einflusse des Meerlebens begründet sei: „denn es ist — wie es auf S. 185 heißt — eine allgemeine Erfahrung, daß bei Meerestieren eine starke Vermehrung des Knorpels eingetreten ist (z. B. bei Ichthyosauriern)“.

Als Beweis für diese angebliche Vermehrung des Knorpels auf Kosten des Knochengewebes unter dem Einflusse der pelagischen Lebensweise führt der Autor eine ganze Anzahl Merkmale an; u. a. z. B. folgende: bei *Chelone* finde sich ein nicht unerheblicher Knorpelüberzug über dem *Condylus occipitalis* vor; die mediale Ohrkapselfwand sei in großer Ausdehnung knorpelig; das *Septum interorbitale* und die Wände des *Cavum cranii* in der Orbitalregion seien sehr vollständig; in letzterer sei die *Pila prootica*, die *Chelydra* fehle, vorhanden und dadurch ein *Foramen prooticum*: embryonal existiere eine *Taenia supratrabecularis*; eine beginnende Loslösung des knöchernen *Opisthoticum*s vom *Squamosum* mache sich bemerkbar und das knöcherne *Articulare* sei von geringer Mächtigkeit (S. 185). — Weitere diesbezügliche Bemerkungen betreffen das Gebiet der *Ossa otica*, des *Basioccipitale*, *Basisphenoids*, der *Processus clinoides* usw.

Ich werde auf die meisten Punkte unten ausführlich eingehen und bemerke hier nur, daß ich in der starken Ausbildung der Seitenwände des *Cavum cranii* in der Orbitalregion, in der Vollständigkeit des *Septum interorbitale*, in dem Vorhandensein der *Pila prootica* und des *Foramen prooticum* sowie der *Taenia supratrabecularis* ursprüngliche und sehr primitive Merkmale erblicke, keine sekundäre Knorpelvermehrung, und zwar auf Grund der Vergleichung mit den Verhältnissen anderer Reptilien, insbesondere der *Rhynchocephalia*, in manchem aber auch der *Sauria*. Bezüglich des Näheren verweise ich auf meine Arbeit über den Schädel der *Chelone imbricata* (1915).

Ich komme nun zur Fragestellung, welche auf Grund der Überlegungen, die sich an das aus der Literatur Mitgeteilte anknüpfen, sich mir aufgedrängt hat und die nächste Ursache der Untersuchung gewesen ist, deren Ergebnisse im folgenden mitgeteilt werden.

Die Frage, welche ich mir in erster Linie vorgelegt habe, lautet: Zeigen die Seeschildkröten (außer *Dermodochelys*) im ausgewachsenen Schädel tatsächlich Zustände am Innenskelete, welche so zu deuten und nur unter der Annahme zu erklären sind, daß bei diesen Tieren unter dem Einflusse des Meerlebens eine Vermehrung des Knorpels auf Kosten des Knochengewebes stattgefunden habe?

Daß, um diese Frage zu beantworten, vor allem eine genaue Kenntnis des Grades der Verknöcherung des Schädelinnenskelets, also des Primordialkraniums, wirklich ausgewachsener Tiere erforderlich ist, war von vornherein klar. Ich suchte mir daher zunächst über diese Frage Rechenschaft zu geben.

Dabei fand ich, die Literatur durchgehend, sehr bald heraus, daß wirklich zuverlässige oder, ich will sagen, abschließende Angaben und Kenntnisse über diese Frage überhaupt noch nicht vorhanden sind, und zwar deswegen nicht, weil bisher wohl noch nie wirklich ausgewachsene Schädel von Seeschildkröten daraufhin untersucht worden sind.

Anhalt für diese Vermutung bot mir, nächst BAURS Angaben, NICKS Arbeit (1912), in welcher (S. 81) eine *Chelone mydas* mit erst 14 cm Schädellänge als ein ziemlich erwachsenes Tier bezeichnet wird und dementsprechend die Verhältnisse des Schädels doch wohl als ziemlich abgeschlossen erachtet werden. Nämlich: mir stehen weit größere Schädel von *Chelone mydas* zur Verfügung, darunter zwei sehr große Schädel von 26 cm Länge, also von fast doppelter Größe wie der erwähnte Schädel in NICKS Besitz; selbst bei derartig großen und alten Schädeln ist, wie die Untersuchung ergeben hat und aus dem unten Folgenden erhellt, die Verknöcherung des Innenskelets noch nicht immer völlig abgeschlossen; eine Tatsache, aus welcher folgt, daß kleinere Schädel für die hier in Rede stehenden Fragen gar nicht in Betracht kommen können.

Meine nächste Aufgabe ergab sich demnach von selbst: festzustellen nämlich, welchen Grad der Verknöcherung das Innenskelet des Schädels bei den Seeschildkröten wirklich erreicht oder, anders ausgedrückt, wie weit das Primordialkranium im wirklich ausgewachsenen Zustande knöchern, wie weit noch knorpelig ist.

Dieses ist in der Hauptsache der Gegenstand der unten folgenden Untersuchung und Darstellung, wobei ich bemerke, daß ich nicht das ganze Primordialkranium besprechen werde, sondern mich auf gewisse Teile desselben beschränke, nämlich in der Hauptsache auf das *Os articulare mandibulae*, das *Quadratum*, den *Condylus occipitalis*, die *Ossa otica*, das *Os supraoccipitale*, *basioccipitale* und *basisphenoideum* nebst den *Processus clinoides*, sowie die *Foramina hypoglossi*.

Ich füge hier nun eine kurze Bemerkung über die im folgenden angegebenen Maße ein:

Die bei der vorliegenden Untersuchung in Betracht kommenden Maße sind folgendermaßen genommen worden: das Längenmaß des Schädels, indem mit dem Zirkel in gerader Linie die Entfernung von dem unteren Rande der vorderen Naht zwischen den Ossa prämaxillaria bis zur Spitze der Spina occipitalis, d. h. also die kürzeste Strecke zwischen den beiden genannten Punkten, gemessen wurde; das Längenmaß des Unterkiefers, indem, ebenfalls mit dem Zirkel und in gerader Linie, die Entfernung ermittelt wurde zwischen dem vordersten Punkte der Synostose beider Unterkieferhälften, also der Synostosis ossium dentalium, und dem hintersten Punkte des Hinterrandes des Unterkiefers, in der Regel also des Os articulare bzw. des Processus retroarticularis.

Untersuchungsmaterial: Zur Untersuchung standen mir zur Verfügung: 1. 14 Schädel von *Chelone mydas*. Die Länge schwankt zwischen 10,9 und 26 cm. Zwei Schädel sind gesprengt, also in ihre einzelnen Teile zerlegt (es sind Schädel mittlerer Größe), und zwei der Länge nach durchgesägt (ein mittelgroßer und ein ganz großer).

Besonders bemerkenswert sind die beiden größten Schädel von je 26 cm Länge: es sind Riesenschädel, von Prof. A. VOELTZKOW auf der Insel Europa bei Madagaskar im Kanal von Moçambique gesammelt. Der eine ist etwas breiter und höher als der andere; der schmalste und niedrigste von beiden gehörte einem weiblichen Individuum an. Obwohl von gleicher Länge wie der erste, macht er, infolge seiner etwas geringeren Höhe und Breite, doch insgesamt einen kleineren Eindruck als jener. Ich bezeichne der Kürze halber den kleinsten der beiden mit A, den größten mit B. — Daß es wirklich ganz alte und ausgewachsene Tiere gewesen sind, welchen diese beiden Schädel angehörten, wird, außer der riesigen Größe der Schädel, durch eine Reihe osteologischer (hauptsächlich die Verknöcherung des Innenskelets betreffender) Merkmale bezeugt, welche man an Schädeln mittlerer, ja selbst schon erheblicher Größe (bis zu 20 und 22 cm Länge) noch nicht findet, und die, wie es scheint, bei Cheloniden, insbesondere *Chelone mydas*, zum Teil wenigstens, bisher überhaupt noch nicht beobachtet sind. Namentlich der kleinste der beiden, also Schädel A, zeigt in ganz auffallender Weise solche Merkmale, mehr als B, und erscheint dadurch weiter entwickelt als dieser; woraus sich dann weiter ergibt, daß Schädel B, trotz seiner ganz auffallenden Größe (Länge, Höhe und Breite), immer noch nicht ganz ausgewachsen ist, da er ja noch nicht die Stufe des Schädels B, also eine sicher beobachtete Stufe

des Verknöcherungsgrades des Innenskelets, erreicht hat. — Auf diesen beiden Schädeln gründet sich hauptsächlich das Ergebnis meiner Untersuchung.

2. Zwei Schädel von *Chelone imbricata*: ein jugendlicher von 7,75 und ein alter von knapp 18 cm Länge.

3. Drei Schädel von *Thalassochelys caretta* (*Caretta caretta*): ein jugendlicher von 7,6 cm Länge und zwei alte, der eine 17,5, der andere 21,4 cm lang.

4. Ein Schädel von *Colpochelys* (*Thalassochelys* s. *Caretta*) *Kempii*, 18,9 cm lang.

Von diesem Materiale sind drei *Chelone mydas*-Schädel, darunter die beiden ganz großen, in meinem Privatbesitze, zwei Schädel des gleichen Tieres, darunter ein gesprengter, gehören der Sammlung des hiesigen anatomischen Institutes an, alle anderen Schädel der Sammlung des hiesigen zoologischen Museums.

Ich bin Professor DÖDERLEIN, meinem Freunde, außerordentlich zu Dank verpflichtet und dankbar, daß er mir die Benutzung und Untersuchung des reichhaltigen Materiales der zoologischen Sammlung gestattet und ermöglicht hat.

Bezüglich des Materiales der zoologischen Sammlung bemerke ich noch folgendes:

Als ich meine Untersuchung begann, fand ich in der zoologischen Sammlung 12 Schädel vor, die als *Chelone-mydas*-Schädel bezeichnet waren. Bei der ersten Durchmusterung schon konnte ich feststellen, daß drei davon schlechterdings keine *Chelone-mydas*-Schädel seien und nicht sein konnten. Durch genaue systematische Untersuchung, gestützt auf die Literatur, aus welcher ich, neben BOULENGERS Katalog (1889), HAYS Arbeit über *Caretta remivaga* (1908) hervorhebe, gelang es mir dann sehr bald, zu erkennen, daß zwei von diesen drei Schädeln Schädel von *Thalassochelys caretta* (*Caretta caretta*) sind und einer ein solcher von *Thalassochelys Kempii* (*Caretta Kempii* SIEBENROCK [1909, S. 554]. *Colpochelys Kempii* GARMAN).

Ich bemerke dies hier nur deshalb, weil man daraus ersieht, daß es, bei gründlicher osteologischer Kenntnis, gelingt, die verschiedenen Gattungen und Arten der Schildkröten aus dem Schädel oder, wie ich gleich hinzufügen will, schon allein aus dem Unterkiefer zu diagnostizieren. Freilich muß man dabei mit einer gewissen Variabilität der osteologischen Merkmale rechnen und derselben die größte Beachtung schenken (vgl. z. B. die Bemerkungen BOULENGERS 1890

und WIELANDS 1897 gegen BAUR). Aber das ist ja selbstverständlich und gilt bei jeder morphologisch-systematischen Arbeit.

Bei dieser Gelegenheit habe ich zahlreiche Merkmale gefunden und notiert, welche die sichere Unterscheidung der Schädel von *Chelone mydas*, *Chelone imbricata*, *Thalassochelys caretta* und *Thalassochelys Kempii* ermöglichen. Meine ursprüngliche Absicht, diese Merkmale hier zusammenzustellen, muß ich indessen jetzt, aus äußeren Gründen, aufgeben, vor allem, um diese Arbeit nicht zu sehr auszudehnen und möglichst bald einen Abschluß zu gewinnen. Das letztere muß mir natürlich zurzeit um so erwünschter erscheinen, als bei der nunmehrigen politischen Wendung der Dinge im Elsaß die Lage eines deutschen Hochschuldozenten sehr unsicher und es fraglich geworden ist, wie lange man noch als deutscher Hochschullehrer hier wird tätig sein und arbeiten können.

Ich muß mich daher auf später vertrösten und hoffen, daß es mir später einmal möglich sein werde, diese Frage, unter Berücksichtigung der Literatur, zu behandeln.

Nur einen Punkt möchte ich heute ganz kurz streifen:

BAUR gibt (1889: Biol. Centralbl. Bd. 9, S. 618, Fußnote 2) mehrere Unterscheidungsmerkmale von *Thalassochelys caretta* und *Thalassochelys Kempii* (*Colpochelys*) an, darunter auch, daß bei *Thalassochelys* die *Maxillaria* in der Mittellinie zusammenträfen, bei *Colpochelys* dagegen nicht, sondern durch den Vomer getrennt seien. BAUR will darauf hinaus, daß *Colpochelys* ein „gutes Genus“ sei. Er schreibt: BOULENGER betrachtet *Colpochelys* als eine Spezies von *Thalassochelys*. Daß *Colpochelys* ein „gutes Genus“ ist, wird folgende Charakteristik des Schädels von *Thalassochelys* und *Colpochelys* beweisen. . . .

Thalassochelys.

Colpochelys.

- | | |
|--|---|
| <p>1. Augenhöhle begrenzt von: Prae-frontale, Postfrontale, Jugale, Maxillare.</p> <p>2. Maxillaria treffen sich in der Mittellinie.</p> | <p>1. Augenhöhle begrenzt von: Prae-frontalē, Frontale, Postfrontale, Jugale, Maxillare.</p> <p>2. Maxillaria treffen sich nicht in der Mittellinie, sie werden durch den Vomer getrennt.</p> |
|--|---|

Dazu bemerke ich, daß diese Merkmale keineswegs konstant sind und sie allein daher nicht ausschlaggebend sein können.

Ich beschränke mich auf das Verhalten der *Maxillaria*. Dasselbe variiert an den Schädeln von *Thalassochelys caretta*.

An den beiden mir vorliegenden Schädeln von 21,4 und 17,5 cm Länge finde ich folgendes: der erste (der größte) zeigt die Maxillaria an der Gaumenseite hinter den Praemaxillaria auf einer Strecke von etwa 7 mm in der Medianlinie zusammentreffen, die Praemaxillaria und den Vomer voneinander trennend. An dem anderen (kleinsten) dagegen schließen die Maxillaria an der Gaumenseite nicht in der Medianlinie zusammen: es bleibt hier zwischen ihnen ein etwa $6\frac{1}{2}$ mm langer und etwa $2\frac{1}{2}$ mm breiter Spalt übrig, in den sich ein zungenförmiger Fortsatz des Vomers einschiebt, der vorn bis zu den Praemaxillaria heranreicht. Es werden also hier bei *Thalassochelys caretta* die Maxillaria durch den Vomer voneinander getrennt, welches also nicht differentialdiagnostisch ausschlaggebend für *Colpochelys* (*Thalassochelys Kempii*) sein kann. — An dem mir vorliegenden Schädel von *Thalassochelys* (*Colpochelys*) *Kempii* finde ich diese Trennung der Maxillaria durch den Vomer noch stärker ausgesprochen.

(Fortsetzung folgt.)

Nachdruck verboten.

Über die Entwicklung der querstreifigen Myofibrillen beim Frosche.

Von GÖSTA HÄGGQVIST.

Mit 5 Abbildungen.

HEIDENHAIN hebt an mehreren Stellen hervor, daß die Struktur der Gewebe zum Teil durch Assimilations- und Teilungsprozesse, welche für alle lebende Materie gemeinsam sind, und zum Teil durch die spezifische Funktion derselben bestimmt wird. Er verfolgt diesen Gedankengang auch in bezug auf das Muskelgewebe und äußert in diesem Zusammenhange (12; S. 640): „Da nun die kontraktile Substanz streng nach den Dimensionen des Raumes orientiert ist, weil durch sie eine rein dimensionale Funktion vollzogen wird, darum tritt in ihr jener Anteil der Struktur, welcher aus der Physiologie der Entwicklung sich herleitet und auf der Zusammensetzung aus teilungsfähigen Histomeren beruht, mit besonderer Deutlichkeit hervor.“ — „Weiterhin haben wir bereits gezeigt, daß wir durch Rückwärtsverfolgung der Reihe der Histomeren im Muskel notwendig auf die Existenz kleinster lebender Elementargebilde, der Protomeren, geführt werden, auf deren Teilungsfähigkeit die Teil-

barkeit aller übergeordneten Histomeren einschließlich des Primitivbündels beruht.“ Da meine Untersuchungen mich zwingen, die Myofibrillen von gewissen, in den zuerst auftretenden Myoblasten vorhandenen Granulis herzuleiten, wollte ich hier an diese „Protomerentheorie“ wie auch an ALTMANN'S Ansichten über den Bau der Zellen erinnern. Daß die Struktur der Zellen und Gewebe bis zu einem gewissen Grade deren Funktion und Entstehungsweise angepaßt ist, dürfte als sicher gelten. In welcher Ausdehnung sich diese Faktoren im einzelnen Fall geltend machen, läßt sich indessen nicht überblicken. So ist — um ein naheliegendes Beispiel zu wählen — das Aussehen der Myofibrillen nicht notwendig durch obengenannte Faktoren bedingt. Auch die glatten Muskelfibrillen führen die Funktion des Zusammenziehens aus und wir können ihnen, ohne zu zögern, Assimilationsvermögen zusprechen: wahrscheinlich ist, daß sie auch Teilungsvermögen besitzen. Ihr Aussehen jedoch ist dem der quergestreiften Myofibrillen vollkommen unähnlich. Nicht einmal die fibrilläre Struktur ist notwendig an die Kontraktionsfähigkeit gebunden. Durch eine lange Reihe von Untersuchungen hat man festgestellt, daß in den Embryonen gewisser Tiere das Herz sich zusammenzieht, noch ehe Fibrillen nachgewiesen werden können. Hier wie bei HEIDENHAIN (12) das Vorhandensein feiner, unsichtbarer Fibrillen anzunehmen, erscheint mir etwas weit gesucht. Die weißen Blutkörperchen können ihre Ausläufer zusammenziehen und diese können ungefähr überall hin ausgesandt werden. Ein Vorhandensein von Fibrillen können wir hier jedoch nicht annehmen.

Läßt sich demnach die Struktur der Myofibrillen nicht aus ihrer Funktion herleiten, so erübrigt uns nichts anderes, als die erwähnte Tatsache festzustellen und zu untersuchen, wie diese Struktur entstanden ist, in welcher Weise sich die Fibrillen entwickelt haben.

Diese Frage wiederum kann in drei getrennte Probleme zerfallen:

1. In welcher Weise erscheinen die ersten Fibrillen?
2. Wie entwickeln sich dieselben in der Folge?
3. Auf welche Weise vergrößert sich ihre Zahl?

Von diesen Fragen kann nur die letzte als ziemlich zur Zufriedenheit gelöst angesehen werden. Ich werde mich jedoch auch mit dieser ein wenig beschäftigen.

Technik.

Mein Material bestand in Fröschen aus verschiedenen Entwicklungsstadien, von der Gastrula an bis zu ausgewachsenen Tieren. Diese wurden abwechselnd in FLEMMINGS, ORTHS, ZENKERS und HELLYS Mischungen oder in Mischungen von gesättigter Sublimatlösung und 10proz. Formaldehyd, gesättigter Sublimatlösung und gesättigter Pikrinsäurelösung oder 5proz. Essigsäure fixiert. Bei den ausgewachsenen Tieren wurde der Thorax unter Narkose aufgeschnitten, worauf in die linke Herzkammer eine Kanüle eingeführt wurde. Darauf wurde das Blut mittels 0,6proz. Kochsalzlösung ausgespült und endlich die Fixierungsflüssigkeit injiziert, so daß das Tier augenblicklich erstarrte. Es lag darauf noch weiterhin, ehe es in Alkohol überführt wurde, 24 Stunden lang in Fixierungsflüssigkeit. Tiere in jüngeren Stadien wurden direkt in Fixierungsflüssigkeit gelegt, in welcher sie bald erstarrten. Das Material, gleichgültig, ob es aus ganzen Kaulquappen oder aus einzelnen Muscheln bestand, wurde in Serien von 5 μ dicken Schnitten zerlegt. Bei einigen kleinen Kröten, die gerade eben den Schwanz abgeworfen hatten, habe ich, um die Bauchmuskulatur erreichen zu können, die ganze vordero Bauchwand nach der Fixierung fortgeschnitten, worauf dieselbe auf oben genannte Art zerlegt wurde. Die Schnitte aus dem Material, welches in Sublimat enthaltenden Mischungen fixiert war, wurden vor der Färbung mit verdünnter Jodlösung in 70proz. Spiritus behandelt. Um das namentlich bei den jüngeren Kaulquappen reichlich vorhandene Pigment zu bleichen habe ich wie HEERFORDT (9) den Schnitt mit übermangansaurem Kali und Oxalsäure behandelt. Ersteres wandte ich in $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ proz., letzteres in 1proz. Lösung an.

Die Schnitte wurden alle mit HANSENS (7) Eisentrioxyhämatein gefärbt, wobei nicht zu alte Lösung benutzt wurde. Das Färben nahm eine Stunde und darüber in Anspruch. Zum Kontrastfärben wurde HANSENS Säurefuchsin-Pikrinsäure verwandt. Dieses Verfahren hat sich als äußerst vorteilhaft erwiesen und die Myofibrillen traten in allen Stadien sehr deutlich hervor, wodurch es mir möglich wurde, Strukturen wahrzunehmen, wo frühere Forscher nur homogene Fibrillen gesehen hatten. Ich komme später hierauf zurück.

Abbildungen der auf diese Art gewonnenen Präparate konnte ich nur so erhalten, daß ich dieselben aus freier Hand nach dem Mikroskop zeichnete, denn die feinen Strukturen um die es sich hier handelt, zu fotografieren, ist unmöglich. Die Fibrillen liegen

nicht genau in der Schnittebene und die geringste Abweichung hat zur Folge, daß die feinen Körnchen, aus denen sie zusammengesetzt sind, undeutlich werden und so verschwimmen, daß das Bild homogene Fasern ergibt. Ebensowenig habe ich, abgesehen von einigen Einzelfällen, ABBES Apparat verwenden können, da das seitlich durch das Prisma einfallende Licht genügt, um alles undeutlich zu machen und das Bild, das man vorher unter dem Mikroskop erhielt, vollkommen zu entstellen. Bei Untersuchung dieser Verhältnisse ist es ferner notwendig, alle optischen Hilfsmittel bis aufs äußerste auszunutzen. Man sollte demnach, wie HANSEN empfiehlt, einen Wassertropfen zwischen der oberen Fläche der Kondensorlinse und dem Objektglase anbringen. Ferner sollte man darauf achten, daß man mit genügender Tubuslänge arbeitet. Ebenso ist die Wahl der Beleuchtung von Wichtigkeit. Weiter ist zu bemerken, daß die Sehschärfe des Untersuchenden mindestens eine normale sein muß, wo es sich um derartig feine Strukturen handelt, und daß man eventuell diese nicht zu sehen vermag, wenn das Auge vorher durch langanhaltende Arbeit mit dem Mikroskop oder sonstwie, z. B. durch Lesen, angestrengt worden ist. Kurz, es ist notwendig, unter den denkbar günstigsten Bedingungen zu arbeiten.

Wie entstehen die ersten Myofibrillen?

Der Streit um die Präexistenz der Fibrillen dauerte bis um das Jahr 1880. Dieser Streit scheint das Interesse der Forscher vollkommen in Anspruch genommen zu haben, wogegen niemand es unternahm, die Entstehung derjenigen Fibrillen zu untersuchen, von denen man nicht wußte, ob sie wirklich im lebenden Muskel existierten oder nicht.

KÖLLIKER (14) und RANVIER (18) untersuchten allerdings die Entwicklung der Muskulatur, aber trotzdem sich beide der Gruppe von Forschern angeschlossen zu haben scheinen, welche die Fibrillen als Hauptstruktur der Muskelfasern bezeichnen, so äußern sie doch nichts über die Entwicklung derselben.

WAGENER (20) beobachtete bei dreihundertfacher Vergrößerung Muskelfibrillen in einem drei Tage alten Hühnerembryo. Über die Entwicklung derselben sagt er jedoch nichts.

HEIDENHAIN (10) stellte 1901 die Theorie auf, daß die Muskelfibrillen, ehe sie im Mikroskop sichtbar würden, bereits als metamikroskopische Bildungen vorhanden seien. Diese „Molekularfibrillen“

sollten dann durch Assimilierung und Längsspaltung endlich die Grenze des Sichtbaren in der Form von Bündeln metamikroskopischer Fibrillen erreichen. Diese seine bereits früher von mir erwähnte Ansicht schien eine Stütze in der Tatsache zu finden, daß das Herz gewisser Tiere schon zu pulsieren beginnt auf einer Entwicklungsstufe, auf der Fibrillen noch unter dem Mikroskop nicht nachgewiesen werden können. HEIDENHAIN hatte bei seinem mikroskopischen Studien auch die Beobachtung gemacht, „daß die primären Fibrillen im Beginne der Entwicklung gleichsam aus dem Unsichtbaren emporzutauchen scheinen.“ Im Jahre 1899 fand er in der Herzwand eines drei Tage alten Entenembryos schwachgefärbte Fibrillen, „welche zum Teil völlig homogen erscheinen.“ Diese Fibrillen traten gleichzeitig mit anderen, gröberen, mit ausgebildeter Querstreifung auf.

GODLEWSKI (3) veröffentlichte 1901—1902 Untersuchungen über die Entwicklung der Muskulatur, wobei er sich auch mit den Fibrillen beschäftigt. Seiner Ansicht nach entstehen diese aus Granulis, welche in den Muskelzellen angehäuft sind. Diese Granula ordnen sich in Reihen und verschmelzen zu homogenen Fäden, in welchen erst später Querstreifung auftritt. „Für das Auftreten dieser Differenzierung in zwei Substanzen sind nur zwei Erklärungsmöglichkeiten gegeben: man muß entweder annehmen, daß die ursprünglich in Reihen angeordneten Körnchen in einem Faden wirklich vollständig verschmolzen waren und der Faden erst nachträglich eine quere Segmentierung erfährt, oder die Verschmelzung der Körnchen war nur eine scheinbare: die sehr zahlreichen, dicht in einer Reihe zusammenliegenden Körnchen, durch verschwindend kleine Abstände voneinander getrennt, haben ihre Selbständigkeit beibehalten und jetzt entspricht jedes Segment der Fibrille einem ursprünglichen plasmatischen Körnchen.“ Er spricht weiterhin im Laufe seiner Abhandlung die Ansicht aus, daß die sich intensiv färbenden Bestandteile der Fibrillen (Querscheibe, *Q*) von gleicher Substanz wie neuerdings erwähnte Granula seien.

MARCEAU (16) veröffentlichte 1903 eine Arbeit über die Entwicklung der Fibern im Herzen eine Reihe von Wirbeltieren. Seiner Ansicht nach bilden die homogenen Fasern die ersten Anlagen der Myofibrillen. In diesen Fasern, meint er, träten später färbbare Granula als erste Anlagen der *Q* auf. Durch Teilung dieser Granula

entständen die beiden Hälften der \varnothing . Die Grundmembranen werden erst später wahrnehmbar.

MEVES (17) äußert 1907 folgendes (S. 402): „Meine eigenen Beobachtungen ergeben, daß das Material für die Bildung der primitivsten Fibrillen nicht erst, wie GODLEWSKI meint, auf einem bestimmten Stadium in den jungen Muskelzellen entsteht, sondern von vornherein in ihnen vorhanden ist, und zwar der Regel nach nicht in Form von Körnchen, sondern in derjenigen von Fäden. Diese Fäden sind Chondriokonten. Mit GODLEWSKI stimme ich darin überein, daß die ganzen Fibrillen, nicht nur ihre Querglieder, aus den Fäden hervorgehen.“

DUESBERG (2) entwickelt gelegentlich des 1909 in Gießen abgehaltenen anatomischen Kongresses diese Theorie noch weiter. Er stellt erst das Vorkommen von Chondriosomen in verschiedenen embryonalen Zellen fest und geht darauf zu einer Schilderung der Verhältnisse der in Muskelplatte über. „Die Zellen der Muskelplatte (Myoblasten) sind mit kurzen Fäden oder Stäbchen versehen, welche einen der Längsachse der Zelle parallelen Verlauf haben. Schon ungefähr gegen die 60. Stunde der Bebrütung erscheinen in dem Myotom erhebliche Differenzen, welche sowohl die Zellen als ihren Inhalt, die Chondriosomen, betreffen. Gewisse Myoblasten schmelzen an ihren Enden zusammen, und bilden auf diese Weise protoplasmatische mehrkernige Säulchen, welche sich von einem Ende des Myotoms zum anderen erstrecken. Zwischen diesen Säulchen bleiben noch undifferenzierte Myoblasten, welche erst später zur Bildung von Muskelfasern verbraucht werden, erhalten. In diesen Zellen behalten die Chondriosomen ihr ursprüngliches Aussehen, während in den Säulchen die Stäbchen sich kettenförmig aneinander reihen und längere Fäden bilden. Dieser Prozeß ist schon gegen die 60. Stunde deutlich zu erkennen.

In einem späteren Stadium sind die Fäden zu langen Fibrillen verschmolzen, welche einen welligen, doch der Hauptsache nach in den meisten Fällen parallelen Verlauf haben und sich von einem Ende des Säulchens zum anderen, also durch das ganze Myotom, erstrecken.

Jedoch wird nur ein Teil des Chondrioms zur Bildung dieser Fibrillen verbraucht. In der Mitte der Säulchen, in welchen die schon weiterentwickelten Fibrillen sich an der Peripherie gelagert haben, sind Chondriosomen, und zwar an den Polen der Kerne, er-

halten. Diese Chondriosomen werden allmählich zu Myofibrillen verwendet; es folgt daraus, daß man in einem einzigen Säulchen alle Stadien der Entwicklung der Myofibrillen vor Augen haben kann.

Zwischen der 90. und 100. Stunde der Bebrütung finden in einigen homogenen Fibrillen die definitiven Differenzierungen statt. Es bilden sich zuerst kleine, durch regelmäßige Zwischenräume getrennte körnige Anschwellungen; etwas später verdickt sich die Faser zwischen denselben zu einem kleinen Stäbchen. Die Körner entsprechen dem *Z*-Streifen, die Stäbchen dem *Q*-Streifen der fertigen Myofibrille.“ Hier muß hinzugefügt werden, daß DUESBURG in einem „Nachtrag bei der Korrektur“ einen Teil des oben Gesagten für „unzutreffend“ erklärt. Er findet es jetzt wahrscheinlicher, daß ein Verschmelzen der Myoblasten nicht in dem oben beschriebenen Stadium zustande kommt, sondern daß die Muskelplatte aus langen, spindelförmigen Zellen gebildet wird. Diese sind von gleicher Länge wie die Myotome und haben nur einen Kern. „Was die Genese der Myofibrillen angeht“ — setzt er fort, — glaube ich jetzt annehmen zu dürfen, daß sie nicht durch Verschmelzung, sondern vielmehr durch Wachstum der Chondriosomen entstehen.“

HEIDENHAIN (12) faßt im Jahre 1911 alle diese Untersuchungen zusammen und meint, daß eine Bildung der Myofibrillen auf sämtliche von ihm, GODLEWSKI und MEVES beschriebene Arten sehr wohl möglich sei. Weiter meint er, könne er zwischen seinen und MEVES' Ansichten keinen prinzipiellen Unterschied finden, da er annehme, daß alles Leben sich infolge fortlaufender Spaltung von Teilkörpern weiterentwickle, mögen diese nun mikroskopischer oder metamikroskopischer Art sein.

Eigene Beobachtungen.

Untersucht man einen Längsschnitt durch eine 4—5 mm lange Kaulquappé, horizontal oder sagittal, wobei man sich denkt, daß das Tier seine natürliche Schwimmstellung einnimmt, so findet man, daß die Muskelplatte in eine Reihe von Segmenten geteilt ist, die Myomeren, getrennt durch Myosepta. In den am meisten kranial gelegenen treten bereits zahlreiche Myofibrillen hervor, bei denen Querstreifung deutlich wahrnehmbar ist. Je weiter nach rückwärts man kommt — je jünger die Segmente werden —, desto spärlicher werden die Fibrillen und desto undeutlicher wird ihre Querstreifung. Ganz hinten findet man eine Zellmasse, in welcher auf den ersten Blick nur zahlreiche Dotterkörperchen angehäuft zu sein scheinen. Diese

Zellenanhäufung besteht aus großen, deutlich abgegrenzten polyedrischen Zellen. Ist das Tier in einer Mischung von Pikrinsäure und Sublimat fixiert und mit HANSENS Eisentrioxyhämatein gefärbt, so weist das Protoplasma dieser Zellen eine feine Netzkonstruktion auf. Zahlreiche Mitosen kommen vor. Im Protoplasma sind große, schwarzgefärbte Körper, die Dotterkörperchen, in reichlicher Menge eingelagert. Diese Körper, die man überall in den embryonalen Zellen antrifft, stammen, wie bekannt, von den Eizellen her. Mittels Eisentrioxyhämateins werden dieselben intensiv gefärbt (Abb. 1). Prüft man

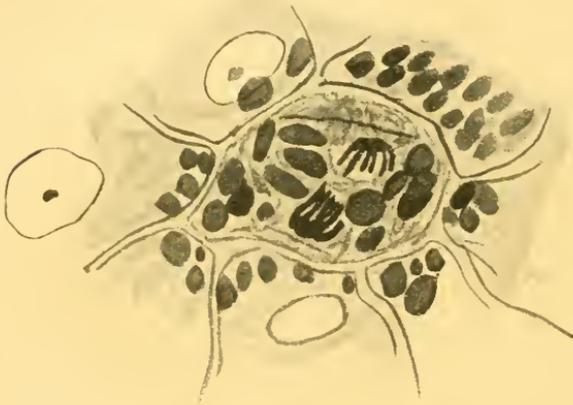


Abb. 1.

indessen diese Zellen genau mit Hilfe von Ölimmersion, so findet man in einigen derselben äußerst feine Fäden (Abb. 1).

Diese Fäden verlaufen immer innerhalb einer Zelle. Untersucht man sie unter Beobachtung der im Kapitel „Technik“ angeführten Vorsichtsmaßregel, so zeigt es sich, daß sie im Grunde aus äußerst kleinen, eng aneinanderliegenden

Körnchen bestehen. Diese Körnchen sind so klein und liegen so dicht, daß sie, wenn das Auge ermüdet, in eine homogene Linie zu verschmelzen scheinen.

Geht man einige Segmente kranialwärts, findet man hier aus einem scheinbaren Syncytium bestehende Myotome. Von Zellgrenzen ist nichts mehr wahrzunehmen, ebensowenig kann man am Längsschnitt abgegrenzte Kolumnen finden, sondern das ganze Segment scheint aus einem einheitlichen Protoplasma mit wie oben beschriebener Struktur zu bestehen¹⁾. Vergleicht man dieses Segment (Abb. 2) mit dem um eine Stufe jüngeren, so erscheint es nicht anders möglich, als daß die Säulchen entweder durch Verschmelzung der vorher deutlich abgegrenzten Myoblasten oder durch das Auswachsen derselben entstanden sein müssen. Die Dotter-

1) Am Querschnitt ist es doch leicht, die Kolumnen abzugrenzen.

körperchen kommen nicht in gleichmäßiger Verteilung im Protoplasma vor, sondern sind hauptsächlich an den kranialen, resp. kaudalen Enden des Segmentes angehäuft. Im mittleren Teil desselben treten nur vereinzelt größere Körper auf, welche beinahe die Größe von Zellkernen erreichen können. In dieser Zellenmasse sieht man feine Fäden in der Längsrichtung des Tieres verlaufen, sie erstrecken sich an mehreren Kernen vorüber und bestehen auch hier bei genauer Beobachtung aus einer Menge kleiner, eng aneinanderliegender Körnchen. Die Fäden auf dieser Entwicklungsstufe sind bedeutend länger als die im Zusammenhang mit Abb. 1 geschilderten.

Gehen wir in der Reihe der Segmente noch um etwas weiter, wird die Anhäufung der Dotterkörperchen in der Gegend der Myosepta immer deutlicher, auch findet man, daß die den Septen am nächsten liegenden Körper klein, jedoch äußerst zahlreich sind. Nach der Mitte des Myotoms hin werden sie immer spärlicher, nehmen jedoch an Größe zu. Im Längsschnitt erscheint

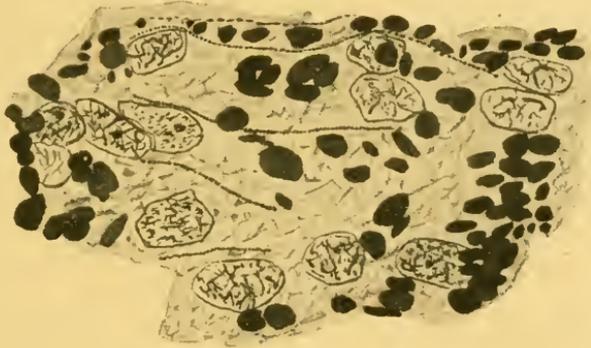


Abb. 2.

jedes Segment noch aus einem einheitlichen Protoplasma zu bestehen, in welchem weder Zellengrenzen noch abgegrenzte Säulen wahrnehmbar sind. Die Fibrillen werden immer zahlreicher. Oft liegen zwei, wohl auch noch mehr, dicht beieinander und erstrecken sich oft über die ganze Länge des Segmentes. Gleichzeitig kann man beobachten, daß sie mehr geradlinig verlaufen. Die Kerne liegen in Reihen geordnet zwischen den Fibrillen und auch die Dotterkörperchen findet man hauptsächlich zwischen den Fibrillen. Sind dieselben lang, so kann man in der Mitte des Segmentes deutlich sehen, daß sie in abwechselnd farbige und farblose Partien geteilt sind. Nach ihren Enden zu, ebenso bei den kürzeren Fibrillen (Abb. 3) ist dieses schwieriger zu beobachten, doch kann nunmehr auch dieses glücken, vorausgesetzt, daß alle optischen Hilfsmittel sachgemäß ausgenutzt werden.

Suchen wir uns nach dem, was wir auf diese Weise wahrgenommen haben, eine Vorstellung von der Entstehung der Myofibrillen zu machen, so müssen wir als erstes annehmen, daß die langen Fibrillen durch Wachstum der kurzen Fibrillen entstanden sind. Die Grenzen, die anfangs durch die geringe Ausdehnung der Myoblasten bedingt werden, verschwinden, wenn die hintereinander gelagerten Zellen zu Säulen verschmelzen oder sich durch Wachstum in der Längsrichtung des Tieres verlängern. Hierdurch wird es den Fibrillen möglich, das ganze Segment zu durchwachsen.

Wie geht dieses Wachstum vor sich? Ich kann nicht mit GODLEWSKI annehmen, daß das Wachstum dadurch zustande kommt, daß im Protoplasma verstreute Granula sich in Reihen ordnen und eng aneinander geschlossen sich über das ganze Segment erstrecken, denn abgesehen von den unverhältnismäßig viel größeren Dotter-

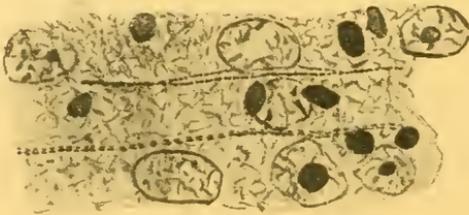


Abb. 3.

körperchen gibt es hier keine Granula, die mit dieser Methode wahrgenommen werden können. Ebensovienig kann ich mit MEVES und DUESBERG annehmen, daß die Fibrillen aus Chondriokonten entstanden sind, denn diese können nicht mit HANSENS Eisentri-

oxyhämatein gefärbt werden. Es ist nicht einmal möglich, wie DUESBERG in bezug auf die Neurofibrillen äußert, von einer chemischen Verwandlung der Chondriokonten zu sprechen, denn die Granula, welche diese primären Myofibrillen bilden, sind unvergleichlich feiner als sowohl die Chondriokonten wie auch die Mitochondrien. Es bleibt einem also nichts anderes übrig, als zu der weitgesuchten Erklärung zu greifen, daß die erwähnten Bildungen teils durch chemische Verwandlung, teils durch Zerfall entstanden sind. Im Protoplasma außerhalb der Fibrillen finden wir jedoch diese Granula niemals.

Professor HANSEN hat die Liebenswürdigkeit gehabt, mir einige zu nicht veröffentlichten Untersuchungen gehörende Präparate, deren Material mit dem meinigen gleichartig war, vorzuführen. Man sieht hier sowohl die Myofibrillen als auch die Chondriokonten gefärbt. Letztere liegen in Reihen zwischen ersteren; einen Übergang zwischen denselben vorauszusetzen, ist jedoch bei diesen Präparaten nicht möglich.

Es bleiben nur zwei Möglichkeiten bestehen, entweder wachsen die Fibrillen durch Teilung der vorher vorhandenen Granula oder es entstehen durch eine chemische Ausdifferenzierung neue Granula innerhalb der Zellen. Diese Differenzierung müßte demnach an den Enden oben erwähnter Fäden vor sich gehen. Was aber hier besonders hervorgehoben werden muß, ist die Tatsache, daß während der Entwicklung der Myofibrillen kein homogenes Stadium vorkommt. Die Myofibrillen bestehen immer aus einer Reihe von Körnchen, gleichviel ob man sie in einem Stadium, wie Abb. 1 zeigt, oder mit noch kürzeren, jüngeren Fibrillen beobachtet. Auch auf einer späteren Entwicklungsstufe trifft man nicht auf homogene Fibrillen. Wurden solche dennoch beobachtet, so lag dieses an einer unzureichenden Färbemethode.

Wie verlängern sich die Myofibrillen?

Im vorhergehenden habe ich MEVES' und DUESBERGS Ansichten über diese Frage erwähnt. Außerdem teilte ich mit, daß GODLEWSKI der Ansicht sei, daß neue, im Protoplasma bereits vorher vorhandene Körner sich an die Enden der neugebildeten Fibrillen anschließen und so ein Längswachstum derselben zuwege brächten. Über diese Ansichten läßt sich nur das eine sagen, nämlich daß die angewandte Arbeitsmethode — Färbung mit HEIDENHAINS Eisenalaunhämatoxylin — den Grund zu einer Reihe von Mißverständnissen gelegt zu haben scheint. Vermöge dieser Färbemethode wird alles in der Zelle gefärbt, und es bleibt Sache des Forschers, durch stärkere oder weniger starke Differenzierung zu entfernen, was er speziell im vorliegenden Falle als von geringerer Bedeutung ansieht. Dies ist natürlich eine große Schwäche der regressiven Färbemethode, welche beim Arbeiten mit progressiven Färbungen fortfällt. So werden z. B. die Kondriokonten ebenso gefärbt wie die Fibrillen. Hierin ist der Grund zu MEVES' Ansicht zu suchen, daß letztere aus erstgenannten entstanden seien. Mit gleichem Recht kann man auch behaupten, daß die Chromatinelemente des Kernes aus Chondriokonten oder aus irgendeiner anderen im Protoplasma vorkommenden Substanz bestehen, wenn diese zufolge ihrer Dichte und anderer Eigenschaften nach HEIDENHAINS Methode gefärbt worden sind (vgl. auch BENDA, 1).

Der Forscher, der sich am eingehendsten mit der Frage bezüglich des Längenzuwachses der Myofibrillen beschäftigt, ist HEIDENHAIN selbst. Er führt aus, daß der regelmäßige Bau der Muskel-

fäden und ihre mathematisch genaue Einteilung in aufeinander folgende gleichartige Fächer zu der Annahme nötigten, daß die Fäden durch Teilung kleinster lebender Elemente, der Protomeren, wüchsen. Bei der direkten Untersuchung konnte er jedoch diese Theorie nicht aufrecht erhalten; die Enden der Muskelfibrillen stellten sich ihm vielmehr als homogen oder undeutlich striiert dar. Er nahm daher an, die Protomeren seien von metamikroskopischer Größe. Ich gehe nun zu einer Mitteilung über meine eigenen Beobachtungen über:

Bei Färbung mittels HANSENS Eisentrioxyhämatein und einem vollständigen Ausnutzen der optischen Hilfsmittel erweisen sich die



Abb. 4.

Muskelfäden der Kaulquappen als in ihrer ganzen Länge gestreift (Abb. 4). Nirgends trifft man auf eine Fibrille, die, wie HEIDENHAIN behauptet, an ihrem äußersten Ende homogen ist. Die Fibrille wird allmählich schmaler, die Muskelfächer werden immer kürzer und an ihren äußersten

Ausläufern bestehen dieselben aus einer Reihe dieser kleinen Körnchen, von denen ich bereits im Zusammenhange mit dem ersten Auftreten der Fibrillen gesprochen habe. Infolge der außerordentlichen Feinheit dieser Körnchen und des Umstandes, daß dieselben so eng aneinanderliegen, kann die Querstreifung (Q) undeutlich werden und schwer wahrzunehmen sein. Sind die Muskelfibrillen zusammengezogen, so wird dadurch ein Wahrnehmen dieser Einteilung unmöglich. Dasselbe ist der Fall, wenn man das Mikroskop nicht vollkommen ausnutzt. Da diese Körnchen in den Enden der Fibrillen bedeutend kleiner sind als die Q in den mehr zentral gelegenen, mit anderen Worten, in der Entwicklung weiter fortge-

schriftlichen Teilen, ist es natürlich, daß dieselben bei Differenzierung nach HEIDENHAIN leichter entfärbt werden können, weshalb sie sich diesem Forscher als homogen oder mit unentwickelter Streifung versehen darstellen. Entfernen wir uns vom äußersten Ende der Fibrillen und nähern uns dem Zentrum des Myotoms, finden wir, daß die anfangs eng beieinanderliegenden Körnchen sich immer weiter voneinander entfernen. Gleichzeitig nehmen sie an Länge und Dicke zu und bekommen immer mehr das für die Querscheiben charakteristische Aussehen.

Wie ich bereits erwähnte, muß man die Erklärung für das Wachstum der Myofibrillen entweder in der Annahme suchen, daß bereits vorhandene Granula sich durch Teilung vermehren, oder aber darin, daß eine Ausdifferenzierung von Körnchen an den beiden Enden der Fibrillen stattfindet. Auf welche Art aber auch dieser Längenzuwachs zustande kommen mag, so muß man jedenfalls die Enden der Fibrillen als Schauplatz hierfür ansehen. Nach der Mitte des Muskelfadens zu bemerkt man ein regelmäßiges Zunehmen der Muskelfächer an Länge. Dieses Wachstum, welches natürlich seinerseits zur Entwicklung der Länge der Muskelfibrillen beiträgt, geht sowohl in den dunkelgefärbten, doppeltbrechenden Partien (*Q*) als auch in den zwischen denselben liegenden hellen, einfachbrechenden Teilen (*J*) vor sich. Eine Teilung der *Q* in diesem Stadium ist von mir nicht beobachtet worden, trotzdem ich mein Augenmerk gerade besonders darauf gerichtet hatte. Erst später teilt sich *Q* in seine beiden Hälften. Die Art des Wachstums der doppeltbrechenden Körner in den zentralen Teilen der Fibrillen spricht auch gegen das Vorkommen einer Teilung in dieser Gegend. Teilt sich nämlich ein solches Körnchen, so müssen die neu entstandenen Körner wenigstens zeitweilig kleiner sein als die sie umgebenden ungeteilten Körner, was eine unregelmäßige Querstreifigkeit zur Folge hätte. Von dieser Unregelmäßigkeit würden entweder einzelne Myofibrillen betroffen werden oder aber alle Fibrillen in einem gewissen Querschnitt des Muskelfadens, wenn *Q* in sämtlichen innerhalb dieses Querschnittes anzutreffenden Fibrillen gleichzeitig zur Teilung gelangte. Der Umstand, daß derartige Unregelmäßigkeiten nicht anzutreffen sind, spricht indessen bestimmt gegen eine Neubildung von Körnchen in den zentralen Teilen des Muskelfadens. Hier geht vielmehr ein Wachstum der Körnchen in der Längsrichtung der Fibrillen vor sich und von diesem Wachstum werden sowohl die Körner selbst

als auch die zwischen denselben gelagerte Substanz betroffen. In dieser Substanz wird schon frühzeitig ein dunkelgefärbter Streifen anstelle der *Z* sichtbar. Solche Streifen kann man in den zentralen Teilen der am frühesten gebildeten Segmente bereits bei 4—5 mm langen Kaulquappen beobachten; erst bedeutend später, d. h. bei 7 mm langen Kaulquappen, tritt *Q* geteilt auf.

Die zentralen Teile weisen indessen nicht nur ein Längswachstum der Körnchen, sondern auch ein Zunehmen derselben an Dicke auf, dem jedoch eine wiederholte Spaltung in der Längsrichtung des Tieres entgegenwirkt. Bei meiner Besprechung der Vermehrung der Fibrillen werde ich noch Gelegenheit haben, diese Spaltung zu erwähnen. Von Wichtigkeit ist, daß die Körner an den Enden der Fibrillen hervorgebracht werden, während der zentrale Teil der Fibrillen das Gebiet darstellt, innerhalb dessen der Zuwachs vor sich geht. In letztgenanntem geht eine Längsspaltung der Fibrillen vor sich.

Mit früheren Forschern, GODLEWSKI, MEVES und DUESBERG, stimme ich darin überein, daß *Q* von den Körnern her stammt, welche die zuerst auftretenden Fibrillen bildeten. Dagegen kann ich mich mit der Theorie eines homogenen Stadiums nicht einverstanden erklären, sondern neige zu der Annahme, daß die Beobachtung eines solchen auf eine unzuweckmäßige Färbemethode zurückzuführen ist. Woher die *Z* stammen, kann ich nicht sagen, doch sprechen meine Präparate entschieden gegen die Annahme einer gleichen Abstammung der Grundmembranen wie der *Q*. Im übrigen spricht keine meiner Beobachtungen gegen HEIDENHAIN'S Theorie einer Entstehung der Muskelfibrillen aus kleinen Histomeren, welche durch Spaltung die erste Grundlage der Fibrillen bilden. Aus der Verteilung des Längswachstums auf ein peripheres Bildungs- und ein zentrales Wachstumsgebiet erklärt sich auch die mathematische Genauigkeit im Bau der Myofibrillen. Wenn die Muskelfibrillen ihre endgültige Länge erreicht haben, wachsen auch die an den Enden der Fibrillen gelegenen Körnchen aus und beim voll ausgewachsenen Frosche findet man Querstreifigkeit bis zum Sarkolemma. Die Muskelfächer sind hier in der ganzen Ausdehnung der Fibrillen von gleicher Höhe.

Vermehrung der Muskelfibrillen.

Durch Arbeiten einer großen Menge von bedeutenden Forschern ist festgestellt worden, daß die Vermehrung der Fibrillen durch

Längsspaltung vor sich geht. Diese Spaltung beginnt, wie meine Präparate zeigen, schon sehr früh (Abb. 3), oft noch ehe die Fibrillen ihre endgültige Länge erreicht haben. Sie nimmt ihren Anfang immer in der Mitte der Fibrille und schreitet nach auswärts, dem Myoseptum zu, fort. Hieraus erklärt sich die Entstehung der Fibrillenbündel mit spindelförmiger Anordnung (Abb. 5)¹). Die an

den Enden der Fibrillen gelegenen Körnchen teilen sich am spätesten. Die Spaltung der Fibrillen beginnt immer erst in den zuerst gebildeten, zentral gelegenen Körnchen und setzt sich nach der Peripherie zu fort. Diese Körner, die sich nicht in der Querrichtung der Fi-

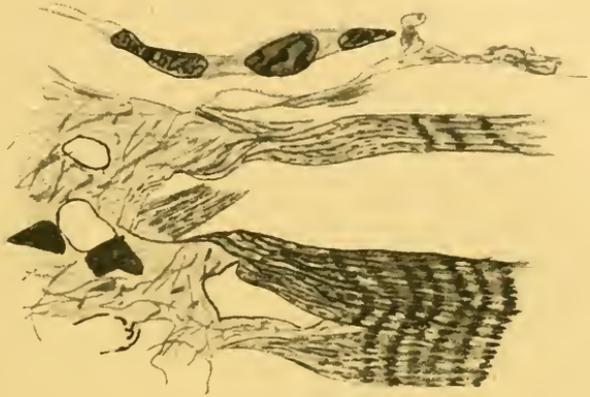


Abb. 5.

brillen spalten, zeigen dagegen eine um so ausgesprochenere Neigung, sich der Länge nach zu teilen. Zwischen ihnen liegen Reihen von Kernen und selbst in einem recht vorgeschrittenen Entwicklungsstadium ist es unmöglich, nach dem Längsschnitte zu entscheiden, zu welcher Kernreihe die verschiedenen Fibrillenbündel gehören (Abb. 3). Eine Abgrenzung der Säulchen kann auf dieser Entwicklungsstufe nur auf dem Querschnitt wahrgenommen werden.

Diese Arbeit wurde am Normal-anatomischen Museum in Kopenhagen ausgeführt und ist es mir daher eine angenehme Pflicht, dem Direktor desselben, Herrn Professor FR. C. C. HANSEN, meinen wärmsten und ehrerbietigsten Dank für die Liebenswürdigkeit auszusprechen, mit welcher er mir den Zutritt zu seinem Laboratorium gestattete, sowie auch für das freundschaftliche Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte.

1) Diese Abbildung stammt aus einem Präparat, das von einem nach RANVIER mit 50° Wasser behandelten Frosche genommen war.

Literaturverzeichnis.

1. BENDA, C., Die Mitochondrien. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 12, 1902, S. 743.
2. DUESBERG, J., Über Chondriosomen und ihre Verwendung zu Myofibrillen beim Hühnerembryo. *Verh. d. Anat. Gesellsch. Gießen*, 1909, S. 183.
3. GODLEWSKI, E., Die Entwicklung des Skelett- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 60, 1902, S. 111.
4. HANSEN, FR. C. C., En paalidelig Metode til Farvning af Bindevaevet. *Hospitaltidende* Nr. 42, 1893.
5. HANSEN, FR. C. C., Eine zuverlässige Bindégewebtsfärbung. *Ant. Anz.* Bd. 15, 1898.
6. HANSEN, FR. C. C., Om Udviklingen af Grundsustansen i Bindevaevsgrupper. *Hospitaltidende* Nr. 48—50, 1899.
7. HANSEN, FR. C. C., Über Eisenhämatein, Tonerdealaunhämatein, Hämateinlösungen, und einige Cochenillefarblösungen. *Zeitschr. f. wiss. Mikr.* Bd. 22, 1905.
8. HANSEN, FR. C. C., Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen: I. Der Hyalinknorpel. *Anat. H.* Bd. 27, 1905.
9. HEERFORDT, C. F., Stud. über den *Musc. Dilatator Pupillae*. *Anat. H.* 1900.
10. HEIDENHAIN, M., Weitere Beiträge zur Beleuchtung des genetischen Verhältnisses zwischen molekularer und histologischer Struktur. *Anat. Anz.* Bd. 21, 1902.
11. HEIDENHAIN, M., Das Protoplasma und die kontraktile Fibrillarstrukturen. *Anat. Anz.* Bd. 21, 1902.
12. HEIDENHAIN, M., Plasma und Zelle. Jena 1907—10.
13. KÖLLIKER, A., *Mikroskopische Anatomie*. Leipzig 1850.
14. KÖLLIKER, A., *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere*. Leipzig 1879.
15. KÖLLIKER, A., *Handbuch d. Gewebelehre*. Leipzig 1889.
16. MARCEAU, FR., Rech. sur la structure et l'enveloppement comparé des fibres cardiaques dans la série des vertébrés. *Ann. des. Sc. nat., S. série, Zoologie*, T. 19, 1903.
17. MEVES, FR., Über Mitochondrien bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. *Anat. Anz.* Bd. 31, 1907.
18. RANVIER, L., *Traité technique d'Histologie*. Paris 1875.
19. WAGENER, G. R., Die Entwicklung der Muskelfasern. *Schriften d. Gesellsch. z. Förderung d. ges. Naturwissenschaft.* Warburg 1868.
20. WAGENER, G. R., Über die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln und die davon abhängigen Erscheinungen. *Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Jahrg. 1880.

Nachdruck verboten.

Zur Kenntnis des Peritonäalpigmentes bei Knochenfischen.

Von E. BALLOWITZ in Münster i. W.

Mit 10 Abbildungen.

In Band 93 des Archivs für mikroskopische Anatomie wird demnächst von mir eine ausführliche Abhandlung über eigenartige Erscheinungen veröffentlicht werden, welche ich am Peritonäalpigment bei Knochenfischen feststellte.

Eine große Anzahl von Abbildungen auf mehreren Tafeln und in zahlreichen Textfiguren sollte meine Befunde veranschaulichen. Da infolge der Kriegsverhältnisse die Herstellung der Tafeln erschwert und auch sehr kostspielig geworden ist, habe ich die Zahl



Textabbildung 1.



Textabbildung 2.

der Tafeln und auch der Textabbildungen der genannten Arbeit wesentlich einschränken müssen.

Um nun die Illustrierung meiner Befunde zu vervollständigen, möchte ich im folgenden einen Teil der Abbildungen, welche zurückgestellt und noch nicht zur Veröffentlichung gekommen sind, als Textabbildungen in dieser Mitteilung veröffentlichen.

Bekanntlich ist der Gehalt des Bauchfells an Pigmentzellen, wenn wir hier von den Guaninzellen oder Iridocyten absehen und nur die Schwarzzellen oder Melanophoren berücksichtigen, bei den einzelnen Gattungen und Arten der Knochenfische sehr verschieden. Bei



Textabbildung 3.



Textabbildung 4.

manchen Teleostiern ist das Peritonäum fast oder ganz frei von Melanophoren. Bei vielen sind nur wenige Melanophoren darin, während bei manchen Knochenfischen das Bauchfell regelmäßig stark pigmentiert und daher dunkel oder fast schwarz erscheint.

Bei den letzteren fand ich nun, außer den gewöhnlichen, verschieden großen, mit zahlreichen Fortsätzen versehenen Schwarzzellen, eigenartige Pigmentflecken, welche keine Melanophoren sind, sondern Bildungen mit einem besonderen geweblichen Aufbau darstellen. Charakteristisch für sie ist die Zusammensetzung aus zahlreichen verschieden großen, unregelmäßig angeordneten, durch schmale Spalt-räume meist voneinander getrennten Pigmentballen, welche in dem

Bindegewebe dicht unterhalb des Peritonäalepithels flächenhaft ausgebreitet liegen. Wie die Untersuchung der Schnitte ergab, finden sich in den Flecken auch zahlreiche Kerne von verschiedener Größe. Auch können sie von zarten Bindegewebszügen und von Blutgefäßen durchzogen werden.

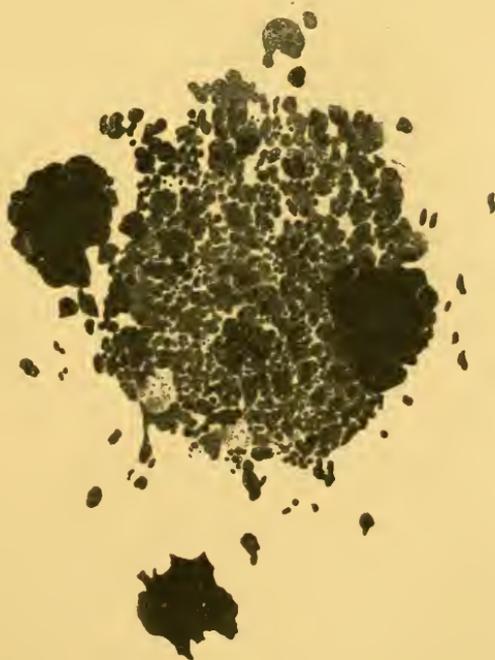
Die Größe und Form dieser stets fortsatzlosen schwarzen oder schwarzbraunen Pigmentflecken ist sehr verschieden. Oft sind sie sehr groß, um das Vielfache größer als die gewöhnlichen Melanophoren des Peritonäums. Ihre Ränder sind meist aufgelockert und häufig umgeben von einem Kranze isoliert liegender Pigmentballen.

Die letzteren setzen sich, auch innerhalb der Flecken selbst, wiederum aus kleineren, verschieden großen, kugligen oder auch bläschenartigen Anhäufungen von Pigmentkörnchen zusammen; zwischen den Ballen können auch isolierte Pigmentkörnchen ausgestreut sein.

Die großen, im Peritonäum oft sehr zahlreichen Pigmentflecken sind sehr auffällige Bildungen und unterscheiden sich sofort von den gewöhnlichen Melanophoren durch den Mangel jeglicher Fortsätze und ihre oft sehr bedeutende Größe, welche diejenige der gewöhnlichen, im Ballungszustande befindlichen Schwarzzellen übertrifft.



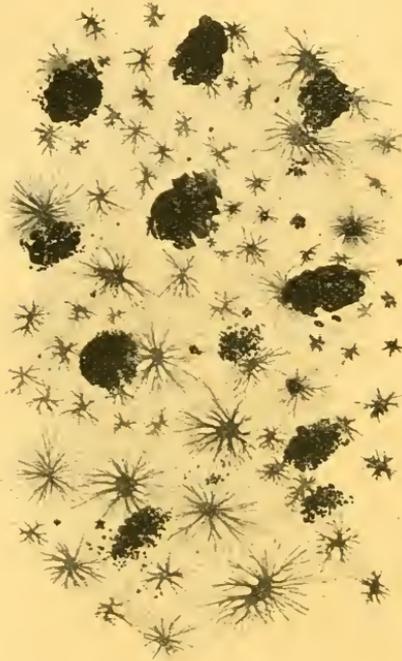
Textabbildung 5.



Textabbildung 6.

Die Textabbildungen¹⁾ 1—6 stammen von 20—30 cm langen, frisch gefangenen Dorschen (*Gadus morrhua* L.) und sind nach in Kanadabalsam horizontal ausgebreiteten, ungefärbten Präparaten vom Bauchfell angefertigt. Die Fixierung wurde mit Sublimat oder Alkohol bewirkt. Die Abbildungen 1—4 sind bei 60—80 facher Vergrößerung, die Abbildungen 8 u. 9 bei stärkerer, 350—400 facher Vergrößerung gezeichnet. Alle Abbildungen zeigen die starke Auf-

lockerung der Flecken und ihre Zusammensetzung aus zahlreichen, horizontal ausgebreiteten, gegen die Mitte oft mehr angehäuften Pigmentballen. Nur recht selten traf ich beim Dorsch eine so feine Verteilung des Pigmentes wie in der Textabbildung 2 an; hier erscheinen die großen Flecken wie pulverisiert. Zugleich zeigt diese Ab-



Textabbildung 7.



Textabbildung 8.

bildung, wie zahlreich diese Flecken im Peritonäum des Dorsches bisweilen sein können.

Einen Maßstab zur Beurteilung der Größenverhältnisse der Flecken geben die in den meisten Abbildungen noch mit zur Darstellung gekommen, in der Nachbarschaft befindlichen, gewöhnlichen Melanophoren. Am kleinsten ist der Pigmentfleck in der Abb. 4; in allen übrigen Abbildungen übertrifft der Fleck die Melano-

1) Hervorzuheben ist, daß alle Textabbildungen bei der Reproduktion auf $\frac{2}{3}$ der Originalgröße reproduziert worden sind.

phoren um das Vielfache und erscheint im Vergleich damit meist riesengroß.

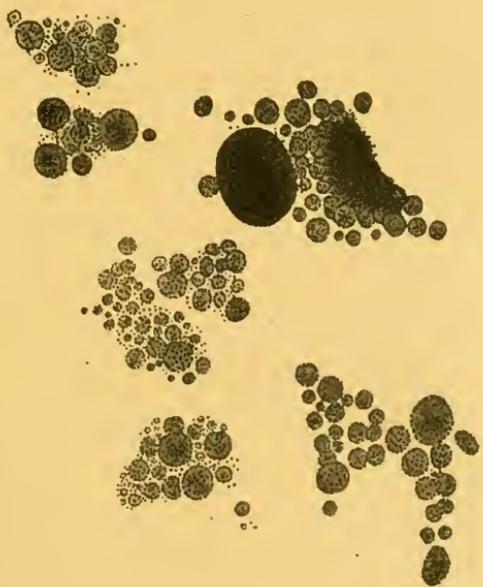
Die Ränder der Pigmentflecken sind beim Dorsch meist aufgelockert und oft ringsherum von einer breiten Zone völlig isolierter kleiner Pigmentballen umgeben, wie die Abbildungen 4, 5 u. 6 illustrieren.

Die Textabbildungen 7, 8 u. 9 sind dem Peritonäum von Plötzen (*Leuciscus rutilus* L.) entnommen und zeigen die hier gleichfalls zahlreichen, ganz regelmäßig vorkommenden Pigmentflecken.

Abbildung 7 gibt eine Anschauung von dem Aussehen und der bedeutenden Größe der Flecken. Während in der Zeichnung alle gewöhnlichen Melanophoren ihr Pigment in den zahlreich verzweigten Fortsätzen ausgebreitet haben, fehlen den Pigmentflecken stets Fortsätze. Im Vergleich mit den



Textabbildung 9.



Textabbildung 10.

Melanophoren erscheinen sie meist riesengroß und zeichnen sich beim Plötz durch ihre intensive Schwärze aus. Zwischen den größeren sieht man auch kleinere Flecken mit starker Auflockerung der Pigmentballen.

Die Ränder der Pigmentflecken sind hier oft eingekerbt und unregelmäßig zerklüftet, beim Plötzen aber gewöhnlich nicht so stark aufgelockert wie bei dem Dorsch. Auch werden Emanationen der Pigmentballen in der Nachbarschaft der Flecken beim Plötzen nicht so häufig angetroffen wie bei dem Dorsch. Die Textabbildungen 8

und 9 zeigen zwei große, intensiv schwarze Pigmentflecken aus dem Bauchfell des Plötzen bei etwas stärkerer, 100facher Vergrößerung.

Die Textabbildung 10 führt schließlich vom Dorsch bei starker Immersionvergrößerung die Struktur der Pigmentballen vor, welche die Flecken zusammensetzen. Sie zeigt, daß die Ballen zum größten Teil aus kugligen und bläschenartigen Anhäufungen von Pigmentkörnchen bestehen und sehr verschieden geformt sind. Die Abbildung ist dem Randbereich eines größeren Pigmentfleckens entnommen und stellt isolierte Pigmentballen aus der Nähe von Flecken dar, wie sie in den Textabbildungen 5 u. 6 zu sehen sind.

In betreff alles Näheren, auch in betreff der mutmaßlichen Bedeutung dieser Pigmentflecken, verweise ich auf meine ausführliche Abhandlung.

Nachdruck verboten.

Über die Struktur und die Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen.

Vorläufige Mitteilung.

Von Prof. H. MARCUS,

Prosektor am Institut für deskriptive und topographische Anatomie München.

Mit 6 Abbildungen.

1. In einer früheren Mitteilung in dieser Zeitschrift Bd. 45 habe ich gezeigt, daß die radiär in den Muskelzellen der Libellen orientierten Elementarleisten nicht homogene „blattartige Fibrillen“ seien, sondern aus einer Reihe Fibrillen bestehen. Die damalige, an Goldpräparaten gemachte Beobachtung kann ich nun bestätigen durch Aufnahmen ungefärbter Schnitte in ultraviolettem Licht¹⁾, wobei ähnliche Bilder wie die früher beschriebenen auftraten.

Ferner gelang mir die Isolation einer Elementarleiste und seitliche Beobachtung derselben, wobei eine Längsfibrillierung zutage trat.

Schließlich fand ich in der Literatur eine alte derartige Angabe von CIACCIO, Arch. ital. de biologie II (1882) und Memorie R. Acad. di Scienze, Bologna (1887), die offenbar in Vergessenheit geraten ist.

1) Auch hier möchte ich Herrn Prof. WALKHOFF für seine große Lebenswürdigkeit danken, daß er mir eine Reihe prächtiger Mikrophotogramme in ultraviolettem Licht gemacht hat.

2. Die von mir damals beschriebenen Grenzsichten setze ich den schon von mehreren Autoren erwähnten Hüllen um die einzelne Myofibrille gleich, wie sie besonders deutlich bei den Flügelmuskeln der Hummel (Abb. 1)¹⁾ vorhanden ist, aber auch beim menschlichen Herzmuskel bei dem starken Auflösungsvermögen (numerische Apertur 2.5) des ultravioletten Mikrophotogramms erkennbar ist.

Danach wäre also die Fibrille ebenfalls nicht homogen im Querschnitt, sondern bestände aus einer Hülle oder Rinde und einem (mehr flüssigen?) Mark.

3. Die Myofibrillen werden in ihrer Lage gegeneinander durch Fasersysteme erhalten, die in den drei Dimensionen des Raumes verlaufen.

4. Die Zwischenstreifen werden durch ringförmige Umschließung der Fibrillen durch die Fasern des Transversalsystems gebildet. Ob eine Zwischenscheibe, d. h. ein die Fibrille selbst durchquerendes Gebilde besteht, erscheint mir sehr zweifelhaft.

5. Lebhaftige Wechselbeziehungen bestehen zwischen den Fibrillen und den Sarkoplasmakörnern, wie aus den grundlegenden Arbeiten HOLMGRENS hervorgeht, die ich nur bestätigen kann.

Aber seine Annahme, daß dabei ein kausaler Zusammenhang mit den Vorgängen der Kontraktion bestände, erscheint auch mir nicht zwingend bewiesen, weil man bei jeder Inokommahöhe dunkel färbbare Sarkoplasmakörner findet, wie schon aus den Abb. 9–11 von HOLMGRENS Arbeit 1912 hervorgeht. Sie könnten demnach bei Kontraktion vorhanden sein, könnten freilich auch alle der absteigenden Zuckungskurve entsprechen; letzteres müßte aber gerade erst bewiesen werden.

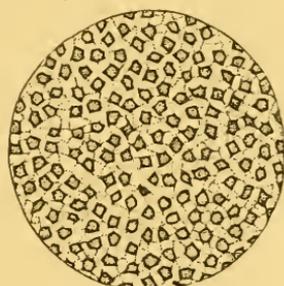


Abb. 1. Querschnitt durch Flügelmuskel einer Hummel. Vergr. ca. 1600 fach. Färbung von Thiazinbraun. Jede Fibrille zeigt einen dichteren Rand und eine hellere Mitte. Die eckige äußere Begrenzung ist durch die Transversalfaserzüge und ihre Befestigung an der Fibrille bedingt, nach innen zu zeigt der Rand keine scharfen Winkel, die Fibrille selbst ist also rund.

1) Die sämtlichen Abbildungen sind entweder direkt auf Abzügen von Photogrammen durch Bemalen mit Tusche gemacht (Abb. 1–3) oder von Diapositiven abgezeichnet (Abb. 4 u. 6). Sie sind also nur insoweit schematisiert, als es die Reproduktionsart erforderte. Die Tönung wurde zum Teil durch Punktierung hergestellt (Abb. 1, 4 u. 6), die Plasmastruktur überall weggelassen.

Ferner harmoniert nicht stets mit meinen Befunden die von HOLMGREN angegebene Korrelation von färberischem Verhalten (bei Eisenhämatoxylin-Thiazinrot) und Dicke der Elementarleisten. Ich habe zur besseren Veranschaulichung die Angaben von HOLMGREN in Form einer Tabelle zusammengestellt, in die ich außerdem noch die Veränderungen in der Größe der centralen Sarkoplasmasäule eingetragen habe:

Stadium	Elementarleisten		Sarkoplasma	
	Farbe	Dicke	Farbe der Körner	Mark
Post-regeneration	blaßrötlich	schmal	blauschwarz	breite Säule
Fakultativ	schwarzblau	schmal	blaß aschgrau-rötlich	voluminöser
Kontraktion	hellrot	wesentlich verdickt	blaß aschgrau-rötlich	reduziert bis zum Kern
Regeneration	hellrot	breit	blau(st.gefärbte Querbänder)	allmählich breiter

Dagegen zeigt nun meine Abb. 2 ungefähr gleichgroße Querschnitte von Muskelzellen, die bei gleicher Färbbarkeit sehr verschieden dicke Elementarleisten aufweisen. Wäre der größeren Dicke entsprechend *b* eine kontrahierte, *a* eine ruhende Faser, so müßte nach HOLMGREN ja eine verschiedene Färbung vorhanden sein. Nimmt man dagegen auf Grund der gleichen Färbung an, sie seien von gleicher Phase, so muß eine außerordentlich große Variationsbreite in der Dicke der Elementarleisten angenommen werden, was recht unwahrscheinlich ist. Man findet auch oft bei verschiedener Färbung gleichdicke Elementarleisten.

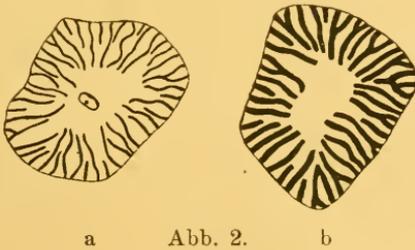
Schließlich kann ich den physiologischen Experimenten HOLMGRENS keine allzugroße Beweiskraft zusprechen. So z. B. werden Zwillingsbildungen als Erschöpfungszustände erklärt, Bilder, die ich bei einer frisch gefangenen und gleich abgetöteten Libelle antraf, bei der Erschöpfung anzunehmen ich keine Veranlassung habe.

6. Bei der Kontraktion findet eine Verdrängung der centralen Sarkoplasmasäule (Mark) durch die Elementarleisten (Rinde), wie HOLMGREN annimmt (siehe obige Tabelle), nicht statt, wie aus Messungen an Photographien von Längsschnitten durch eine Kontraktionswelle hervorgeht (Abb. 3).

Als Beispiel gebe ich folgende Maße:

	Extension	Kontraktion
Höhe von 10 Inokomma	25,4 mm	12,6 mm
Breite des Markes (Endoplasma)	7 „	10 „
Breite der Rinde (Elementarleisten)	5 „	7 „

Errechnet man das Volumen der centralen Sarkoplasmasäule nach der Formel für einen Cylinder im Zustand der Extension und Kontraktion, so erhält man im ersten Falle 31,1 cmm, im zweiten 31,5 cmm, also praktisch gleiche Werte, woraus der Schluß gezogen werden muß, daß keine Verschiebung der Elementarleisten nach dem Centrum bei der Kontraktion erfolgt, sondern das Verhältnis von Rinde und Mark das gleiche bleibt. Das Wesentliche freilich, ob die Elementarleisten oder Fibrillen bei der Kontraktion an Volumen gleich bleiben, zu- oder abnehmen, konnte ich nicht entscheiden und kann, fürchte ich, morphologisch überhaupt nicht entschieden werden.



a Abb. 2. b

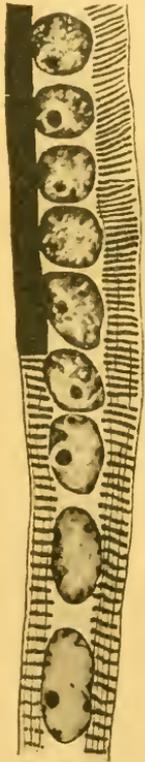


Abb. 3.

Abb. 2. Zwei Querschnitte durch Flügelmuskel der Libelle bei ca. 1600 facher Vergrößerung; auf $\frac{3}{4}$ verkleinert. Die durch Eisenhämatoxylin schwarz gefärbten Elementarleisten zeigen sehr beträchtliche Dickenunterschiede; keine oder ungefärbte Sarkoplasmakörner.

Abb. 3. Längsschnitt einer Flügelmuskelzelle einer großen Aeschnalarve, aufgenommen mit Comp.-Oc. 8 und 2 mm Immersion, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert. Oben die Kontraktion mit runden Kernen und dichter Querstreifung, unten Extension mit längsovalen Kernen und etwa doppelt so hohen Inokommas. Wo die Querstreifung unendlich, wurde die Rinde gleichmäßig geschwärzt. Das Verhältnis von Rinde und Mark bleibt das gleiche bei der Verkürzung.

7. Die Querstreifung im Stadium der Kontraktion wird im wesentlichen gebildet durch Verdickung der Grenzschichten der Fibrillenhülle, die zunächst in das Innere leistenartig vorspringt und so den helleren centralen Teil, das Mark der Fibrille, zu einem Spalt reduziert

(Abb. 4), dann auch die Fibrille nach außen vorbauchen kann, wobei meist eine centrale Lichtung nicht mehr zu erkennen ist. Da dieser Prozeß des bauchigen Hervorquellens bei sämtlichen Fibrillen gleichmäßig auf der Höhe des durchgehenden Z-Streifens einsetzt, entsteht durch Häufung der Eindruck des Kontraktionsstreifens, bei den Libellen also ohne Mitwirkung von Nebenscheiben oder Körnern (Abb. 4).

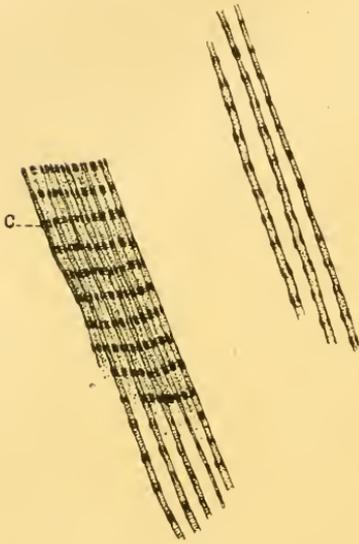


Abb. 4.

Abb. 4. Längsschnitt durch Flügelmuskel einer Libellula. Kontraktion. Goldpräparat, aufgenommen mit Comp.-Oc. 4, 2 mm Immersion, Apert. 1.4. Mit Diapositiv projiziert und vergrößert abgezeichnet, ca. 1500fache Vergr.

Der dunkle Kontraktionsstreifen *C* läßt sich am Randschnitt der Muskelzelle, wo gewissermaßen isolierte Elementarleisten getroffen, als Verdickung der Grenzschichten analysieren.

Abb. 5. Schema einer Kontraktionswelle: oben Extension, unten Kontraktion. *A* anisotrope, *I* isotrope Substanz, *M* Mittelstreifen, *Z* Zwischenstreifen, *C* Kontraktionsstreifen.

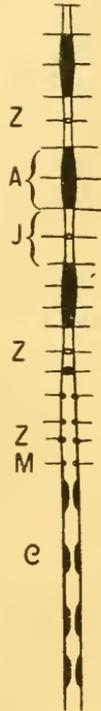


Abb. 5.

8. Die Querstreifung im Stadium der Extension ist durch den *Q*-Abschnitt der Fibrille bedingt, der stärker, anisotrop und mit Eisenhämatoxylin färbbar ist, sowie oft spindelartig verdickt ist, während die Fibrille gegen den *Z*-Streifen zu sich nicht selten verjüngt. Eine Differenzierung der Fibrille in Hülle und Inhalt war mir in dieser Phase, wo das Kaliber natürlich dünner ist, bisher nicht möglich. Da die Sarkoplasmakörner durch Querszüge auf der Höhe des *Q*-Abschnittes der Fibrille gehalten werden und sich von dieser färberisch nicht abheben, erscheinen die schon von HOLMGREN beschriebenen Querbänder als Produkt dieser beiden Bestandteile.

9. In dem mittleren Abschnitt der Kontraktionswelle, zwischen Kontraktion und Extension also, erscheint besonders deutlich der Mittel-

streifen, ein Körnchen in der Fibrille, von dem ich nicht sagen kann, ob er der Rest der stark färbaren Substanz vom *Q*-Abschnitt der ruhenden Fibrille ist oder eine Hüllenverdickung analog dem Kontraktionsstreifen.

10. Unter diesem Vorbehalt sei hier das Schema eine Kontraktionswelle (Abb. 5) gegeben. Oben ist die Extension dargestellt. Die Fibrille zeigt bei *A* die aufgetriebene anisotrope Substanz, während sie sich in der isotropen (*I*) gegen den Zwischenstreifen *Z* zu verjüngt. Die Querfasersysteme sind durch Striche angedeutet: außer dem *Z*-Streifen, der ringförmig die Fibrille umschließt, setzen 3—4 Querfaserzüge an jedes Inokomma an, zwei davon an der Grenze von *A* und *I*. Der mittlere Übergangsabschnitt ist charakterisiert durch das Auftreten des Mittelstreifens *M*, dessen Natur, wie oben erwähnt, mir nicht klar geworden ist. Am unteren Ende ist die Faser um die Hälfte gegen oben verkürzt dargestellt, also Kontraktionsstadium. Die Fibrillenrinde springt stark verdickt nach innen zu vor und bildet mit Nachbarfibrillen den Kontraktionsstreifen *C*.

11. Der unter 7. geschilderte Befund ist meines Erachtens sehr wichtig für die Theorie der Kontraktion. Die Annahme von Disdiaklasten, Inotagmen und ähnlichen hypothetischen Gebilden

erübrigt sich, da positive morphologische Veränderungen in der Struktur der Fibrille bei der Kontraktion wahrnehmbar sind: die periodischen Verdickungen der Grenzschichten. Diese könnten durch Quellung hervorgerufen sein und einerseits die Verkürzung der Faser bedingen, andererseits einen Druck auf den centralen Teil der Fibrille ausüben und so als Motordienen für eine Flüssigkeitsbewegung aus dem Innern der Fibrille (gebundenes oder Faserwasser) zum Sarkoplasma (freies oder Zwischenwasser).

12. Bevor die Histogenese einsetzt, besteht ein starkes Vermehrungsstadium der Myoblasten, in dem durch lebhaftere Teilung eine bedeutende Verkleinerung der Zellen entsteht. Der Zellkern ist dann relativ unverhältnismäßig groß und nur von einem schmalen Protoplasmasaum umgeben, in dem oft ein deutliches Wabenwerk erkenn-

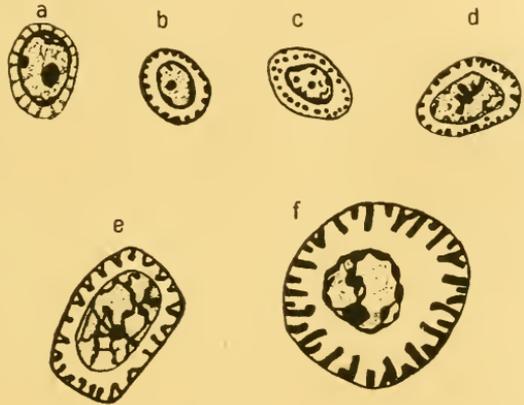


Abb. 6. Querschnitte durch Flügelmuskelzellen von Agrionlarven. Ca. 1600fache Vergr. Comp.-Oc. 8, 2 mm Immersion. *a* Wabensaum, *b* Randfibrillen, *c* Zellvergrößerung über Randfibrillen hinaus, *d* und *e* Bildung der Elementarleisten, *f* Übergang zur fertigen Form (Abb. 2).

bar ist. An der Zellperipherie zeigen sich an den Wabenwänden leichte knötchenartige Verdickungen, die sich aber zunächst noch nicht intensiver färben lassen (Abb. 6a). Hier setzt dann die Fibrillenbildung ein.

Die ersten ausgesprochenen Fibrillen treten also stets am Zellrand auf, stehen mit der Zellperipherie in Verbindung und ragen im Querschnittsbild als deutliche, stark färbbare Körnchen ins Innere (Abb. 6b). Dann wächst die Zelle über die Randfibrillen hinweg, so daß diese nunmehr Binnenfibrillen werden (Abb. 6c), worauf wieder in den Wabenwänden am Zellrand neue Randfibrillen entstehen (Abb. 6c und d), welche sich sekundär mit den früher gebildeten, central gelegenen zu Elementarleisten verbinden (Abb. 6e). Da beim Wachsen der Zelle ihr Umfang und damit die Zahl der Waben sich vermehrt hat, bilden sich bei der zweiten Generation zahlreichere Fibrillen als zuerst und daher kommt es, daß nun meistens die älteren Binnenfibrillen sich mit je zwei Randfibrillen vereinigen, wobei \wedge -förmige Gebilde entstehen (Abb. 6e).

Die ersten, nun central gelegenen Fibrillen (oft größer und intensiver gefärbt als die Randfibrillen) scheinen sich zu teilen, die Tochterfibrillen weichen auseinander und man hat zwei nun parallel verlaufende Elementarleisten vor sich. Aus dem \wedge wurde \parallel .

Dieser Entwicklungsprozeß wiederholt sich immer wieder. Die Zelle wächst über die Fibrillen resp. Elementarleisten hinaus und es bilden sich neue Randfibrillen entweder als Verbreiterung der bestehenden Elementarleisten oder zwischen diesen als Begründer einer neuen Elementarleiste (Abb. 6f). Die ältesten Fibrillen sind also die dem Kern am nächsten. Früher oder später sistiert bei einem Teil der Teilungsprozeß der Binnenfibrillen und dadurch entsteht die Form eines Y (Abb. 6f), wie sie auch bei den Elementarleisten in der ausgewachsenen Muskelzelle (Abb. 2) angetroffen wird.

München, Ostern 1919.

INHALT. Aufsätze. Hugo Fuchs, Über die Verknöcherung des Innen skeletes am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. Mit 24 Abbildungen. (I. Teil.) S. 353—389. — Gösta Häggqvist, Über die querstreifigen Myofibrillen beim Frosche. Mit 5 Abbildungen. S. 389—404. — E. Ballowitz, Zur Kenntnis des Peritonäalpigmentes bei Knochenfischen. Mit 10 Abbildungen. S. 405—410. — H. Marcus, Über die Struktur und die Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen. Mit 6 Abbildungen. S. 410—416.

Abgeschlossen am 17. Januar 1920.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 14. Februar 1920. ✻

No. 19.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform.

Von Prof. OTTO AICHEL in Kiel.

VI. „Nicht die Nahrung beeinflusst die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung.“

Im letzten Aufsatz habe ich an Hand einiger Zitate die in den Lehrbüchern vertretene Auffassung klargelegt: im Anschluß und durch die bei höheren Tieren sich komplizierende Ernährungsweise habe sich die Zahnform abgeändert. Im vorletzten Aufsatz habe ich die falsche Ansicht berichtigt, daß die entgegengesetzte Auffassung: „nicht die Nahrung beeinflusse die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung“ teleologisch sei.

Bevor ich die Schwierigkeiten bespreche, welche manchen Autoren bei meiner Auffassungsweise des Problems der Entstehung der Zahnform entgentreten, ist nicht unwichtig für den Stand der Diskussion einige Punkte hervorzuheben, in denen von meinen Gegnern, vor allem von ADLOFF, der Standpunkt im Laufe der Diskussion wesentlich abgeändert wurde.

Schon der Satz in ADLOFFS erster Gegenschrift: „Ich muß offen gestehen, daß ich von vorne herein Mißtrauen hege, wenn ich bei der Erörterung stammesgeschichtlicher Probleme das Wort ‚mechanisch‘ lese“, wurde in der fast völlig gleichlautenden Wiedergabe des gleichen

Aufsatzes in der Monographie (die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen. Berlin, Meußner 1917) erfreulicherweise unterdrückt.

In der Frage, ob Konkreszenz bei der Entstehung der Zahnform beteiligt sei, vertrat ADLOFF früher den schroffen Standpunkt: „Dieser Nachweis ist erbracht“, im Anat. Anz. 1917, Nr. 11 gibt er zu, daß auch eine andere Deutung der Befunde, die als „Beweise“ für die Konkurrenzhypothese gelten, möglich ist; er „glaube aber, daß letztere Deutung die weitaus wahrscheinlichere ist“. Das klingt ganz anders.

Auch in der Frage, ob durch Abänderung der Qualität der Nahrung Differenzierung der Zahnform eintrat, zeigt sich ADLOFF sehr schwankend. Er sagt in seiner ersten Gegenschrift (Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 31): „Die Differenzierungshypothese zeigt uns somit nur die Tatsache, daß die Zähne der heute lebenden und der ausgestorbenen Säugetiere nach einem allgemeinen Bauplan gebaut sind und daß sich auch die kompliziertesten Formen auf einen einfachen Typus zurückführen lassen; eine Erklärung für ihre Entstehung kann sie nicht geben“. Ganz gewiß sei die Entwicklung des Gebisses „durch funktionelle Anpassung im gewöhnlichen Sinne des Wortes“ nicht zu erklären. Im Arch. f. Anat. 1917 sagt er über die kausale Entstehung der Zahnform, er lasse „die Frage nach der besonderen Art ihrer Entstehung offen“, dem Stande unserer Kenntnisse entspreche sein „Eingeständnis, der Unmöglichkeit, die Zweckmäßigkeit des Gebisses zur Zeit erklären zu können“; an anderer Stelle der gleichen Schrift dagegen heißt es, „erst die gestaltende Kraft der Funktion aber bringt gewissermaßen Ordnung in das Chaos und schafft aus dem regellosen Höckerzahn¹⁾ den echten Kieferzahn mit einer für jede Tierform festgelegten Gestalt“. Im Anat. Anz. 1917 nun entwickelt ADLOFF abweichend von der bisher verteidigten völlig unklaren funktionellen Anpassung ungewöhnlicher Art die Idee, die Zahnform ändere sich durch Wirkung der Funktion unter Vermittlung der Pulpa, muß aber doch am Schluß zugeben, daß „hierüber die Ansichten verschieden sein können“, er „glaube“, aber „daß nur auf Grund der Annahme der funktionellen Anpassung die Entwicklung der Gebißformen befriedigend zu erklären ist“.

1) Unter „regellosem Höckerzahn“ ist der atypischerweise entstehende mehrhöckerige Zahn an Flossenstacheln gemeint.

In einem Punkt aber bleibt ADLOFF in der ganzen Reihe seiner Schriften bei der gleichen Auffassung, der Satz nämlich: „die Zahnform beeinflusse die Wahl der Nahrung“ sei verfehlt.

Widersprüche und Schwierigkeiten sieht ADLOFF bei dieser Art der Beurteilung der Entstehung der Zahnform überall; ADLOFF bringt Beispiele, Einwände, stellt Fragen, greift auf Erörterungen in früheren Streitschriften zurück, ohne daß dem Leser des Anat. Anz. hierbei die Möglichkeit gegeben wäre, ein klares Bild zu erhalten, — ist es doch unmöglich, die verschiedenen Orts erschienenen Schriften auf die einzelnen Stellen hin nachzusehen.

Daher sollen einige Fragen vorweg besprochen werden, um Wiederholungen zu vermeiden und wird dann auf die von ADLOFF besprochenen Tierformen eingegangen werden.

Einfache funktionelle Beziehung und kausal-genetische Beziehung zwischen Funktion und Zahnform:

Im Arch. f. Anat. 1917 sagt ADLOFF: „AICHEL behauptet, daß ich mich durch Anwendung unklarer Begriffe selbst täusche, indem ich den Begriff „Beziehung zwischen Funktion und zweckmäßiger Gestaltung“ das eine Mal im Sinne einer einfachen funktionellen Beziehung, das andere Mal im Sinne kausal-genetischer Beziehung der Funktion zur Entstehung der Zahnform gebrauche. Ich finde nicht, daß ich irgend einen Zweifel über meine Auffassung bestehen gelassen habe. Ich habe ausdrücklich erklärt, daß die „Beziehung zwischen Funktion und gesetzmäßiger Gestaltung — ich hätte vielleicht besser gesagt „zweckmäßiger Form“ — so offensichtlich sind, daß es kurz-sichtig wäre, sie zu leugnen, daß wir aber nicht imstande sind, die Beziehungen zwischen Funktion und Organ — also doch die kausal-genetischen Beziehungen zwischen Funktion und Entstehung der Zahnform — so aufeinander zurückzuführen, wie in anderen Fällen funktioneller Anpassung, daß sie vielmehr in einer Weise zustandekommen müssen, die uns noch unbekannt ist“. So klar hat sich ADLOFF früher leider nicht ausgedrückt. In der Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 31 kritisiert er meine Darlegungen, spricht von „wahllosem, im Dunkeln herumtastenden Bildungstrieb“ und fährt fort: „Ganz ohne Frage ist die Entwicklung des Gebisses bisher weder durch Selektion zu erklären, noch durch funktionelle Anpassung im gewöhnlichen Sinne des Wortes. Anderenfalls sind aber die Beziehungen zwischen Funktion und gesetzmäßiger Gestaltung der Zähne

so offensichtlich, daß es kurzsichtig wäre, sie zu leugnen, auch wenn dieser Zusammenhang zunächst nur in seiner Wirkung erkennbar ist“. Ich entgegnete ADLOFF, die Annahme einer Beziehung zwischen Funktion und gesetzmäßiger Gestaltung sei nicht bewiesen, sondern nur Sache des Glaubens. Wären die genetischen Beziehungen wirklich offensichtlich, so hätte es allerdings keinen Sinn, sie zu leugnen und meine ganzen Untersuchungen hätten sich erübrigt. ADLOFF antwortete: „Ich finde wirklich nicht, daß ein besonderer Glaube dazu gehört, diese offensichtlichen Tatsachen anzuerkennen“. Hat ADLOFF dabei wirklich die kausal-genetischen Beziehungen im Auge gehabt? Sind diese so offensichtlich? Dann hätte sich erübrigt, daß ADLOFF später die Annahme zu verteidigen sucht, die Pulpa vermittele den funktionellen Reiz. War aber nicht kausal-genetische Beziehung, sondern einfache funktionelle Beziehung gemeint, so ist ihre Betonung überflüssig, weil diese keinen Aufschluß über Entstehung der Zahnform geben kann.

Die Lehre der Korrelation und die Zahnform:

Die Frage, ob die Zähne den Gesetzen der Korrelation unterstehen, wurde von ADLOFF in seiner ersten Gegenschrift angeschnitten. Er sagt dort, daß „eine Größenveränderung des Kiefers im ganzen auch eine Größenveränderung der Zähne herbeiführen wird, ist selbstverständlich und entspricht nur den Gesetzen der Korrelation“.

Dies ist nicht richtig. Zunächst ist sicher, daß der Kiefer die Größe abändern kann, ohne daß die Zähne beeinflußt werden. Daher finden wir bei gleicher Zahnform und Zahngröße die Kiefergröße sehr verschieden, und zwar nicht nur bei Tieren der gleichen Art. Dies ist verständlich, weil der Kieferzahn in Form und Größe erblich fixiert ist. Ändert sich die Zahngröße, so ist Abänderung der Wachstumstendenz der Grundgewebe des Zahnkeims unerläßlich, diese ist aber kausal unabhängig von den Größenverhältnissen des Kiefers. Außerdem verkennt man die „Gesetze der Korrelation“ vollständig, wenn man sie überhaupt auf Zahn und Kiefer anwendet.

Daraufhin hat ADLOFF in der Zahnärztl. Rundschau Nr. 36 und im Arch. f. Anat. 1917 näher erklärt, was er unter „Gesetzen der Korrelation“ versteht. Er sagt: „Unter Korrelation verstehe ich die Abhängigkeit der verschiedenen Gewebe und Organe voneinander; die Tatsache, daß eine Veränderung an einer Stelle solche auch an anderen nach sich zieht. Da die Haut der Körperoberfläche bedeckt

und die aus ihr entstehenden Gebilde, wie Schuppen und Haare mit anderen Organen gar nicht in Verbindung stehen, so fehlt hier auch die Voraussetzung für korrelative Abänderungen. Die Zähne stehen aber in mannigfaltigster Beziehung zu anderen Teilen. Die Größe der Zähne erfordert einen entsprechenden Kiefer, sie erfordert die dazu notwendige Muskulatur, die ihrerseits wieder den Knochen formt. Die Form der Zähne steht naturgemäß in Beziehung zur Art der Nahrung, zum Bau des Kiefergelenkes und zum gesamten Verdauungsapparat. Ich erinnere z. B. an den Einfluß, den die kolossale Entwicklung der Eckzähne beim männlichen Gorilla und Orang auf die Bildung und den fortwährenden Umbau des ganzen Schädels ausübt, während bei Wiederkäuern wiederum der Verlust der Eckzähne im Zusammenhang steht mit der Bildung der Hörner u. a. m. Es ist ganz unverständlich, wie AICHEL für die Zähne die Möglichkeit korrelativer Abänderungen leugnen kann.“

Dem Leser dürfte sofort aufgefallen sein, daß lediglich die Anwendung unklarer Begriffe durch ADLOFF die Streitfrage veranlaßt. Erst behauptet ADLOFF, Kiefervergrößerung veranlasse Zahnvergrößerung und stützt diese Behauptung durch die Lehre von der Korrelation. Dann bringt er Beispiele dafür, daß Zahnvergrößerung Kiefervergrößerung veranlasse und stützt mit diesen Tatsachen nunmehr die Lehre von der Korrelation.

Die selbstverständliche Tatsache, daß Zahnvergrößerung Kiefervergrößerung, Abänderung der Muskulatur usw. nach sich ziehen muß, hat aber mit den „Gesetzen der Korrelation“ gar nichts zu tun, hier handelt es sich lediglich um funktionelle Anpassung, zu der der Knochen und die Muskulatur fähig sind.

Auch die Tatsache, daß bei Wiederkäuern der Verlust der Eckzähne mit der Hörnerbildung in gewisser Beziehung steht, hat keinen Zusammenhang mit den Gesetzen der Korrelation. Dies wird schon durch die Unterschiede in der Entwicklung der Hörner klargelegt, die zwischen männlichen und weiblichen Tieren bestehen, ohne daß Unterschiede in der Bezahnung vorhanden sind. Geweihbildung und Fehlen der Eckzähne stehen nicht in Abhängigkeit im Sinne der Ursache und Wirkung; ein drittes Organ, die Geschlechtsdrüse, beeinflußt das Wachstum beider, lediglich verschiedenartige Ausprägung sekundärer Geschlechtsmerkmale liegt vor.

Wenn wir auch ADLOFF das Recht einräumen wollen, den Begriff der Korrelation weit zu fassen, so dürfen die „Gesetze der Korre-

lation“ doch nicht auf Vorgänge angewandt werden, die lediglich das Ergebnis funktioneller“ Anpassung sind. Streng genommen dürfte man von „Gesetzen der Korrelation“ beim Zahn nur sprechen, wenn bei Verlust eines Zahnes ein anderer sich vergrößerte und seine Funktion übernehme, wie bei Verlust einer Niere die andere unter Vergrößerung die Tätigkeit beider Nieren übernimmt oder wie ein Muskel unter Vergrößerung den Ausfall eines anderen ersetzen kann. Daß der Kieferknochen und die Kiefermuskulatur bei stärkerer Beanspruchung, sei es durch einen größeren Zahn oder durch irgend einen anderen Faktor, sich anpassen, ist funktionelle Anpassung, kein Vorgang der den „Gesetzen der Korrelation“ gehorcht. Selbst wenn wir aber mit ADLOFF „die Abhängigkeit der verschiedenen“ Organe und Gewebe voneinander, die Tatsache, daß eine Veränderung an einer Stelle, solche auch an einer anderen nach sich zieht“ als unter den „Gesetzen der Korrelation“ stehend betrachten wollten, müssen die Zähne ausscheiden, weil der Zahn in der Funktionszeit nicht mehr fähig ist, Form und Größe zu verändern. Eine Vergrößerung des Zahnes ist nur möglich während der ersten Entwicklungszeit; Vorbedingung ist Abänderung der Wachstumstendenz der Gewebe des Zahnkeims, diese ist aber unabhängig von der Größe des Kiefers.

ADLOFF sagt selbst: „Es gibt aber unzweifelhaft Fälle, in denen Veränderungen im Gebiß auftreten, die unabhängig von einer entsprechenden Größenveränderung des ganzen Kiefers sind“. Wo bleiben also die „Gesetze der Korrelation“?

Zahn und Kiefer:

Klarheit über die gegenseitigen Beziehungen zwischen Zahn und Kiefer ist zur Beurteilung vieler Erscheinungen in einzelnen Fällen durchaus erforderlich.

ADLOFF sagt: „Vom Elefanten bis zur Maus stehen Kiefer und Zähne bei allen Tierformen im entsprechenden Größenverhältnis“. Hierdurch will ADLOFF beweisen, daß Kiefer und Zähne den „Gesetzen der Korrelation“ unterworfen sind. Tatsächlich kommt, wie gesagt, nur zum Ausdruck, daß der Kieferknochen funktionell anpassungsfähig ist, die Frage, ob der Kiefer den Zahn beeinflußt, wird durch den Hinweis auf das „entsprechende Größenverhältnis“ zwischen Kiefer und Zähnen nicht berührt.

Zahnvergrößerung beeinflußt selbstverständlich den Kiefer, ist er doch durch die Osteoblasten und Osteoklasten befähigt, wie jeder

andere Knochen, auf vermehrte oder verminderte Beanspruchung durch entsprechenden Umbau zu antworten.

Die Zahngröße ist bei Kieferzähnen vom Kiefer nur insofern abhängig, als mechanische Momente der Umgebung die Entwicklung des Zahnkeims beeinträchtigen können. Hierdurch entstehen Hemmungsbildungen, aber nichts grundsätzlich Neues. Für die früheste Zeit der phylogenetischen Entwicklung, für eine Zeit, in der die Zahngröße erblich nicht fixiert war, ist entsprechend den Vorgängen an Flossenstacheln, anzunehmen, daß günstige Raumverhältnisse allein genügten, um Zahnvergrößerung zu veranlassen; bei erblich festgelegter Größe des Zahns kommt Einfluß des Kiefers auf die Zahngröße nicht in Betracht.

Ebenso wie Kiefer und Zahngröße verhalten sich auch Kiefer und Zahnform.

Die gegenseitige Beeinflussung der Zähne ist ebenfalls zu berücksichtigen. Exzessive Vergrößerung eines Zahnes, z. B. des dauerwachsenden Eckzahns des Walrosses, kann rudimentäre Zahnbildung und Zahnverlust verursachen. Beim Walroß rücken die Schneidezähne und Backzähne des Oberkiefers auf die Alveolenwand des Eckzahns und verkümmern. In den Verh. d. Akad. d. Wiss. 1918, Nr. 3 habe ich die Ursachen für den Verlust der Prämolaren in der Elefantenreihe besprochen. Exzessive Vergrößerung der Molaren bewirkt Kiefervergrößerung, Kiefererhöhung bewirkt Resorption am freien Rande des Kiefers mit Wegfall des Abschnittes, indem die Prämolaren zur Entwicklung gelangen. Hier liegt gegenseitige indirekte Beeinflussung der Zähne vor. Auch bei Phacochoerus konnten entsprechende Ursachen für den Untergang aller Backenzähne mit Ausnahme des letzten großen Molaren in der Entwicklung des Hauers und des großen letzten Molaren erkannt werden. Bei Säugetieren ist die gegenseitige Beeinflussung der Zahnkeime bei der geringen und erblich fixierten Zahnzahl nicht so auffallend wie bei niederen Tieren. Ein Blick auf die an der Innenseite des Haifischkiefers sich entwickelnden Reservezähne zeigt, daß die Zahnkeime bei sehr großer Zahl der Zähne im Kiefer sich gegenseitig und damit die Zahnform beeinflussen. Am Flossenstachel habe ich eingehend erörtert, daß Variation der Zahnzahl Einfluß auf die Form der Zähne besitzt.

Wenn ADLOFF behauptet (Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 31), Raumerweiterung führe zu Zahnvergrößerung, Raumbegrenzung zum Ausfall von Zähnen, beides aber nur, wenn die mechanischen Mo-

mente „den ganzen Kiefer“ betreffen, so ist dies unverständlich. Die Formvariation des letzten Molaren des Menschen ist doch allein schon ein Beispiel für lokale Beeinflussung.

ADLOFF sagt in demselben Aufsatz: „Bei Nagetieren — um nur ein Beispiel zu nennen — sind die Zähne vom Nagezahn an bis zu den Molaren ausgefallen, während der Kiefer selbst erhalten ist. Es fehlen nur die Zähne und der Alveolarfortsatz. Da aber erstere der primäre und bestimmende Teil sind, so kann unmöglich Raumbengung zu ihrem Verlust geführt haben. Vielmehr muß zuerst die Rückbildung der Zähne und erst sekundär der Schwund des Alveolarfortsatzes eingetreten sein“. Die Tatsache, daß der Alveolarfortsatz in der Ontogenese mit den Zähnen entsteht und schwindet, beweist nur, daß er eine sekundäre Bildung ist. Der Verlust der Zähne mit dem entsprechenden Abschnitt des Alveolarfortsatzes kann bei Nagern gleichzeitig und durch die gleiche Ursache eingetreten sein, nämlich als Folge der exzessiven Entwicklung des Nagezahns und der Vergrößerung einzelner Backzähne, den Vorgängen bei Elephas und Phacochoerus entsprechend.

ADLOFF und andere Autoren ziehen zur Beurteilung des Satzes: „Nicht die Nahrung beeinflusste die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung“ Tiere heran, deren Gebiß fortschrittliche oder rückschrittliche Entwicklung aufweist, auch werden Tiere berücksichtigt, bei denen Milchgebiß und Dauergebiß in verschiedener Richtung variiert haben.

Fortschrittliche Entwicklung der Zahnform:

Am eingehendsten beschäftigt ADLOFF das Gebiß der Nager, das einseitigste Spezialisierung aufweist.

Nach meiner Ansicht hat Abänderung der Wachstumstendenz der Grundgewebe des Zahnkeims die Zahnform umgestaltet und dem Tier ermöglicht, sekundär einen einseitigen Ernährungsweg einzuschlagen. ADLOFF kommt zu dem Ergebnis: „Ist es nicht viel einfacher, anzunehmen, daß die Vorfahren der Nager zu ihrer eigenartigen Ernährungsweise, die ihnen auch unter ungünstigen Verhältnissen ein Fortkommen ermöglichte, gezwungen wurden, und daß durch funktionelle Anpassung und Selektion der Kauapparat in bestimmter Richtung immer weiter vervollkommenet würde, bis der heutige Zustand erreicht war? Mir scheint diese Annahme, so hypothetisch sie

im Grunde genommen ja natürlich auch ist, immerhin doch noch den Vorzug zu verdienen vor der „kausal-mechanischen“ Erklärung AICHELS“.

Zunächst hebe ich hervor, daß ADLOFF wiederum nur einen meiner beiden Hauptfaktoren für die Entstehung der Zahnform der Nager in Anspruch nimmt, den mechanischen Faktor, während ich die Spezialisierung der Faltenzähne stets auf den zweiten Hauptfaktor, Abänderung der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe, zurückgeführt habe. Hierdurch erhält der Leser ein falsches Bild. Auch ist nicht zu vergessen, daß der Ausdruck „kausal-mechanisch“ bei ADLOFF eine Kritik in sich schließt vertritt er doch den Standpunkt, daß er „von vorne herein Mißtrauen“ hege, wenn er „bei der Erörterung stammesgeschichtlicher Probleme das Wort mechanisch lese“. Andererseits ist zu berücksichtigen, daß gerade die Differenzierungshypothese auf rein kausal-mechanischen Prinzipien aufgebaut ist. Soll doch der mechanische Reiz, den das Kaugeschäft auf das Zahnrelief ausübt, unmittelbar die Umgestaltung der Zahnform verursachen. Um klarzulegen, daß ADLOFF sich künstlich einen Wall von Schwierigkeiten aufrichtet, und um dem Leser ein Bild über den Verlauf der Diskussion zu geben, wiederhole ich einige Äußerungen ADLOFFS über das Nagergebiß.

Laut Zahnärztl. Rundschau 1916 Nr. 31 mutet mir ADLOFF folgende Vorstellung zu: „Es sollen also zufällig oder aus irgendwelchen anderen dunklen Gründen durch mechanische Einflüsse der Umgebung des Zahnkeimes die Nagezähne entstanden sein, samt dem eigenartigen Mechanismus der longitudinalen Kaubewegung, es sollen aber gleichzeitig die übrigen Frontzähne, Eckzähne und Prämolaren durch Raumbengung ausgefallen sein und dann hätte das Tier seinen Beruf als Nager entdeckt?“ Auch hier verfällt ADLOFF in den Fehler, mechanische Einflüsse der Umgebung für die Abänderung der Zahnform verantwortlich zu machen, außerdem wird der Anschein erweckt, als ob ich den Zahnverlust bei Nagern auf Raumbengung zurückführte. ADLOFF gibt also eine ganz falsche Darstellung. Das gleiche gilt von dem Aufsatz in der Zahnärztl. Rundschau 1916, Nr. 36: „Da nach AICHEL die Form der Zähne die Wahl (!) der Nahrung beeinflußt, so muß zuerst das Nagergebiß vorhanden gewesen sein, damit das Tier überhaupt erst von seinem Gebiß Gebrauch machen konnte“.

Am eingehendsten bespricht ADLOFF das Nagergebiß im Anat. Anz. 1917, S. 350: „Ich habe ferner noch besonders auf die Schwierig-

keiten hingewiesen, die die Entstehung des Nagergebisses der Theorie bereitet und die AICHEL bisher nicht behoben hat. Nehmen wir wirklich den schon von vorne herein sehr unwahrscheinlich klingenden Fall an, den AICHEL anführt, daß bei einer insektivoren Tierform bei einer genügenden Anzahl von Individuen durch Mutation auf einmal schmelzfaltige Nagermolaren entstanden sind, so ist gar nicht einzusehen, wie die Tiere, die an animalische Nahrung gewöhnt waren, auf einmal darauf gekommen sein sollten, Pflanzennahrung zu wählen. Man sollte doch eher annehmen, daß hiermit zunächst eine für das Tier nicht verwertbare Zahnform entstanden war, infolgedessen dasselbe als nicht angepaßt dem Untergange geweiht war. Für den plötzlichen Nahrungswechsel fehlt doch jeder plausible Grund, wenn wir nicht dem Tiere eine besondere Überlegung zuschreiben wollen. Auch setzt der Fall ja voraus, daß gleichzeitig Variationen auftraten, bei welchen einerseits die Nagezähne vorhanden waren, andererseits die übrigen Schneidezähne, Eckzähne und Prämolaren fehlten, während gleichzeitig auch das Kiefergelenk und die Kaumusculatur eine übereinstimmende Änderung erfahren mußten. Ich finde, diese Kombination von Vorgängen stellt an die Vorstellungskraft so ungewöhnlich hohe Ansprüche, daß die Annahme von vornherein schon als recht unwahrscheinlich bezeichnet werden muß.“

Hier finden wir endlich bei ADLOFF eine Darstellung, die meinem zweiten Hauptfaktor der Entstehung der Zahnform Rechnung trägt, während er in den früheren Veröffentlichungen beim Nagergebiß stets zu unrecht nur den ersten Hauptfaktor, mechanische Einflüsse der Umgebung, heranzog. Der mechanische Faktor kommt aber nach meiner Darstellung bei der Entstehung der Faltenzähne der Nager gar nicht in Betracht.

ADLOFF sagt, ich hätte als möglich angenommen, daß bei einer „insektivoren Tierform“ durch Mutation Faltenzähne entstanden, und es sei nicht einzusehen, warum die Tiere dann „auf einmal“ Pflanzenfresser geworden seien. Auch diese Darstellung ist falsch. Ich besprach die Möglichkeit, daß in einem Gebiß „vom Typus des Insektivorengebisses“ (durch Abänderung der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe) in meiner Periode III Abänderung der Zahnform im Sinne des schmelzfaltigen Nagermolars auftrat. Nicht von einer „insektivoren Tierform“ also, sondern von einem „Gebiß vom Typus des Insektivorengebisses“ ging ich aus.“ Ich hatte vorher gesagt: „Die Ontogenese und Phylogenese zeigt, daß der Faltenzahn

aus dem Höckerzahn entstanden ist. Tiere mit Höckerzähnen waren und sind befähigt, „auch“ Pflanzenkost zu zerkleinern. Wenn nun unter Abänderung der Wachstumstendenz der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe Faltenzähne entstanden und erblich auftraten (Mutation), so waren ihre Besitzer befähigter, größere Mengen vegetabiler Kost in kürzerer Zeit zu verarbeiten, zugleich war bei der Leichtigkeit der Beschaffung vegetabiler Nahrung die Möglichkeit der Erhaltung dieser Spezialisierung gegeben. Ist diese Vorstellung wirklich unmöglich? „Durchaus verständlich ist, daß das Tier in dem Fall die Pflanzenkost immer mehr bevorzugte und schließlich als alleinige Nahrung wählte“ (AICHEL).

Während ich also von einem Tier ausgehe, das insektivoren Gebißtypus haben soll und ommivor ist — (übrigens sind auch die heutigen Insektenfresser keine Tiere, die durchweg nur von animaler Kost leben, ferner ist bei ihnen schon Bildung von Faltenzähnen vorhanden) — stellt ADLOFF die Sachlage so hin, als ob ein Tier das „nur“ Insekten fraß „auf einmal“ Pflanzenfresser werden sollte. Durch solche Ungenauigkeiten, die zu tatsächlicher Entstellung führen, dient ADLOFF der Sache nicht. Von einem plötzlichen Nahrungswechsel ist also überhaupt nie die Rede gewesen, nur von einem Aufgeben der animalen und Bevorzugung der vegetabilen Nahrung. „Eine besondere Überlegung“ dem Tier zuzuschreiben, ist hierbei völlig unnötig.

Ganz unzutreffend ist aber schließlich die Behauptung ADLOFFS, beim Übergang des Tieres mit Faltenzähnen zur ausschließlichen Pflanzenkost sei eine Kombination von Vorgängen Voraussetzung, die an die Vorstellungskraft ungewöhnlich hohe Ansprüche stellte: Gleichzeitig mit den Nagezähnen hätten die übrigen Schneidezähne, Eckzähne und Prämolaren schwinden, das Kiefergelenk und die Kau-muskulatur eine entsprechende Änderung erfahren müssen.

Die Sachlage ist folgende: Bei der Umwandlung der Höckermolaren in Faltenmolaren bevorzugte das Tier überall vorhandene und nunmehr leicht zu verarbeitende vegetabile Kost.

Das Auftreten des dauerwachsenden Nagezahns befähigte das Tier zum Benagen härterer Pflanzenteile, Abänderung der Gelenkform und der Muskulatur ist Folge der Benutzung des durch Mutation entstandenen Nagezahns. Alle drei Erscheinungen als unabhängig voneinander und gleichzeitig entstanden zu betrachten, liegt kein zwingender Grund vor. Der Verlust der übrigen Schneidezähne, des Eckzahns und der Prämolaren ist in Analogie zum Geschehen bei Elephas

als Folge der Vergrößerung des Nagezahns und der Molaren zu bewerten. Daß die Vergrößerung der Nagezähne, die bei verschiedenen Nagern verschiedene Grade erreicht, neben der Abänderung des Kiefers und der Muskulatur noch andere Abänderungen des Schädels bewirkt, ist selbstverständlich, auch daß diese nicht nur am Schädel Halt machen. Von einer Kombination von Vorgängen, die gleichzeitig eintraten, darf mithin nicht gesprochen werden.

Wenn bei den Nagern nach der Ansicht der Anhänger der Differenzierungshypothese „funktionelle Anpassung den Kauapparat immer weiter vervollkommenet haben soll, bis der heutige Zustand erreicht war“, so darf doch wohl die Frage vorgelegt werden, wo diese Übergangsformen gefunden wurden?

In gleicher Weise wie das Nagergebiß wird von ADLOFF das Raubtiergebiß behandelt. „Wie stellt sich AICHEL die Entwicklung der gewaltigen Eckzähne und der Reißzähne vor, die ja nicht allein zur Ernährung, sondern auch als furchtbare Waffe dienen?“ Die gewaltigen Eckzähne der Raubtiere sind einwandfrei wie die großen Eckzähne der Affen, mancher Ungulaten, Insektivoren und Beuteltiere zu bewerten. Möglich ist, daß schon sehr frühzeitig in der Phylogenese, in einer Zeit, in der die Zahngröße erblich noch nicht fixiert war, der Platz an der „Ecke“ günstige Raumbedingungen zur Entwicklung großer Zähne lieferte, andererseits ist für viele Fälle sekundäre Vergrößerung durch Abänderung der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe anzunehmen; hierfür sind die Fälle von geschlechtlichen Unterschieden in der Größe der Eckzähne beweisend. Auch die verschiedenartige Ausbildung des Reißzahns ist durch den zweiten Hauptfaktor der Umgestaltung der Zahnform bedingt.

Bei Carnivoren entspricht die Ernährungsweise durchaus nicht immer der Zahnform. Beschäftigt man sich eingehender mit dem Carnivorengebiß und betrachtet die verschiedenartigen Wege der Umgestaltung, so ist der Gedanke abzuweisen, die verschiedene Qualität der Nahrung habe die Unterschiede im Gebiß veranlaßt. Bei den Caniden behielten die Prämolaren gute Entwicklung, während die Molaren sich zurückbildeten; doch gibt es auch Raubtiere, bei denen umgekehrt Vergrößerung der Molaren und Rückbildung der Prämolaren statthat. Kiefernverkürzung und Abänderung der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe (fortschrittlich für Eck- und Reißzahn, rückschrittlich für Molaren oder Prämolaren) liegen der Entstehung der verschiedenen Formen des Raubtiergebisses zugrunde.

Die verschiedene Qualität der Nahrung kann durch Reizung des Zahnreliefs die Entstehung dieser verschiedenen Raubtiergebißformen nicht verursacht haben; greifbare Unterschiede in der Ernährung müßten nachweisbar sein. Das ist aber nicht der Fall. Die Tatsache, daß funktionelle Anpassung beim Zahn nicht nachweisbar ist, führt zur entgegengesetzten Auffassung: Die Qualität der Nahrung ist abhängig von der Ausbildung des Gebisses und von der Umgebung, in der die Tiere leben.

Wenn die gewaltigen Eckzähne und Reißzähne auch „als furchtbare Waffen dienen“, so ist dies eine sekundäre Erscheinung, die erst möglich wurde, nachdem die Tiere im Besitz der Waffen waren. Nach der Differenzierungshypothese mußte die Entstehung der Waffen die Folge des Gebrauchs der Zähne als solche sein; in dem Falle hätte, um mit ADLOFF zu sprechen, das Tier erst den Raubtierberuf gewählt und durch Übung im Beruf wäre der gewaltige Eckzahn gewachsen!

Aufgabe des Lesers ist nun, zu entscheiden, ob wahrscheinlicher ist, daß Abänderung der Nahrung die Entstehung der komplizierteren Zahnform veranlaßte, oder ob die aus anderen Ursachen sich komplizierende Zahnform dem Tier die Möglichkeit gab, die Ernährung einseitig zu gestalten, wenn dies von Vorteil und möglich war.

Rückschrittliche Entwicklung der Zahnform:

Auch in der Besprechung der Zahnformen, die einen rückschrittlichen Entwicklungsgang erkennen lassen, begeht ADLOFF den Fehler, die Diskussion damit zu eröffnen, daß er mir unzutreffende Behauptungen unterstellt und darauf fußend anscheinend richtige Folgerungen zieht.

Zunächst sei hervorgehoben, daß ADLOFF meine Darstellung so behandelt, als ob Unklarheit über meine als wirksam erkannten Hauptfaktoren der Entstehung der Zahnform herrsche. Er sagt: „Nach ARCHEL sind im Beginn der phylogenetischen Entwicklung, also wohl in seiner Periode II, auch im Kiefer mechanisch nicht zu verwertende Zahnformen und zahnlose Kiefer entstanden.“ Ich habe mich ganz klar folgendermaßen ausgedrückt: „die mechanischen Einflüsse der Umgebung des Zahnkeimes auf den Zahnkeim und die Variationsfähigkeit der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe veranlaßt die verschiedenen Zahnformen. In meiner Periode II der phylogenetischen Zahnentwicklung dominiert mechanischer Einfluß der Umgebung; in meiner Periode III die Variations-

fähigkeit der Zahngewebe. Entstehende Tierformen, deren Zähne der gebotenen Nahrung, oder bei denen andere Organe den äußeren Bedingungen nicht angepaßt waren, mußten untergehen.“ Über meine Perioden der Zahnentwicklung äußerte ich: „Die Perioden können sich zeitlich kombinieren. Sie charakterisieren das Geschehen kausal.“ Die beiden Hauptfaktoren für Abänderung der Zahnform wurden also deutlich hervorgehoben und gesagt, daß sie sich schon im Beginn der phylogenetischen Entwicklung zeitlich kombinieren konnten.

Die Existenz der Tiere wird, soweit die Ernährung in Frage kommt, von zwei Momenten bestimmt: erstens durch das Gebiß, zweitens durch die nahrungspendende Umgebung.

Ich habe gesagt, daß Tierformen, deren Zähne der gebotenen Nahrung „oder bei denen andere Organe den äußeren Bedingungen nicht angepaßt waren“, untergehen mußten. Wie viele Tiere aus diesen Gründen untergingen, sei nicht zu übersehen, weil bei ihrer kurzen Existenz nicht zu erwarten war, daß Überreste sich erhielten; zu Gesicht bekämen wir nur Überreste angepaßter, wenigstens zeitweise dauerfähiger Formen. Obschon ich ADLOFF schon früher darauf hinwies, daß ich niemals von Untergang unzähliger Tierformen gesprochen hätte, deren Gebiß nicht angepaßt war, sondern geäußert hätte, wir wüßten nicht, wie viele Tierformen untergingen, weil „die Zähne der gebotenen Nahrung oder andere Organe den äußeren Bedingungen nicht angepaßt waren“, — stellt ADLOFF doch wieder im Arch. f. Anat. 1917 und im Anat. Anz. 1917 die Sachlage so hin, als ob ich behauptete, daß „unzählige Massen von Tieren mit nicht passenden Gebissen untergegangen sein müssen, von denen auch nicht das geringste bekannt ist“. Für das Problem der Entstehung der Zahnform ist im übrigen diese Frage keine wesentliche, ADLOFF hält aber unbelehrbar an diesem Punkt fest, weil seine Beweisführung nun einmal auf diesem Satz aufgebaut ist.

ADLOFF folgert nämlich aus jener mir unterstellten Annahme des Unterganges „unzähliger Massen von Tieren mit nicht passenden Gebissen“: „dann sollte man auch annehmen, daß, wenn Tiere mit mechanisch nicht zu verwertenden Zahnformen als nicht angepaßt untergingen, dieses Schicksal erst recht die zahnlosen Formen getroffen haben müßte. Nun gibt es aber zahnlose Tiere, die, wie z. B. die Myrmecophagidae, trotz ihrer Zahnlosigkeit ausreichende Ernährungsmöglichkeit gefunden haben“. Diese Schlußfolgerung ist nicht ein-

wandfrei, weil, wie gesagt, zwei Momente der Existenzfähigkeit eines Tieres, soweit die Ernährung in Frage kommt, bestimmen: das Gebiß und die nahrungspendende Umgebung. Lieferte die Natur zahnlos gewordenen Tieren oder primär der Zähne entbehrenden Tieren, Nahrung in genügender Menge, die sie ohne Gebiß aufnehmen konnten, so waren sie existenzfähig. Andererseits konnten Tiere mit wohl ausgebildetem Gebiß bei Abänderung der äußeren Lebensbedingungen in der Existenz beeinträchtigt werden und untergehen. Wir können verfolgen, daß bei Klimawechsel die Tiere nicht bodenständig zu bleiben brauchen, sondern mit ihrer Flora wandern. Von der Hand zu weisen ist nicht, daß der Ernährungsfaktor neben anderen Faktoren beim Untergang mancher Tierart beteiligt war. Natürlich ist aber auch, daß bei Abänderung des Gebisses in dem Sinn, daß die bisher gewohnte Nahrung nicht mehr verarbeitet oder erbeutet werden konnte, jede auch noch so minderwertige oder nicht zusagende Nahrung gesucht wurde und Gewöhnung an sie eintrat. Dafür sorgt schon der Hunger, ohne daß dem Tier eine besondere Überlegung zuzuschreiben wäre.

Durchaus verständlich ist also, daß nicht alle zahnlosen Tiere untergehen mußten.

ADLOFF bespricht den von mir angezogenen Fall des Erdwolfs. *Proteles Lalandii* besitzt ganz verkümmerte, in querer Richtung platt gedrückte, weit auseinanderstehende Backzähne, die weit eher Fischzähnen als denen eines Raubtieres ähneln. Nehmen wir an, *Proteles* sei ein Raubtier, bei dem die Backzähne verkümmerten (auch die Milchzähne sind ebenso rudimentär wie die permanenten Zähne) — so stehen wir vor zwei Möglichkeiten: 1. Die Anhänger der Differenzierungshypothese sagen: der Erdwolf gewann Geschmack daran, Termiten zu knacken, bevorzugte diese Nahrung und Kraft des Reizes, den das Termitenknacken auf das Relief des Zahnes ausübt oder als Folge des Mangels eines Reizes auf das Zahnrelief beim Termitenknacken paßte sich die Zahnform der Nahrung an, es entstanden schmale einspitzige Zähne. 2. Ich vertrete folgende Ansicht: Als Folge der Variabilität der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe degenerierten die Molaren und Prämolaren. Warum dies eintreten konnte, wissen wir nicht. Ist doch überhaupt unbekannt, warum Mutation einsetzt, warum beim Embryo unter Zellvermehrung, Zellordnung usw. Organe entstehen oder ihre Entwicklung unterdrückt wird. Jedenfalls war der Erdwolf nach

Degeneration der Raubtierbackzähne zu einfachen Spitzen, — eine Abänderung, die durch Mutation plötzlich eintreten konnte — anderen Raubtieren gegenüber im Beutefang und in der Verarbeitung der nunmehr spärlichen Beute benachteiligt, folglich suchte der Erdwolf Ersatz in den Termiten, die er sonst gelegentlich wohl auch verzehrte.

ADLOFF äußert zu der Auffassung, das Termitenknacken sei das primäre, die Abänderung der Zahnform das sekundäre: „Ich halte diese Ansicht in der Tat für wahrscheinlicher, als die Annahme AICHELS“.

Zur Klärung der Verhältnisse will ich ein anderes Organ heranziehen: Bei Affen, die im Walde leben und besonders lange Arme besitzen, kann man zwei Auffassungen über die Entstehung der langen Arme und des Waldlebens haben. Erstens: die langen Arme seien das Ergebnis funktioneller Anpassung an das Waldleben; zweitens: die langen Arme seien durch Mutation entstanden und hätten dem Tier ermöglicht im Walde rascher vorwärtszukommen und dort am Orte geringerer Konkurrenz leichter die nötige Nahrung zu gewinnen.

In diesem Fall hat die erste Auffassung wenigstens für sich, daß Knochen und Muskeln der Extremität die Fähigkeit zu funktioneller Anpassung besitzen; kein Zahn aber ändert in der Ontogenese seine Form, funktionelle Anpassung der Zahnform ist nicht nachweisbar, sondern nur eine theoretische Konstruktion.

Jeder Fall von wirklicher oder angenommener Vereinfachung der Zahnform ist für ADLOFF ohne weiteres ein Beweis dafür, daß die Nahrung die Zahnform beeinflusse. Letzteres ist aber nun einmal keine Tatsache, sondern nur eine Hypothese.

ADLOFF sagt z. B. als wäre es ganz selbstverständlich: „die besondere Häufigkeit dreihöckeriger Molaren bei Eskimos erklärt sich aus der vorwiegenden Fischnahrung, die, wie wir auch bei Tieren sehen, eine Verringerung der Höcker herbeiführt“ (Anat. Anz. 1917, S. 352). Nun haben aber andere Menschen, z. B. die amerikanischen Deszendenten von Europäern fast ebenso häufig dreihöckerige Molaren wie die Eskimos, ohne daß bei jenen die Fischnahrung bevorzugt wurde. (66,7% zu 67%.) Andererseits finden wir bei Indianern der Südspitze Südamerikas, die fast ausschließlich von Fischnahrung leben, keine hervortretende Dreihöckerigkeit. Tatsache ist also nicht, daß vorwiegende Fischnahrung die Höckerzahl verringert.

Betrachten wir die oft in einer Familie der Fische nachweisbare starke Komplizierung der Zahnform bei ausgesprochener Fischnahrung,

so dürfte die Tatsache deutlich gegen die Annahme der Beeinflussung der Zahnform durch die Nahrung sprechen, im besonderen aber gegen ein Rudimentärwerden der Zähne bei Fischnahrung.

Besonderen Wert mißt ADLOFF den Pinnipedien und Walen als Beweis für Vereinfachung des Gebisses als Folge der Anpassung bei.

Das Gebiß der Seehunde „sei ja bekanntlich auf dem Wege in Anpassung an das Leben im Wasser homoiodont zu werden, da es für das Tier jetzt weniger darauf ankommt, die aus Fischen bestehende Nahrung zu zerkleinern, als festzuhalten“.

Von Anpassung des Gebisses der Pinnipedier an Fischnahrung ist schon deshalb keine Rede, weil junge Seehunde fast ausschließlich Krebse und andere niedere Seetiere als Nahrung wählen und erwachsene von sehr verschiedenen Seetieren leben: während des Sommers bilden Garneelen die bevorzugte Nahrung, daneben Mollusken, Seesterne usw., nur zu gewissen Zeiten jagen sie überwiegend Fischen nach.

Auch ist zu berücksichtigen, daß der Fischotter z. B. mit seinem Raubtiergebiß hervorragend in der Lage ist, Fische festzuhalten, daß sein Gebiß trotz einseitiger Fischnahrung sich nicht vereinfacht hat.

ADLOFF findet zwar das Gebiß des Seehundes geeigneter zum Festhalten der Fische, auch käme es darauf an, „daß zu demselben Zweck einfacher gestaltete Zahnformen genügen“. Meiner Meinung nach ist der vordere Teil des Fischottergebisses, und nur dieser Teil kommt beim Zufassen in Betracht, ebenso geeignet zum Ergreifen der Fische, wie das Seehundgebiß; es kommt nur darauf an, daß die Fischnahrung bei einem Tier Reduktion hervorrufen soll, beim anderen aber nicht!

ADLOFF stellt mir folgende Fragen über die Entstehung der Zahnform der Pinnipedier: „Wie erklärt AICHEL diesen Hergang? Soll zunächst zufällig die Umbildung des ursprünglich carnivoren Gebisses eingetreten sein und sollen erst infolge dieser Umwandlung die Pinnipedier zur Fischnahrung gegriffen und ins Wasser gegangen sein?“ Diese niedliche Vorstellung ist durchaus nicht die Konsequenz meiner Darlegungen. Das wesentliche in der Umgestaltung der Pinnipedier liegt nicht im Gebiß, denn das Gebiß des Fischotters zeigt, daß sie auch mit einem voll ausgebildeten Raubtiergebiß die Fische hätten greifen können. Die wesentliche Abänderung der Pinnipedier liegt in den Organen, die sie befähigen, im Wasser zu leben, vor allem also in den Extremitäten. Zeit, Ort und Ursache der Umwandlung der

Extremitäten ist unbekannt; jedenfalls wird kein Forscher annehmen, ein voll ausgebildetes Raubtier habe durch fortgesetzte Versuche zu schwimmen, allmählich Pinnpedierextremitäten erhalten! Die verschiedenen Formen der Zähne bei Pinnipediern: einerseits Reduktion, andererseits sekundäre Trikonodontie (*Leptonyx monachus*) sagen aus, daß ein Moment allein, etwa Fischnahrung, keineswegs die Erklärung der verschiedenen Formen geben kann, es müßte schon das gleiche Moment einmal regressive, einmal progressive Vorgänge auslösen. Auffallend ist auch, daß das Milchgebiß der Pinnipedier durchgängig einfachere Formen aufweist als das permanente Gebiß, das höher entwickelt und spezialisierter ist als jenes.

Die Abänderung der Wachstumstendenz der Zahnkeingewebe, die bei Pinnipediern einerseits regressive, andererseits progressive Vorgänge auslöste, muß also andere Ursachen haben als Fischnahrung.

Die Pinnipedier sind völlig ungeeignet, die Annahme zu beweisen, Nahrungswechsel ändere die Zahnform ab. Sie wählen Fischnahrung, weil sie sich im Wasser reichlich vorfindet, auch im Besitze eines vollausgebildeten Raubtiergebisses würden sie Fischen nachjagen.

Die Wale sind ebenfalls nur bei ganz oberflächlicher Betrachtung Beweise für Anpassung der Zahnform an den Nahrungswechsel durch den Nahrungswechsel.

Wenn man hervorhebt, wie sehr die Wale an das Wasserleben angepaßt sind, so betont man nur eine Tatsache, die über die Ursache der Anpassung gar nichts aussagt. Wir kennen Wale mit echtem Raubtiergebiß, Wale mit heterodontem Gebiß, Wale mit zahlreichen kegelförmigen Zähnen, zahnlose Wale und Wale mit Fischbein liefernden Barten. Ist vorstellbar, daß das Unterbleiben des mechanischen Reizes auf das Zahnrelief oder Abänderung des Reizes die verschiedenen Formen zur Ausbildung gelangen ließ? Sollen die kleinen Meerestiere, die in den gefranzten Fischbeinplatten wie in Reusen zurückgehalten werden, die Entstehung der Barten veranlaßt haben? Ist die Nahrung der Wale überhaupt den verschiedenen Gebißformen entsprechend verschieden? Die Beantwortung dieser Fragen ergibt, daß die Ursache für die angenommene Umwandlung eines Raubtiergebisses in ein Gebiß mit einfachen Kegelzähnen, ferner für die Umwandlung dieses in ein Zahnloses Gebiß und endlich für die Bildung der Barten in anderer Richtung zu suchen ist.

Schon die große Zahl der Zähne bei Walen und ihre verschiedene Befestigungsart, von loser Befestigung im Zahnfleisch (Pottfisch) bis zur

richtigen Bildung von Alveolen, sprechen dafür, daß die Entstehung der Wale keinesfalls so zu denken ist, daß Tiere mit ausgebildetem Raubtiergebiß sich dem Wasserleben angepaßt haben und daß die verschiedenen Gebißformen auf ein Raubtiergebiß zurückgeführt werden müßten. Die Trennung der Säugetiere in wasser- und landlebende muß sehr weit zurückliegen. Wenn bei Bartenwalen noch embryonal ein heterodontes Gebiß zur Anlage gelangt, das nie benutzt wird, so kann eine progressive Bildung vorliegen, die durch die Entwicklung der Barten unterdrückt ist. Jedenfalls ist diese Auffassung ebensowohl zu verteidigen, wie die andere, daß diese Tatsache andeuten soll, die Bartenwale seien Nachkommen von Walen mit funktionierendem Raubtiergebiß. Das Tatsachenmaterial stellt bis heute nur Fragen über die Entstehung der Wale, Beweise für funktionelle Anpassung des Gebisses durch Abänderung der Qualität der Nahrung gibt es uns nicht.

Verschiedene Entwicklungstendenz im Milchgebiß und im bleibenden Gebiß.

Ganz besondere Schwierigkeiten erwachsen ADLOFF bei der Beurteilung der Tiere, deren Milchgebiß und Dauergebiß verschieden geformte Zähne aufweisen und daher zu verschiedener Funktion befähigen.

ADLOFF führt als Beispiel den Halbaffen *Chiromys* an, „dessen Gebiß lemurartig, dessen bleibendes Gebiß aber ganz eigenartig gestaltet ist mit großen nagezahnähnlichen mittleren Schneidezähnen, die aber weniger zum Nagen als zum Beißen von Löchern in harte Fruchtschalen, zum Abreißen der Rinde beim Insektenfang, zum Zerbeißen des Rohres, um das Mark zu gewinnen, verwendet werden“. Hieraus schließt ADLOFF, daß die einfache Form der Milchzähne für die Ernährung des Tieres nicht ausreichte; das Tier hätte daher die Nahrung gewechselt und in Anpassung an den Nahrungswechsel hätte sich das Dauergebiß umgestaltet. Es sei eine Art „Funktionswechsel während des individuellen Lebens“ eingetreten. Er sagt: „die Umbildung“ der zweiten Dentition bildet jedenfalls eine so wesentliche Abänderung, daß die einfache Form der Milchzähne für diese Art der Ernährung nicht ausreichen würde; das Gebiß wäre unbrauchbar und die Tierform hätte eigentlich untergehen müssen. Statt dessen trifft es eine neue Wahl der Nahrung. Wie erklärt AICHEL diesen Vorgang und wie erklärt er überhaupt die verschiedene Gestaltung

der beiden Zahnreihen? Warum hat die erste Dentition in dieser, die zweite in jener Richtung variiert“?

ADLOFF erschwert sich die Sachlage ganz unnötig.

Er stößt sich immer wieder an dem Ausdruck: „Wahl der Nahrung“. Bei Ausnahme einer Abänderung der Zahnform in Anpassung an die Nahrung ist Voraussetzung, daß „das Tier zuerst die Nahrung wechselte (neue Nahrung wählte) und infolgedessen die Zahnform änderte, während nach meiner Auffassung das Tier zuerst die Zahnform änderte und dann die Nahrung wechselte. Um die „Wahl der Nahrung“ kommt man also nicht herum.

ADLOFF meint, *Chiromys* hätte eigentlich untergehen müssen, weil die Abänderung des Dauergebisses aussage, daß er nicht angepaßt war. Diese Annahme ist ganz unnötig, leben doch andere Halbaffen, die eine Abänderung des Dauergebisses nicht aufweisen, heute noch. *Chiromys* zeigt nur die interessante Tatsache, daß auch Tiere, die mit den Nagern nicht in Beziehung stehen, eine ähnliche Abänderung des Gebisses erfahren konnten und daß diese Abänderung nicht beide Zahngenerationen gleichzeitig zu treffen braucht. Wir beobachten, daß gleichzeitig Milchgebiß und Dauergebiß fortschrittlich oder rückschrittlich sich umformen können. Das Milchgebiß kann aber auch fortschrittliche Entwicklungstendenz zeigen, während das Dauergebiß sich zurückbildet (Beuteltiere). Endlich kann das Milchgebiß rückgebildet werden, während das Dauergebiß in der Entwicklung und Spezialisierung fortschreitet. Dies ist z. B. bei *Leptomys* der Fall: Reduktion des Milchgebisses und einseitige Spezialisierung des Dauergebisses (sekundäre Trikonodontie). Ist da besonders wunderbar, daß die noch einzig übrigbleibende Variationsmöglichkeit, für die *Chiromys* ein Beispiel abgibt, vorkommt? *Chiromys* zeigt die Tatsache, daß Milchgebiß und Dauergebiß in verschiedener Richtung variieren können; die Ursache des Eintritts der Variation wird durch diese Tatsache nicht geklärt, im besonderen nicht ausgesagt, daß sie Folge einer verschiedenen Ernährungsweise in verschiedenen Altersperioden sei.

Da funktionelle Anpassung beim Zahn nicht nachweisbar ist, die Abänderung der Zahnform dagegen durch andere Faktoren unter Ausschluß der funktionellen Anpassung nachweisbar ist, sind wir gezwungen, die verschiedenartige Ernährungsweise als Folge der verschiedenen Form der Zähne zu betrachten.

Selbstverständlich ist, daß verschiedenartige Werkzeuge im Maute der Tiere zu verschiedenartiger Leistung befähigen und ausgenutzt werden. Auch Chiromys wertet die Eigenarten des Gebisses aus und besitzt keine Sonderstellung.

Schlußbemerkungen:

In der Frage, ob die Nahrung die Zahnform beeinflußt oder die Zahnform die Wahl der Nahrung, stehen wir vor folgenden Tatsachen.

Funktionelle Anpassung ist beim Zahn nicht nachweisbar. Der Zahn ändert in der Funktionszeit seine Gestalt nicht. Der Schmelz ist als zellenloses Gebilde unfähig auf funktionelle Reize zu antworten. Die Annahme, daß die Odontoblasten (SICHER) oder die Pulpazellen (ADLOFF) funktionelle Reize aufnehmen, aber erst in der folgenden Generation auf sie durch Vermittlung der Keimzelle antworten, ist reine Hypothese; das Hypothetische dieser Annahme wird durch wissenschaftliche Ausdrücke wie: „ererbte Engramme“, „Homophonie“ usw. nicht beseitigt.

Unendlich viele Tatsachen sprechen gegen die Ansicht, die verschiedene Qualität der Nahrung beeinflusse die Zahnform.

Gleicher Ernährungsweise entsprechen nicht immer gleiche Zahnformen, andererseits finden wir bei verschiedener Ernährungsweise doch gleiche Zahnformen.

Nach RYDER (1878) soll die Tatsache, daß die Falten bei Faltenzähnen senkrecht zur Bewegungsrichtung der Kiefer stehen, für den Einfluß des Kaugeschäftes auf die Zahnform sprechen. Diese Ansicht ist nicht aufrecht zu erhalten, weil Ausnahmen vorkommen; so stehen beim Hasen, Kaninchen, Tapir usw. die Falten bei Benutzung der Mahlzähne in der Richtung der Kieferbewegung.

Die Tatsache, daß wir z. B. in der Elefantenreihe und bei Nagern alle Übergänge von Höckerzähnen zu Zähnen mit Massenfaltung bei gleicher Ernährungsweise finden, spricht gegen die Differenzierungshypothese.

Fältelung in der Schmelzschicht (Plicidentie) wird als Anpassung an harte Grasnahrung angesehen. Ausgesprochene Steppentiere und Wüstentiere, wie die Esel und Halbesel müßten also durch Plicidentie hervorstechen, sie besitzen aber kaum Schmelzfältelung. Auch bei Pferden kommt entgegen der Annahme bei Waldformen das höchste Maß von Schmelzfältelung vor (*Equus Taubachensis* Freudenberg), während bei ihnen im allgemeinen Regel ist, daß Steppenformen

Plicidentie zukommt. Bei den Bisonten, die in Wald- und Steppenformen auftreten, finden wir entsprechende deutliche morphologische Unterschiede, jedoch nicht im Gebiß.

Der Backzahn von *Hydrochoerus* ist im Prinzip ebenso gebaut wie der Backzahn des Elefanten, der von *Hyrax* wie der des Rhinoceros. Bei gleicher Ernährungsweise muß die mechanische Wirkung des Kaugeschäftes auf die Riesenzähne eine andere sein als auf die kleinen Zähne der Tiere, dessen ganzer Schädel nicht größer ist, als ein Backzahn der anderen. Prinzipiell gleicher Aufbau der Zähne dürfte also nach der Differenzierungshypothese in den genannten Fällen nicht vorhanden sein.

Exzeßbildungen, wie z. B. die großen deutlich gezähnten Hauer von *Machairodus*, die 30 cm langen Unterkieferzähne einiger weiblicher Dögglinge, die dem Tier das Öffnen des Maules kaum noch gestatten, die oberen Eckzähne des Hirschebers, die, in den Kopf des Besitzers einwachsend, sein Leben gefährden können, kann die Differenzierungshypothese nicht erklären.

Die individuelle Variation der Zahnform und die Variation der Zahnform innerhalb der verschiedenen Ordnungen der Tiere spricht gegen die kausale Entstehung der verschiedenen Zahnformen durch Einfluß verschiedener Qualität der Nahrung.

Wie viele Märchen über die Lebensweise der Tiere hat uns nicht der Glaube gebracht, die Nahrung beeinflusse die Zahnform. Die Zeiten sind vorbei, in denen ohne weiteres nach der Zahnform die Ernährungsweise von Tieren festgelegt wurde, ohne daß der Mageninhalt berücksichtigt worden wäre. Man denke an das Märchen vom Vampir, das heute noch in den Lehrbüchern zu lesen ist: die Zahnform entspräche seiner blutsaugenden Gewohnheit!

Die Behauptung, die verschiedene Qualität der Nahrung bewirke Entstehung verschiedener Zahnformen ist nur ein Märchen, das, getragen von der geistreichen Hypothese der Differenzierung, zu sehr eingewurzelt ist, als daß es widerspruchslos aufgegeben werden könnte, und doch hat es sich überlebt.

Heute wissen wir, daß erblich noch nicht festgelegte Zahnformen durch mechanische Bedingungen in der Umgebung der Zahnkeime beeinflusst werden und die Zahnform abändern können. Wir wissen, daß bei erblich fixierter Zahnform mechanische Beeinflussung der Zahnform nur Hemmungsbildungen hervorruft, daß aber die Variation in der Wachstumstendenz der, den Zahnkeim zusammen-

setzenden Grundgewebe, die Grundlage zur Bildung unendlich vieler verschiedener Zahnformen lieferte.

Daß die verschiedenen Zahnformen als Kauwerkzeuge ausgewertet wurden, daß Abänderung der Form Abänderung der Nahrung zur Folge hatte, wenn die umgebende Natur es gestattete, ist selbstverständlich.

ADLOFF nennt meine Auffassung eine „merkwürdige Zufallstheorie“. Meine Untersuchungen an Flossenstacheln legen nur gesetzmäßige Vorgänge klar. Bezeichnet man die Folgen der Variation der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe als Vorgänge, die auf Zufall beruhen, weil wir die Ursachen nicht kennen, welche die Abänderung auslösen, so kann ich hierin keine abfällige Kritik erblicken, wengleich ADLOFF sie beabsichtigt; kennen wir doch die Ursachen, welche die Zellvermehrung, Zellverschiebung, Zellordnung, also die einfachsten Vorgänge der ontogenetischen Entwicklung bewirken, ebenfalls noch nicht.

Gelingt es meinen Gegnern nicht, die von mir bei der Entstehung der Zahnform wirkenden beiden Hauptfaktoren als zu unrecht aufgestellt zu erweisen, gelingt ihnen nicht der Nachweis, daß funktionelle Anpassung beim Zahn wirksam ist, so muß der Satz anerkannt werden: „Nicht die Nahrung beeinflußt die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung“.

Im Felde, 31. Oktober 1918.

(Eingegangen am 27. November 1918.)

Nachdruck verboten.

Über einen angeborenen doppelseitigen Ulnadefekt.

Von Dr. F. WAGENSEIL,

Assistent an der Münchener anatom. Anstalt.

Mit 5 Abbildungen.

Ich hatte Gelegenheit im ehemaligen Vereinslazarett Rotes Kreuz in Konstantinopel (Chefarzt Dr. ZLOCISTI) im vergangenen Jahr folgenden Fall zu beobachten:

Mehmed oglu Asis, 18 Jahre alter Kurde aus dem Vilajet Bitlis. Eltern und angeblich auch weitere Aszendenten ohne Mißbildungen an den Extremitäten. Der einzige Bruder ist gesund und tut Dienst bei der Truppe.

Es handelt sich um ein jugendliches mittelgroßes Individuum mit ziemlich gut entwickelter Muskulatur. Abgesehen von den gleich zu beschreibenden

oberen Extremitäten, findet sich am übrigen Körper, speziell an den unteren Extremitäten, kein Abweichen von der Norm.

Der rechte Oberarm ist gut modelliert, bei der Palpation findet man die Knochen des Schultergürtels in entsprechender Form und Lage, die Muskulatur ist recht gut entwickelt. Der Humerus scheint normal gestaltet zu sein, die Oberarmmuskulatur ist ziemlich kräftig. Die Länge des rechten Oberarms, nach den Angaben in MARTINS Lehrbuch der Anthropologie mit dem Stangenzirkel gemessen, beträgt 291 mm, sein größter Umfang, mit dem Bandmaß gemessen, 234 mm. Beide Maße entsprechen ungefähr der mittleren Körpergröße und dem jugendlichen Alter des Mannes.



Der linke Oberarm erscheint schon bei oberflächliche Betrachtung dünner und kürzer als der rechte, was durch die Messung bestätigt wird, seine Länge beträgt nämlich 265 mm, sein größter Umfang 204 mm. Die Muskulatur des linken Schultergürtels und Oberarms ist spärlich entwickelt, die Knochen sind etwas kleiner und graziler als rechts, ihre Form und Lage entspricht der Norm.

Die Beweglichkeit beider Schultergelenke ist in keiner Weise beeinträchtigt.

Der rechte Ellenbogen erscheint stark verdickt, ein Eindruck, der in erster Linie wohl durch den unvermittelten Übergang in den stark verjüngten Vorderarm bedingt ist. Man fühlt am unteren Humerusende deutlich die beiden Epicondylen, ebenso das obere Radiusende und den zugehörigen Gelenkspalt, dagegen findet man an Stelle der Ulna nur einen kleinen rund-

lichen Knochen, der sich wie eine Patella anfühlt und sich leicht auf der Humerusgelenkfläche in transversaler Richtung verschieben läßt. Offenbar handelt es sich um das Olecranon.

Das Gelenk steht gewöhnlich in halber Pronationsstellung, kann aber aktiv in Vollpronation und -supination gebracht werden. Auch völlige Beugung und Streckung um die Transversalachse sind möglich. Der Vorderarm kann sowohl in Beuge- wie in Streckstellung nach lateral abduziert werden, wobei er einen Kreisbogen von ca. 130° beschreibt; man fühlt dabei deutlich, wie das Radiusköpfchen auf der Gelenkfläche des Humerus, nach medial hin abgleitet, luxiert wird.

Der linke Ellenbogen ist äußerlich schmaler und spitzer als der rechte. Bei der Palpation vermißt man die Epicondylen am unteren Oberarmende

und findet keine typische Konfiguration des Gelenkes, sondern nur schmale, uncharakteristische, undifferenzierte Gelenkenden, einem Oberarm- und einem Vorderarmknochen zugehörig, mit deutlichem Gelenkspalt zwischen beiden.

In der Ellenbeuge verläuft vom unterem Drittel der Oberarmbeugeseite zur Mitte der Vorderarmbeugeseite eine hohe Hautfalte, welche offenbar die Exkursionsfähigkeit des Gelenkes stark beschränkt. Es kann zwar völlig gebeugt, aber nur bis zu einem Winkel von 55° aktiv und von ca. 70° passiv gestreckt werden. Auch hier steht der Vorderarm in halber Pronationsstellung, aktiv kann diese Stellung sowohl im Sinne weiterer Pronation als weiterer Supination kaum verändert werden, passiv kann der Vorderarm aus seiner habituellen Stellung um ca. 10° im Sinne weiterer Pronation und um ca. 20° im Sinne der Supination gedreht werden.

Die Vorderarme sind beiderseits kurz und dünn und muten wie die eines Kindes an. Der in der Tat gleichlange linke scheint infolge der oben erwähnten Hautfalte verkürzt, die Messung aber ergibt für ihn 183 mm, für den rechten 182 mm; der Umfang über dem Handgelenk beträgt links 110 mm, rechts 122 mm. Die Maße entsprechen also ungefähr denen bei neun- bis zehnjährigen Kindern (vgl. für Unterarmlänge die Tabelle: Schaffhauser Kinder nach SCHWERZ in MARTINS Lehrbuch der Anthropologie S. 295.)

Durch Palpation stellt man leicht fest, daß beiderseits nur ein Vorderarmknochen, der Radius vorhanden ist. Seine Processus styloidei lassen sich beiderseits abtasten.

An beiden Händen sind nur zwei Finger vorhanden, nämlich Daumen und Zeigefinger, ersterer mit zwei, letzterer mit drei Phalangen, beide mit ihren zugehörigen Metacarpalien, die mit dem radialen Teil des Carpus in Verbindung stehen. Der zweite Finger wird beiderseits im Gelenk zwischen Grund- und Mittelphalange in Beugstellung fixiert gehalten, der Beugungswinkel beträgt rechts 110° , links 160° . Das Bewegungsvermögen beider Handgelenke ist nur wenig vermindert, doch ist eine reine Bewegung um die transversale Achse ebenso unmöglich wie eine reine Abduktion nach außen um die sagittale Achse. Mit der Beugung und Streckung kombiniert sich nämlich eine radiale Abduktion, mit dieser eine radiale Beugung. Die gestreckte linke Hand wird in dieser Stellung durch die Extensoren nicht fixiert, man kann sie ohne den geringsten Widerstand in Beugstellung bringen. Daumen und zweiter Finger besitzen, abgesehen von der besprochenen Versteifung im ersten Phalangealgelenk, an beiden Händen volle Bewegungsfreiheit. Bei maximaler Spreizung bilden die zwei Finger rechts einen Winkel von 90° , links von 80° .

Der Thenar ist beiderseits gut modelliert, die Mm. interossei zwischen beiden Fingern sind nur undeutlich palpabel, die zugehörige Hautfalte ist nieder. Die Sehnen des Abductor pollicis longus und beider Extensores pollicis sind bei Anspannung als dünne Stränge zu fühlen, dabei tritt auch die Foveola radialis in Erscheinung. Die Extensorsehne des zweiten Fingers ist auf dem Handrücken nicht sicher nachzuweisen, erst bei Hyperextension läßt sie sich proximal von der Handwurzel durchfühlen, rechts deutlicher wie links. Die Beugesehnen (Flexor carpi radialis, Palmaris longus und Brachioradialis) sind beiderseits zu tasten.

Der Puls der A. radialis ist rechts wie links zu fühlen, an der Gegenseite ist kein der A. ulnaris zugehöriger Puls festzustellen.

Diese Ergebnisse der Inspektion und Palpation finden ihre Bestätigung und Ergänzung durch die radiologische Untersuchung.

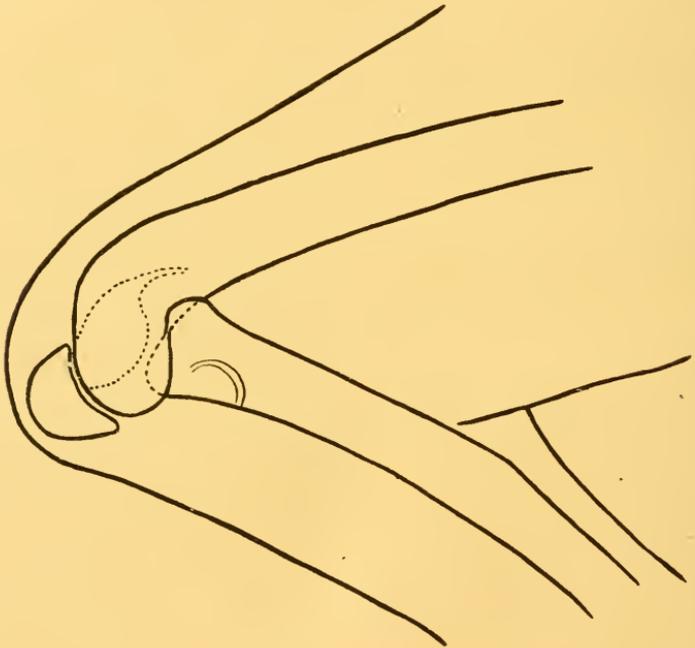
Die Aufnahmen sind im ehemaligen Marinelazarett in Konstantinopel angefertigt.

Da sich die Finger nicht anders fixieren ließen, lagen dabei Hand und Vorderarm in halber Kantenstellung auf der Platte, die Aufnahmen sind also nicht von der dorsalen, sondern von der dorsoradialen Seite her gemacht.

Die Ellenbogengelenke sind von lateral nach medial aufgenommen.

Die Antikathode befand sich zwecks Erzielung annähernd natürlicher Größenverhältnisse in einer Entfernung von 45 cm vom Objekt. Die Pausen von den Platten wurden zur Reproduktion auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Am Schultergürtel findet man beiderseits die Knochen von normaler Form und Lagerung, links kleiner als rechts.



Pause des rechten Ellenbogens.

Die beiden Oberarmknochen sind sehr grazil, auch hier wieder links bedeutend stärker ausgeprägt als rechts. Am rechten Ellenbogen sieht man das Gelenk zwischen Humerus und Radius. An ersterem erkennt man die beiden Epicondylen, an letzterem das Köpfchen und die sich deutlich markierende Tuberositas. Die Radiusdiaphyse ist etwas oberhalb der Mitte gekrümmt.

Von der Ulna sieht man nur den schon oben beschriebenen patella-ähnlichen Körper, der nur das Olecranon sein kann.

Anders das linke Ellenbogengelenk! Der Humerus ist stark hypoplastisch und bildet am unteren Ende eine ganz atypische Pflanne. Auch der Radius ist ganz uncharakteristisch, sein oberes Ende besitzt einen deutlichen Kopf

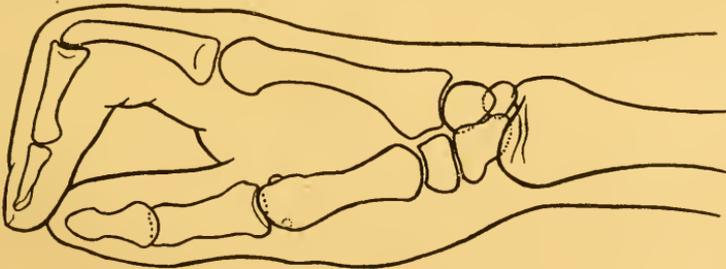


Pause des linken Ellenbogens.

für die Humeruspflanne, er ist stark hypoplastisch und ebenso wie der rechte im Verlauf der Diaphyse gekrümmt.

Von der Ulna findet sich keine Spur.

An der rechten Hand ist entsprechend dem Alter des Individuums der Epiphysenknochen am unteren Ende des Radius noch vorhanden. Der Pro-

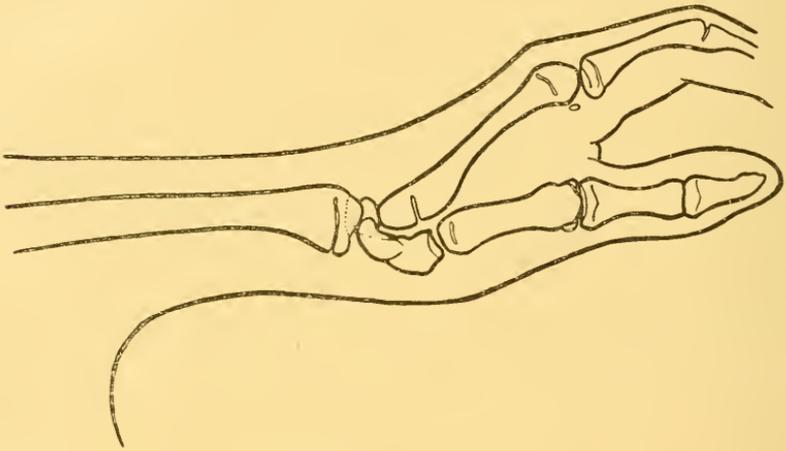


Pause der rechten Hand.

cessus styloideus ist zu erkennen. Der Carpus besteht aus vier Knochen, von den beiden lateralen ist der proximale nach Form und Lage als Naviculare charakterisiert. Sein Tuberculum ist deutlich zu erkennen. Der distale kann mit seinem Fortsatz zwischen Metacarpale I und II nur das Multangulum

maius sein. Von den medialen Handwurzelknochen ist der proximale das Lunatum, während man den distalen zunächst für das Multangulum minus ansprechen wird. Doch muß man hier an die Möglichkeit denken, daß zumindest ein Teil des Capitatum in dem Knochen assimiliert steckt; dafür spricht einmal seine Größe und dann seine Lage zum Naviculare. Die Metacarpalien sind kurz und gedrunge. Die Sesambeine am Metacarpo-Phalangealgelenk des Daumens sind vorhanden. Das Köpfchen der Grundphalange des Zeigefingers ist stark atrophiert, die Gelenkhöhle hier deutlich obliteriert. An der Basis der Phalangen sind die Epiphysenknorpel stellenweise noch zu erkennen.

An der linken Hand sieht man am unteren Ende des stark hypoplastischen Radius wieder den Epiphysenknorpel und den Griffelfortsatz, am Carpus wie rechts vier Knochen. Die beiden lateralen, also Naviculare und



Pause der linken Hand.

Multangulum maius, scheinen allerdings zu einem Knochen verschmolzen zu sein, die beiden Komponenten lassen sich aber durch kleine Einschnürungen an der medialen und lateralen Seite noch deutlich erkennen, die dem Multangulum maius zugehörige Partie besitzt wieder den charakteristischen Fortsatz zwischen Metacarpale I und II. Von den beiden medialen Knochen liegt das Lunatum frei für sich, während das Multangulum minus und vielleicht wieder ein Teil des Capitatum mit dem Metacarpale II verwachsen sind, aber nicht völlig, denn ein Gelenkspalt, der auf dem Bild sehr deutlich erkennbar ist, trennt sie auf eine gute Strecke voneinander. Das Metacarpale I ist gedrunge, das Metacarpale II grazil. Am Metacarpophalangealgelenk des Daumens liegen zwei Sesambeine, an dem des Zeigefingers liegt ein solches. Das erste Phalangealgelenk des Zeigefingers ist, wie rechts, obliteriert; davon rührt die beschriebene beiderseitige Versteifung in diesem Gelenk. An den Metacarpalien sind die Epiphysenknorpel noch vorhanden, an den Phalangen sind sie stellenweise eben noch zu erkennen.

Fassen wir den ganzen Befund kurz zusammen, so handelt es sich bei dem untersuchten Individuum um eine angeborene Mißbildung, nämlich um einen beiderseitigen Defekt der Ulna (mit Ausnahme des noch vorhandenen rechten Olecranon) und des ulnaren Teiles der Hand; von dieser sind Naviculare, Lunatum, Multangulum maius, Multangulum minus und vielleicht ein Teil des Capitatum, die Metacarpalien I und II, die zwei Daumen- und drei Zeigefingerphalangen vorhanden.

Nach der KÜMMEL'schen Einteilung gehört der Fall unter A „Strahldefekte“ eingeteilt. Es ist damit aber nur die morphologische Gliederung der Extremität gemeint und es soll damit keine „atavistische“ Erklärung im Sinne der GEGENBAUR'schen Archipterygium-Theorie gegeben werden.

Die Ulnadefekte, speziell die doppelseitigen, sind bekanntlich selten. Bei KÜMMEL findet man 13 Fälle verzeichnet; diese stellen aber, wie er selbst sagt, wegen des spärlichen Materials nicht nur ganz typische und reine Fälle dar. Doppelseitige totale Defekte verzeichnet er nur drei (GÖLLER, STRICKEE, PRINGLE), während die übrigen zum Teil (Fall 4–8) einseitige totale, zum Teil (Fall 9–13) nur partielle Defekte sind.

KLAUSSNER veröffentlicht zwei Fälle, einen nicht näher beschriebenen totalen rechtsseitigen und einen partiellen linksseitigen Ulnadefekt.

SCHENCK beschreibt einen rechtsseitigen Defekt des distalen Ulnaendes und des ulnaren Teiles der Hand.

Er zitiert einen Fall von KIRMISSON. Hier „schien die linke Ulna im Wachstum zurückgeblieben, der Radius überragte sie hinten bedeutend“. „Die Hand besteht aus zwei Handwurzelknochen, zwei Metacarpi, von denen jeder einen Finger trägt. Letztere sind jedoch miteinander verwachsen. An der Radialseite der Matarcarpi artikuliert ein normaler Daumen.“ Von der rechten Ulna ist, wie aus dem beigegebenen Radiogramm (Abb. 225) ersichtlich ist, nur das obere Drittel vorhanden, das Radiusköpfchen ist „nach oben außen luxiert. Die Hand wird von einem einzigen Finger repräsentiert.“ Über die Verhältnisse am rechten Carpus wird nichts ausgesagt.

Ferner zitiert SCHENCK einen Fall von PAGENSTECHEE mit rechtsseitigem Defekt des ganzen Vorderarms und linksseitigem Defekt der Ulna und des ulnaren Teiles der Hand. Es bestand Syndaktylie.

Für die Möglichkeit der Vererbung der Mißbildung führt KLAUSSNER aus KIRMISSON den Fall ROBERTS an, einen angeborenen Ulnadefekt bei einem 73 jährigen Mann. „Die Schwester des Patienten hatte die gleiche Mißbildung wie dieser, einer seiner Neffen und drei seiner eigenen Kinder besaßen sie gleichfalls. Die Mutter und Großmutter desselben hatten einen steifen Finger gebabt“¹⁾.

1) Zitiert aus KIRMISSON S. 384. Die Originalarbeit war mir nicht zugänglich.

Natürlich macht diese ganze kursorische Literaturübersicht in keiner Weise Anspruch auf Vollständigkeit.

Noch einige Erklärungsversuche zur Genese!

Nimmt man sie als exogen, im wesentlichen also traumatisch an, dann muß man den Entstehungstermin, die teratogenetische Terminationsperiode SCHWALBES, sehr frühzeitig setzen, etwa zu Anfang des zweiten Monats, wo bei 9 mm langen Embryonen das ganze Skelett der oberen Extremität als „eine einheitliche zusammenhängende Blastemasse“ schon angelegt ist (BROMAN). Dabei ist die ulnare Seite beträchtlich länger als die radiale. KÜMMEL findet bei dem Embryo Br 1 (Tafel X, Abb. 14 des HIS'schen Embryonen-Atlas) folgende Maße: Breite der Hand, 1,8 mm, ihre Länge 1,6 mm, radiale Vorderarmlänge 0,3 mm, ulnare Vorderarmlänge 1,7 mm, Humeruslänge 1,4 mm.

Es ist klar, daß große, vor allem symmetrische Strahldefekte, wenn man sie überhaupt durch Traumen erklären will, noch am ehesten durch solche erklärt werden können, die möglichst kleine Anlagekomplexe des betreffenden Strahles treffen. Auch KÜMMEL weist darauf hin, daß bei diesen kleinen Verhältnissen schon minimale Traumen genügen, „um am fertigen Organ sehr weitgehende Störungen zu produzieren“. „Es begreift sich leicht, daß von der Hand¹⁾ relativ häufig nur beschränkte Gebiete abnorm werden, während an Vorderarm und Oberarm die späteren Anomalien sich weit leichter über deren ganze Länge, namentlich auf der radialen Seite, erstrecken können.“

Weiter wird bei KÜMMEL die Seltenheit des Ulnadefektes speziell gegenüber dem Radiusdefekt damit zu erklären versucht, daß die Ulna embryonal bei ihrer Lagerung kaudalwärts weniger traumatischen Insulten und amniotischen Verklebungen ausgesetzt sei, als der oralwärts orientierte Radius. Als Stütze dieser Ansicht wird die relativ häufige Kombination des Ulnadefektes mit Defekt der gleichsinnig gelegenen Fibula und des Radiusdefektes mit Störungen an der Gesichts- und Kiefergegend angeführt.

Eine eingehende Kritik der exogenen, speziell amniotischen Faktoren, die für die Entstehung der Extremitätenmißbildungen herangezogen werden, hat SLINGENBERG gegeben.

Obige Erklärungsversuche mögen in vielen Fällen berechtigt sein; ich stehe auch auf dem Standpunkt, diese möglichst im Sinne einer „direkten Bewirkung“ zu suchen.

1) Im Original durchschossen.

Für die Entstehung einer fast so absolut symmetrischen Mißbildung aber, wie ich sie oben beschrieben habe, halte ich eine traumatische Erklärung für gekünstelt und unwahrscheinlich. Ich sehe in einem solchen Fall die Folge einer (scheinbar) „spontanen Keimesvariation“ (Defektmutation).

Daß die Mißbildung erblich auftreten kann, geht aus dem von KIRMISSON zitierten ROBERTS'schen Falle hervor.

In PLATES Vererbungslehre ist nichts darüber zu finden.

Daß nicht mehr darüber bekannt ist, erklärt sich leicht aus der großen Seltenheit der Mißbildung und aus der daraus folgenden Unkenntnis ihres eventuellen Vererbungsmodus.

Literatur.

1. BROMAN, I.: Normale und abnormale Entwicklung des Menschen. Wiesbaden 1911.
2. GEGENBAUR: Über das Archipterygium. Jena, Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VII, 1873.
3. HIS, W: Anatomie menschlicher Embryonen (Atlas). Leipz. 1885.
4. KIRMISSON: Lehrbuch der chirurgischen Krankheiten angeborenen Ursprungs. Übers. von DEUTSCHLAENDER. Stuttgart 1899.
5. KLAUSSNER F: Über Mißbildungen der menschlichen Gliedmaßen und ihre Entstehungsweise. Wiesbaden 1900.
6. KÜMMEL, W: Die Mißbildungen der Extremitäten durch Defekt, Verwachsungen und Überzahl. Cassel 1895. Bibl. med. E. H. 3.
7. MARTIN, R.: Lehrbuch der Anthropologie. Jena 1914.
8. PAGENSTECHER: Beiträge zu den Extremitätenmißbildungen. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 50.
9. ROBERTS J: Annals of surgery 1836 (zitiert aus KIRMISSON).
10. SCHWALBE, E: Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Allgem. Mißbildungslehre. Jena 1906.
11. SLINGENBERG: Mißbildungen von Extremitäten. VIRCHOWS Archiv 1908, Bd. 193.

Buchbesprechungen.

ROTHS klinische Terminologie. Herausgegeben von E. Oberndörffer. 9. Aufl., bearbeitet von Dr. FRANZ DÖRBECK. Leipzig 1919, Georg Thieme. Preis geb. 17,50 M und 40 % Teuerungszuschlag.

Das seit 40 Jahren vielfach bewährte Buch erscheint in neuer Bearbeitung nach dem Tode des bisherigen Herausgebers, dessen Arbeit dem Werke seine Bedeutung erhalten und gewahrt hat. Auch die neue Auflage wird wie die vorangegangenen vielen Ärzten und Forschern ein zuverlässiger und wertvoller Berater sein. Sie hat eine gründliche Durchsicht und mancherlei Ergänzungen erfahren, die die mit der raschen Weiterentwicklung der verschiedenen medizinischen Fächer verbundene Vermehrung der Fachausdrücke erforderte. Namentlich wurden zahlreiche Bezeichnungen aus dem Gebiet der

Pharmakologie neu aufgenommen. Wenn es trotzdem möglich war, den Umfang des Buches nicht allzusehr zu vermehren, so geschah dies durch Aussonderung zahlreicher englischer und französischer Worte, die nur als Übersetzungen deutscher Ausdrücke gelten können und nicht in die internationale Nomenklatur übergegangen sind. Auch die sprachliche Einführung ist weggefallen aus der richtigen Erwägung heraus, daß die im Text gegebenen Erläuterungen über die sprachliche Ableitung der Ausdrücke für die meisten Bedürfnisse ausreichen.

Zum Gedächtnis Ernst Haeckels. Sondernummer der Jenaer Universitätszeitung. Mit einem Bilde. Preis 1,50 Mark. Zu beziehen durch das Universitätsamt Jena.

Die im Anschluß an die ERNST HAECKEL-Gedächtnisfeier der Universität herausgegebene Sondernummer der Universitätszeitung enthält eine Reihe Originalmitteilungen, die für die Kenntnis der Persönlichkeit des verstorbenen Gelehrten und seine Weltanschauung von Bedeutung sind. Besonders zu nennen ist ein Aufsatz von WALTER HAECKEL über die letzten Monate und Tage seines Vaters, ferner Aufzeichnungen des Theologen FR. NIPPOLD über religiös-philosophische Gespräche mit HAECKEL, ein Aufsatz über die besonderen Verdienste HAECKELS um die Universität Jena und eine ausführliche Schilderung des Verhältnisses HAECKELS zu den Studierenden. H. v. E.

Anatomische Gesellschaft.

Es ist in Aussicht genommen, die bereits für September 1919 geplante 29. Tagung der Anatomischen Gesellschaft am 24. und 25. April d. J. in Jena stattfinden zu lassen. Herr MAURER stellt dafür die unter seiner Leitung stehende anatomische Anstalt mit Freuden zur Verfügung. Die übrigen Jenaer Herren werden sich mit ihm bemühen, für Unterbringung und Verpflegung nach Möglichkeit bestens zu sorgen. Hoffentlich gestattet die allgemeine Lage die Teilnahme recht zahlreicher Mitglieder an der ersten Tagung nach dem Kriege. Es wird gebeten, Anmeldungen von Vorträgen und Demonstrationen, Vorschläge für ein auf der 30. Tagung der Gesellschaft zu erstattendes Referat und Bestellungen von Wohnungen baldmöglichst an den Unterzeichneten zu richten.

Der Schriftführer:

i. V.: H. v. EGGELING.

INHALT. Aufsätze. Otto Aichel, Zur Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform. VI. „Nicht die Nahrung beeinflußt die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung.“ S. 417—439. — F. Wagen-seil, Über einen angeborenen doppelseitigen Ulnadefekt. Mit 5 Abbildungen. S. 439—447. — Buchbesprechungen, ROTHS klinische Terminologie, S. 447—448. — Zum Gedächtnis ERNST HAECKELS, S. 448. — Anatomische Gesellschaft, S. 448.

Abgeschlossen am 30. Januar 1920.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 1. März 1920. ✻

No. 20

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Über die Verknöcherung des Innenskeletes am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach.

Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie des Schädels.

Von HUGO FUCHS in Straßburg i. Els. (jetzt Göttingen).

(Fortsetzung.)

I. Os articulare mandibulae. BAUR hat, wie oben schon erwähnt, einmal angegeben (1889), das Articulare der Seeschildkröten sei klein, „von geringer Mächtigkeit“ (S. 188). NICK hat (1912, S. 185) dieses als richtig übernommen.

Des Näheren verhält es sich mit dieser BAUR'schen Angabe folgendermaßen:

In seinem bereits angeführten Aufsätze über die systematische Stellung der *Dermochelys BLAINV.* (Biolog. Centralbl. 1889/1890, Bd. 9, S. 149—153; S. 180—191 und S. 618—619) sucht BAUR, gegen DOLLO und BOULENGER, nachzuweisen, daß die alte Anschauung von GRAY, RÜTIMEYER, HUXLEY, VAILLANT über die systematische Stellung dieser Schildkröte richtig ist, daß *Dermochelys* und *Psephophorus* keine ursprünglichen Formen sind, sondern von wahren „Thecophoren“ abstammen, und *Dermochelys* nur mit den Seeschildkröten

verglichen werden könne. Zu diesem Zwecke bespricht er vergleichend die hauptsächlichsten in Betracht kommenden Skeletstücke, also beispielsweise Carapax und Plastron, die Halswirbel und Rippen, den Carpus und die Unterarmknochen, sowie den Schädel der Dermochelys einerseits und der Seeschildkröten (Chelonidae) andererseits. Obwohl er zu dem Schlusse kommt, daß die Gruppe der Athecae nicht existiere, daß Dermochelys mit den übrigen Seeschildkröten in genetischen Zusammenhang zu bringen sei, leugnet er keineswegs gewisse Unterschiede, welche Dermochelys von allen übrigen Schildkröten trennen. Andererseits sucht er diese Unterschiede durch Vergleichung zu überbrücken. In diesem Sinne bemerkt er (auf S. 188) u. a.: „bei Dermochelys fehlt ein verknöchertes Articulare“, um dann (auf S. 188 und 189) vergleichsweise hervorzuheben, daß schon bei den Seeschildkröten, also Chelonidae, „das Articulare von geringer Mächtigkeit und von einer starken Knorpelmasse überzogen“ sei.

Die Angabe BAURS über die Größe des Articulare der Chelonidae ist unrichtig: das Articulare dieser Tiere ist keineswegs klein; bei manchen Formen im wirklich erwachsenen Zustande sogar recht groß, ja auffallend groß; so bei *Chelone mydas*. Offenbar hat BAUR nie das Articulare eines großen, wirklich ausgewachsenen Tieres gesehen. Auf keinen Fall wird BAURS Angabe den wirklichen Verhältnissen gerecht. Diese liegen so, daß das knöcherne Articulare im endgültigen Zustande zwar keineswegs klein und von geringer Mächtigkeit, sondern groß ist, aber den endgültigen Zustand und die endgültige Größe erst sehr spät erreicht.

Ich beziehe mich zunächst und vor allem auf die Suppenschildkröte, *Chelone mydas*.

An dem etwa $15\frac{1}{4}$ cm langen Unterkiefer eines wirklich erwachsenen Tieres, dessen Schädel eine Länge von 26 cm hat. — es handelt sich um die beiden oben erwähnten sehr großen Schädel, insbesondere den Schädel B —, ist das Os articulare etwa 4,9, also fast 5 cm lang, und an der breitesten Stelle gemessen etwa 2,9, also fast 3 cm breit, wobei zu bemerken ist, daß bei der Breitenmessung die auf dem Supraangulare und Postoperculare (Goniale, GAUFF) liegenden und mit denselben verschmolzenen verknöcherten Teile des Articulare mitgerechnet sind. Rechne ich noch das mit dem Articulare vereinigte verknöcherte Stück im hintersten Abschnitte des Spangenteiles des MECKEL'schen Knorpels hinzu, so hat das Articulare eine Länge von etwa $6\frac{1}{2}$ cm. Das ist ganz auffallend groß. Aber auch

im ersten Falle, also ohne das verknöcherte Stück des MECKEL'schen Knorpels, beträgt die Länge des knöchernen Gelenkstücker nahezu $\frac{1}{3}$ der Länge des ganzen Unterkiefers. Das ist gewiß nicht klein oder „von geringer Mächtigkeit“, sondern sehr groß, was in diesem Falle auch von der Breite gilt, welche fast $\frac{1}{5}$ der ganzen Unterkieferlänge beträgt.

Wie kommt nun aber BAUR zu seiner Angabe? Offenbar hat er, wie gesagt, nie den Unterkiefer eines wirklich erwachsenen Tieres vor Augen gehabt: nur auf das Articulare kleiner und mittelgroßer Schädel trifft BAURS Angabe zu und das Gelenkstück erreicht erst sehr spät die angegebene auffallende Größe, die dann aber auch keinem Beobachter entgehen kann.

Damit komme ich auf die Entwicklung des Articulare, auf die Verknöcherung des Gelenkstücker des MECKEL'schen Knorpels.

In meiner Arbeit über den Bau und die Entwicklung des Schädels der Karettschildkröte, *Chelone imbricata* (1915), habe ich (auf S. 286—293) über das Gelenkstück des MECKEL'schen Knorpels gesprochen und dabei auch den Vorgang seiner Verknöcherung geschildert, so wie ich denselben bei *Chelone mydas* ermittelt hatte.

Aus meinen damaligen Befunden, die ich heute teilweise noch ergänzen kann, geht hervor, daß die Verknöcherung des Gelenkstücker des MECKEL'schen Knorpels sehr langsam und außerdem in der Richtung von hinten nach vorn vor sich geht. Zunächst verknöchert der zum Processus retroarticularis werdende Teil und dann allmählich die vorn daran anschließenden, im Bereiche des Gelenkes und vor demselben gelegenen Abschnitte.

Ich kann dies jetzt auch für *Chelone imbricata* und *Thalassochelys* (*Caretta*) *caretta* bestätigen: An dem genau 5 cm langen Unterkiefer einer jungen *Thalassochelys caretta* mit einer Schädellänge von 7,6 cm liegt das winzige knöcherne Articulare, — seine Länge beträgt etwa 2,75, seine Breite 2,5 mm —, ganz im Bereiche des Processus retroarticularis, und an dem ebenfalls rund 5 cm langen Unterkiefer einer jungen Karettschildkröte, deren Schädel eine Länge von etwa 7,75 cm hat (und in Abb. 22 auf S. 476 in basaler Ansicht abgebildet ist), hat das Os articulare mandibulae eine Länge von etwa 0,4—0,5 cm und umfaßt ebenfalls fast nur die später hinter dem Gelenke gelegenen Teile des Gelenkstücker, also das Gebiet des Processus retroarticularis, und nur ein ganz kleiner, vorn daran anschließender Teil des später im Bereiche des Gelenkes selbst gelegenen Abschnittes

ist noch mit verknöchert, und zwar nur in der Tiefe, so daß oben darauf eine dicke Knorpelschicht liegt, wie auch sonst die Hauptmasse des Gelenkstüekes noch aus Knorpel besteht. Es ist also auf dieser Stufe bei der *Thalassochelys caretta* nur, und bei der *Chelone imbricata* in der Hauptsache auch nur der *Processus retroarticularis* knöchern; alle anderen Teile des Gelenkstüekes des MECKEL'schen Knorpels, deren Form, Lage und Beziehungen zu den Belegknochen, insbesondere dem *Supraangulare* und *Postoperculare* (*Goniale*, GAUPP), sich so verhalten, wie ich es früher (1915, S. 286—292) beschrieben habe, verharren noch völlig im Knorpelzustande.

An dem bereits $9\frac{3}{4}$ cm langen Unterkiefer einer *Chelone mydas* fand ich neben dem *Processus retroarticularis* nur den unmittelbar an denselben vorn anschließenden, im Bereiche des Gelenkes selbst gelegenen Teil des Gelenkstüekes verknöchert, und zwar auch nur in der Tiefe, während oben darauf noch eine dicke Knorpelschicht lag und die übrigen, also vorderen und seitlichen Teile ebenfalls noch völlig knorpelig waren (s. Textabb. 174 auf S. 289 der genannten Arbeit aus 1915). Der Knochenteil des Gelenkstüekes ist also vergleichsweise auch hier noch recht klein.

An dem 11 cm langen Unterkiefer eines anderen Tieres war die Entwicklung etwas weiter gediehen: der *Processus retroarticularis* war sehr kräftig und die Verknöcherung hatte sich im Bereiche des Gelenkes weiter ausgedehnt, und zwar sowohl vorwärts wie nach den Seiten hin (s. Abb. 175 auf S. 289 a. a. O.). Der vordere Teil des Gelenkbereiches und die davor gelegenen Abschnitte waren noch völlig knorpelig und eine dicke Knorpelschicht überzog auch noch den im Bereiche des Gelenkes verknöcherten Teil.

Bei Unterkiefern von $15-15\frac{1}{4}$ cm Länge fand ich dann das *Os articulare* sehr groß: es erstreckte sich vorwärts über den ganzen Bereich des Gelenkes und noch weit darüber hinaus bis zum Spangenteile des MECKEL'schen Knorpels, wozu dann noch ein größeres verknöchertes, dem *Articulare* unmittelbar angeschlossenes und in dasselbe ohne Grenze übergehendes Stück des Spangenteiles selbst hinzukam. Ich habe diese Stufe in Textabb. 176, 177 und 178 meiner früheren Arbeit (1915, S. 289 und 290) und auch hier noch einmal (s. Abb. 1—3 auf S. 456 u. 457) abgebildet: sie betrifft die Unterkiefer der beiden oben erwähnten ganz großen Schädel (B und A) und ist bereits vorhin (S. 450 u. 451) besprochen worden, indem ich die Maße des Gelenkstüekes angegeben habe. Es ist also die ganze *Pars articularis* des

MECKEL'schen Knorpels verknöchert, die dicke Knorpelmasse, welche sich zuvor im Bereiche des Gelenkstüekes befand, ist in der Hauptsache verschwunden und von ihr nur ein sich durchaus in normalen, gewohnten Grenzen haltender Knorpelüberzug der Gelenkfläche selbst übrig geblieben. BAURS Angabe, daß das Articulare von einer starken Knorpelmasse überzogen sei (1889, S. 188), trifft in keiner Weise auf diese Stufe mehr zu. Es kann kein Zweifel sein, daß wir mit dieser Stufe, aber auch erst und nur mit ihr, ein völlig entwickeltes, ausgewachsenes *Os articulare* vor uns haben.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor: 1. daß bei *Chelone* und *Thalassochelys* das *Os articulare mandibulae* in caudooraler Richtung, von hinten nach vorne, entsteht, und zwar bei *Chelone mydas* aus dem Gelenkstüek und dem angrenzenden hintersten Abschnitte des Spangenteiles des MECKEL'schen Knorpels; 2. daß die Verknöchering spät beginnt (erst postembryonal), sehr langsam fortschreitet und erst bei ganz großen und alten Tieren ihren Abschluß erhält.

Ossa articularia von Tieren mittlerer Größe müssen daher vergleichsweise klein und mit entsprechend viel Knorpel vergesellschaftet sein; sie sind aber auch unvollständig und noch unfertig. Ihre wahre, endgültige Größe trifft man erst bei ganz großen, alten Tieren an, und die ist dann sehr bedeutend, ja ganz auffallend groß, wenigstens bei *Chelone mydas*.

Es ist also unrichtig, wenn BAUR (1889, S. 188) generell behauptet, das Articulare der Seeschildkröten sei „von geringer Mächtigkeit und von einer starken Knorpelmasse überzogen“: für *Chelone mydas* gilt dies ganz gewiß nicht. Bei diesem Tiere trifft man das, was BAUR behauptet, nur bei Tieren mittlerer Größe, also noch nicht ausgewachsenen Tieren, an: es ist also einfach eine Wachstumserscheinung, was BAUR hier für den endgültigen Zustand nimmt. Der wirklich endgültige Zustand wird erst sehr spät erreicht, ist dann aber auch von bedeutender Größe. Damit ist BAURS Angabe widerlegt und ebenso NICKS Bestätigung derselben (1912, S. 185).

Daß nach dem Mitgeteilten das *Os articulare* der *Chelone mydas* keine Unterlage liefert für die Annahme, es habe eine unter dem Einflusse des Meerlebens verursachte Vermehrung des Knorpels auf Kosten des Knochens stattgefunden, liegt auf der Hand und ist klar.

Die Verknöchering des Gelenkstüekes des MECKEL'schen Knorpels der Cheloniden beginnt also spät und schreitet sehr langsam und nur ganz allmählig fort: große Teile des Gelenkstüekes verharren demge-

mäß lange Zeit im Knorpelzustande. Wie ist das zu deuten? Vielleicht hat man darin eine Verzögerung des Entwicklungsprozesses, eine Hemmung der Entwicklungsgeschwindigkeit zu erblicken. Doch ist das nicht sicher. Es könnte ebensogut der Ausdruck eines normalen, nur langsam vor sich gehenden Wachstumsprozesses sein. Die schließlich erreichte außerordentliche Größe des Os articulare spricht nicht für eine Entwicklungshemmung. Andererseits fände die Tatsache, daß *Dermochelys* gar kein knöchernes Articulare hat (GERVAIS, 1872, S. 207; BAUR, 1889, S. 188; NICK, 1912, S. 66 und 176), unter der Voraussetzung einer Verwandtschaft dieses Tieres mit den Cheloniden, am einfachsten ihre Erklärung, wenn man annehmen könnte, daß eine bei den Cheloniden bereits eingeleitete Verzögerung der Verknöcherung bei *Dermochelys* bis zum Extrem getrieben sei, so daß die Verknöcherung nicht mehr bloß verzögert, sondern überhaupt ganz unterblieben wäre. Aber eben die Verzögerung bei *Chelone* ist m. E. nicht erwiesen und von einer Entwicklungshemmung vollends kann gar keine Rede sein. Und so erscheint mir bei der bedeutenden Größe des Articulares der *Chelone mydas* und dem völligen Fehlen dieses Knochens bei *Dermochelys* der Unterschied zwischen den beiden Formen viel größer, als gewöhnlich, wenigstens in neuerer Zeit, angenommen wird. Das Fehlen jeglicher verwandtschaftlicher Beziehungen zwischen beiden will ich damit nicht behauptet haben. Daß verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, darauf weisen gewisse Verhältnisse des Schädels hin; so vor allem die Anwesenheit der Intertrabecula der Sphenoidregion sowohl bei *Dermochelys* wie den Cheloniden, ein Skeletstück, das bisher nur von Eretmopoden und von keiner dromopoden Schildkröte bekannt geworden ist (vgl. darüber: FUCHS, 1910, 1912 [Verhdlg. der anatom. Gesellschaft] und 1915, S. 96—105; NICK, 1912, S. 199 und 203; VERSLUYS, 1914, S. 330 und 331). Aber die Verwandtschaft ist heute doch nur noch recht entfernt.

Ich füge nun noch folgende Maßangaben hinzu:

An dem etwa $14\frac{1}{3}$ cm langen Unterkiefer einer erwachsenen *Thalassochelys (Caretta) caretta* mit einer Schädellänge von $21\frac{1}{3}$ cm ist das Articulare etwa $3\frac{1}{3}$ cm lang; an dem knapp 12 cm langen Unterkiefer einer *Chelone imbricata* mit einer Schädellänge von knapp 18 cm Länge $2\frac{1}{2}$ cm lang und an der breitesten Stelle, das ist hinter der Gelenkfläche, etwa 1,4—1,5 cm breit. In beiden Fällen sind die vermutlich auf den Gelenkteilen des Supraangulare und Postoperculare (Goniale) vorhanden gewesenen Teile des Articulare nicht mehr er-

halten gewesen und also auch nicht mit in Rechnung gestellt worden. Dennoch kann man das Articulare nicht klein nennen, wenn es auch, besonders bei dem Exemplar von *Chelone imbricata*, vergleichsweise wesentlich kleiner ist als bei den beschriebenen größten und sicher ganz alten und ausgewachsenen Exemplaren der *Chelone mydas*. In diesem Sinne habe ich in meiner Arbeit über den Schädel der *Chelone imbricata* (1915, I. Teil, S. 288) das Articulare dieses Tieres, und zwar speziell des in Rede stehenden Unterkiefers, vergleichsweise klein genannt. Das ist also nur relativ gemeint gewesen, im Vergleiche zu den beschriebenen Verhältnissen der *Chelone mydas*. Absolut genommen, kann man auch bei diesen Tieren das *Os articulare mandibulae* nicht gerade klein nennen. Dazu kommt noch, daß, wie gesagt, die auf den Deckknochen *Supraangulare* und *Postoperculare* gelegenen Teile des *Articulare* fehlten, und daß die in Rede stehenden Schädel von *Thalassochelys* und *Chelone imbricata* nebst Unterkiefern, namentlich aber derjenige von *Imbricata*, wohl noch lange nicht ganz ausgewachsen waren, was aus einer Reihe von Merkmalen des Innenskelets des Schädels zu schließen ist, indem die Verknöcherung desselben noch lange nicht den Grad erreicht hat, welchen ich unten für die ganz großen *Chelone mydas*-Schädel beschreibe. Im wirklich ausgewachsenen Zustande dürften sich daher die Maße des *Articulare* der *Chelone imbricata* und der *Thalassochelys caretta* wohl noch höher, und zwar wesentlich höher stellen, als hier für die mir vorliegenden Exemplare angegeben.

Zum Schluß will ich noch einmal bei *Chelone mydas* die endgültigen Verhältnisse des *Os articulare* und seine Beziehungen zu den benachbarten Belegknochen *Supraangulare* und *Postoperculare* beschreiben, und zwar sowohl wegen der Wichtigkeit, welche dieselben m. E. haben, wie auch deshalb, weil, wie ich inzwischen festgestellt habe, der zweite mir vorliegende Unterkiefer von $15\frac{1}{4}$ cm Länge — er gehört dem oben erwähnten ganz großen Schädel B an — diese Dinge noch deutlicher erkennen läßt als der in meiner genannten Arbeit über den Schädel der *Chelone imbricata* (1915, Teil I, S. 289 u. 290) abgebildete¹⁾.

1) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß in der Beschriftung der hier in Betracht kommenden-Textabb. 177 auf S. 290 meiner in Rede stehenden Arbeit über den Schädel der *Chelone imbricata* (1915, I. Teil) ein Druckfehler stehen geblieben ist, welchen ich hiermit berichtige. Dort steht zu lesen: Stelle der *Synostose* zwischen *Supraangulare* und *Dentale*; es muß aber heißen: Stelle der *Synostose* zwischen *Supraangulare* und *Articulare*. Es ist also an Stelle des Wortes *Dentale* das Wort *Articulare* zu setzen.

Ich verweise auf die nebenstehenden Abbildungen 1, 2 und 3. Diese zeigen die Abbildungen des größten Teiles der hinteren Hälfte des Unterkiefers einer sehr großen *Chelone mydas* mit einer Schädel­länge von 26 cm, nämlich des erwähnten Schädels B, in etwa $\frac{5}{6}$ der natürlichen Größe und in oberer (1), medialer (2) und lateraler (3) Ansicht. Es ist der $15\frac{1}{4}$ cm lange Unterkiefer, von welchem ich oben die Maße des Articulare angegeben habe.

Wie ich früher gezeigt und abgebildet habe (1915, Textabb. 172 a—c, S. 287), besitzt das Gelenkstück des MECKEL'schen Knorpels zwei seitliche Knorpelplatten,

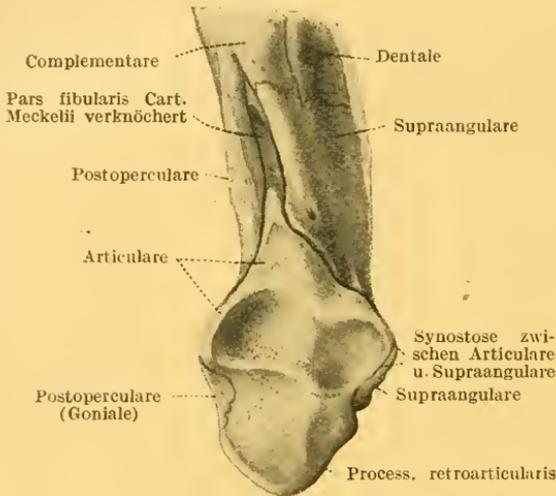


Abb. 1.

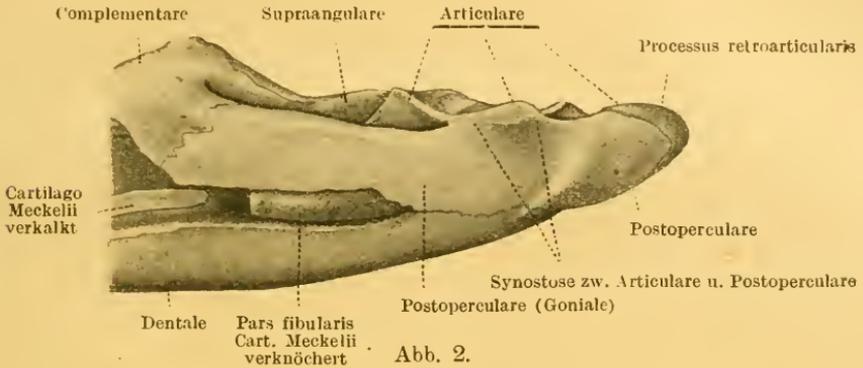
Abb. 1, 2 u. 3. Hinterer Teil des Unterkiefers einer *Chelone mydas* in natürlicher Größe; 1 in oberer (dorsaler), 2 und 3 in seitlicher Ansicht, 2 in medialer Ansicht (von innen), 3 in lateraler (von außen). Unterkieferlänge: $15\frac{1}{4}$ cm, Schädel­länge: 26 cm. Die 3 Abbildungen haben $\frac{5}{6}$ natürliche Größe.

die eine mediale kleine und eine laterale große, welche auf den benachbarten, im Bereiche des Kiefergelenkes oben plattenförmig verbreiterten Deckknochen, medial also dem Postoperculare (Goniale), lateral dem Supraangulare, liegen und mit denselben im Verlaufe der Entwicklung verschmelzen. Streng genommen kann man also nicht sagen, die beiden genannten Deckknochen beteiligten sich an der Bildung des Gelenkes; das tun sie nicht: sie bilden nur je die Unterlage und Stütze der betreffenden seitlichen Knorpelplatte des Gelenkstü­ckes des MECKEL'schen Knorpels, und das Gelenk wird ausschließlich folgendermaßen gebildet: embryonal vom Gelenkteile des Palatoquadratum und dem Gelenkstü­ckes des MECKEL'schen Knorpels, später, im definitiven Zustand, allein vom Quadratum und Articulare bzw. deren Knorpelüberzügen.

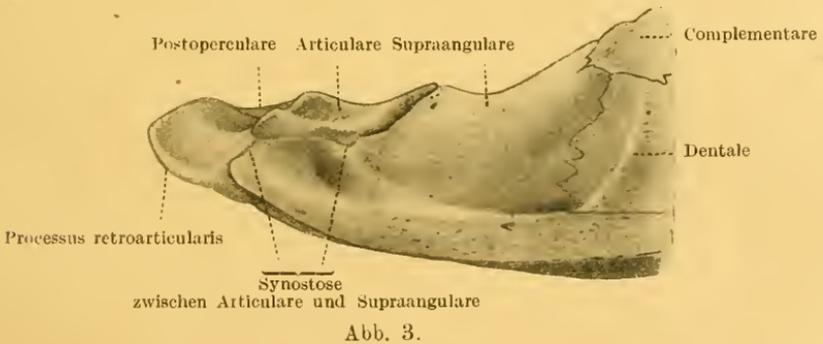
Im völlig erwachsenen Zustande sind nun die beiden seitlichen Knorpelplatten des Articulare in der Tiefe, d. h. in ihrer der Gelenkspalte abgekehrten und den genannten Deckknochen zugekehrten

Knorpelplatten, eine mediale kleine und eine laterale große, welche auf den benachbarten, im Bereiche des Kiefergelenkes oben plattenförmig verbreiterten Deckknochen, medial also dem Postoperculare (Goniale), lateral dem Supraangulare, liegen und mit denselben im Verlaufe der Entwicklung verschmelzen. Streng genommen kann man also nicht sagen, die beiden genannten Deckknochen beteiligten sich an der Bildung des Gelenkes; das tun sie nicht: sie

Schicht, verknöchert; und diese, also dem Articulare angehörige, allerdings dünne Knochenschicht, welche oben gemeinsam mit dem Hauptteile des Gelenkabschnittes des Articulare von einer normal dicken Knorpelschicht überzogen wird, ist in Synostose mit den Deckknochen (dem Supraangulare lateral, dem Postoperculare medial).



Das Ergebnis dieser Vorgänge zeigen nur die Unterkiefer ganz alter Tiere, weshalb, so viel mir bekannt, bis zu meiner Arbeit über den Schädel der *Chelone imbricata* (1915) auf diese wichtigen Ver-



hältnisse noch niemals aufmerksam gemacht worden ist. In meinem Material ist es nur an den Unterkiefern der beiden ganz großen *Chelone mydas*-Schädel von 26 cm Länge zu sehen, und zwar am besten am Unterkiefer des Schädels B. Auf diesen vornehmlich bezieht sich die folgende Beschreibung.

In den Abbildungen 1, 2 und 3 (S. 456 u. 457) sind die betreffenden Verhältnisse dargestellt, und zwar in $\frac{5}{6}$ natürlicher Größe.

In der Ansicht von oben (Abb. 1) sieht man das Os articulare in ganzer Länge nebst dem sich vorn anschließenden verknöcherten Stücke des Spangenteiles des MECKEL'schen Knorpels; zu beiden Seiten von ihnen je einen Deckknochen: medial (innen) das Postoperculare (Goniale, GAUPP), lateral (außen) das Supraangulare. Das Articulare besitzt hinten einen wohlentwickelten großen Processus retroarticularis mit eigentümlich und charakteristisch gekrümmter und gekielter Oberfläche, vorn eine aufwärts vorspringende Spitze, vor welcher eine leicht abgestumpfte Kante zum verknöcherten Abschnitte des Spangenteiles des MECKEL'schen Knorpels abfällt, und zwischen Spitzenteil und Processus retroarticularis den mit der Gelenkfläche versehenen, den breitesten Teil des ganzen Knochens darstellenden Gelenkteil. Die Gelenkfläche hat zwei nebeneinander gelegene Gruben (Gelenkgruben, Fossae articulares), eine mediale und eine laterale; zwischen beiden eine etwas schräg von vorn nach hinten verlaufende Leiste (Führungslinie). Die laterale Grube ist am kleinsten, die mediale am größten und liegt etwas weiter vorn als die laterale. Eine gemeinsame Knorpelschicht von angemessener normaler Dicke — sie ist am mazerierten Schädel etwa 1 mm dick — überzieht die beiden Gruben und die Leiste, die Form der Gelenkfläche genau wiederholend. Es ist der einzige Knorpel, welcher jetzt noch im Gebiete des ganzen Articulare vorhanden ist, der einzige Rest des Gelenkstüekes des MECKEL'schen Knorpels und also eine ganz normale Erscheinung. Von einer dicken Knorpelmasse, welche in abnormer Weise das Articulare überzöge, wie es nach BAUR (1889, S. 188) sein sollte, ist gar keine Rede. Nach Entfernung des Knorpels kommt eine zumeist rauhe Knochenoberfläche zum Vorschein, wie eben Knochenflächen zu sein pflegen, welche innig mit Knorpel verbunden gewesen sind, dagegen, an ganz unversehrten Stücken, keine die beiden Fossae articulares durchquerenden Nähte; ein Beweis, daß die ganze knöcherne Unterlage des Gelenkknorpels dem Articulare angehört, auch da, wo Supraangulare und Postoperculare, durch die erwähnten plattenförmigen Verbreiterungen, Stützen des Gelenkes und des Gelenkknorpels liefern. Bei der sehr geringen Dicke dieser auf den Platten des Supraangulare und Postoperculare liegenden Knochenschicht des Articulare ist es allerdings die Regel, daß die Schicht bei der Mazeration einreißt, und zwar entsprechend und entlang den Innenrändern der das Gelenk stützenden Platten des Supraangulare und Postoperculare, und nun je eine die betreffende Fossa articularis in der Richtung von vorn nach hinten

durchquerende Naht zwischen dem Körper des Articulare und dem entsprechenden Deckknochen vorgetäuscht wird, so wie es am Unterkiefer des Schädels A zu sehen ist und ich es früher (1915, in Textabb. 176 auf S. 289), das Verhältnis zwischen Articulare und Supraangulare betreffend, abgebildet habe. Das Nähere darüber ist meinen früheren Angaben zu entnehmen (1915, S. 289—211). — Da die Gelenkfläche des Articulare nicht überall den lateralen (äußeren) Rand erreicht, sieht man eine Strecke weit neben ihr den oberen Rand des Supraangulare und zwischen beiden eine eben angedeutete Rinne, keine Naht mehr, sondern den Rest einer früheren Naht: einen Teil der Stelle der Synostose der beiden heterogenen Knochen, des Knorpel- oder Ersatzknochens Articulare und des Bindegewebs- oder Deckknochens Supraangulare. Auf der medialen Seite (in der Abbildung links) kommt hinter der Gelenkfläche, zwischen ihr und dem Processus retroarticularis, ein Teil der Oberfläche des Postoperculare halbmondförmig zum Vorschein.

Die mediale Ansicht (Abb. 2) zeigt von den Deckknochen das Complementare (Coronoid), Angulare, Postoperculare (Goniale) und Teile des Supraangulare; daneben Teile des Articulare, namentlich den Spitzenteil und den Processus retroarticularis, sowie den verknöcherten Teil der Pars fibularis des MECKEL'schen Knorpels und noch ein davor gelegenes verkalktes Stück derselben. Im Postoperculare (Goniale) ist kein Loch für die Chorda tympani vorhanden (auch im Articulare nicht), vielleicht oder offenbar weil dieser Nerv fehlt¹⁾. — Besonders wichtig ist das Verhältnis zwischen Postoperculare und Articulare: vorn, im Bereiche des Spitzenteils des Articulare, durch eine tiefe Naht voneinander getrennt, verschmelzen beide im Bereiche der Gelenkgrube auf einer größeren Strecke miteinander; die mediale Gelenk-

1) Für *Chelone imbricata* habe ich nachgewiesen, daß die Chorda tympani fehlt (1915, S. 83 u. 308). *Imbricata* hat keine Paukensaite. Ob dies auch bei *Chelone mydas* der Fall ist, weiß ich nicht, da mir das Material zur Prüfung dieser Frage fehlt. Doch vermute ich es. Nach NICK (1912, S. 168, Fußnote) allerdings wäre der Nerv bei *Mydas* vorhanden und läge eine Strecke weit in einem Kanale des Postoperculare (Goniale). GAUPE jedoch sagt (1911, S. 110), er sei über das Verhalten dieses Nerven bei *Chelone viridis* (das ist *mydas*) nicht zur Klarheit gekommen. Offenbar hat er auch nichts davon gesehen, so wie ich bei *Imbricata*. Jedenfalls finde ich bei *Mydas* am Unterkiefer kein Loch für den Eintritt des Nerven, weder am Articulare, noch am Postoperculare (Goniale). Bei *Imbricata*, bei welcher der Nerv bestimmt fehlt, fehlt natürlich auch das übliche Unterkieferloch desselben.

platte des Articulare und das Postoperculare sind hier also in Synostose, und zwar derart, daß eine an der Oberfläche verlaufende seichte Rinne, als Rest der ehemals auch hier vorhanden gewesenen Naht, die Grenze zwischen beiden Knochen angibt.

Die laterale Ansicht (Abb. 3) zeigt das Supraangulare mit mehreren Nervenlöchern für Hautzweige des dritten Trigeminusastes, das Complementare, das Dentale sowie das Articulare mit Spitzenteil, Processus retroarticularis und Gelenkteil. Der Spitzenteil und der Processus retroarticularis sind durch Naht vom Supraangulare getrennt: dagegen besteht im Bereiche des Gelenkes Verschmelzung des Articulare und Supraangulare: die laterale Gelenkplatte des Articulare ist mit dem Supraangulare in Synostose; und auch hier ist an manchen Stellen durch eine seichte Rinne an der Oberfläche die Grenze zwischen den beiden Knochen erkennbar.

Das über das Os articulare mandibulae der *Chelone mydas* Gesagte zusammenfassend, hebe ich folgende Punkte als besonders wichtig hervor:

1. Das Os articulare mandibulae, hervorgegangen durch primäre Verknöcherung aus der Pars articularis cartilaginis Meckelii, ist im endgültigen Zustande sehr groß.

2. Der endgültige Zustand und die endgültige Größe werden sehr spät, erst an ganz alten Unterkiefern wirklich ausgewachsener Tiere erreicht, da der Verknöcherungsprozeß ganz langsam vor sich geht.

3. Die Verknöcherung des Gelenkstüekes des MECKEL'schen Knorpels beginnt relativ spät, beim jungen Tiere, und zwar hinter dem Gelenke, im Bereiche des späteren Processus retroarticularis, und schreitet von hier ganz allmählich nach vorn fort, im gleichen Maße des Fortschreitens den Knorpel der Pars articularis des MECKEL'schen Knorpels zerstörend. Sie erstreckt sich bis in die Pars fibularis des MECKEL'schen Knorpels hinein.

4. Im endgültigen Zustande ist als Rest der Pars articularis des MECKEL'schen Knorpels nur noch ein Knorpelüberzug der Gelenkfläche vorhanden, welcher als ganz normale Erscheinung zu gelten hat.

5. An nicht völlig ausgewachsenen Unterkiefern muß vorhanden sein und ist vorhanden eine dem Grad der Unvollständigkeit der Verknöcherung entsprechend große Masse Knorpel, als noch nicht verknöchertes Teil der Pars articularis des MECKEL'schen Knorpels.

6. Ist im Bereiche des Gelenkstüekes außer dem normalen Gelenküberzug noch Knorpel vorhanden, so ist das ein sicheres Zeichen,

daß die Verknöcherung noch nicht beendet und der Unterkiefer noch nicht völlig ausgewachsen ist.

7. Das Articulare, ein primordialer Knochen, verbindet sich im Bereiche des Gelenkes, insbesondere der beiden Gelenkgruben, synostotisch mit zwei Deckknochen, und zwar medial (innen) mit dem Postoperculare (Goniale), lateral (außen) mit dem Supraangulare. Die Synostose kommt sehr spät zustande und findet sich erst an Unterkiefern ganz alter Tiere vor.

8. Die Synostose betrifft zwei seitliche, auf platten- und pfannenförmigen Verbreiterungen der genannten Deckknochen liegende, in der Tiefe verknöcherte Knorpelplatten des Articulare.

9. Das Kiefergelenk wird, soweit der Unterkiefer in Betracht kommt, allein vom Articulare gebildet, ungeachtet der Unterstützung, welche die seitlichen Platten des Articulare vom Supraangulare und Postoperculare erhalten.

10. Die lateralseitliche, auf dem Supraangulare liegende Knorpelplatte des Gelenkstüekes entsteht, wie ich früher (1915, S. 286—288) gezeigt habe, ontogenetisch sekundär und später als die Pars articularis cartilaginis Meckelii im engeren Sinne, d. h. als der Körper des Gelenkstüekes.

Ich füge nun noch folgende Bemerkung hinzu:

Von besonderer Bedeutung in vergleichend anatomischer Hinsicht ist m. E. die Synostose zwischen der lateralen Knorpelplatte des Gelenkstüekes und dem Supraangulare: denken wir uns an der Stelle des Supraangulare das Dentale, und zwar mit dem hinteren Teile seines aufsteigenden Fortsatzes, in diesem Verhältnisse zum Articulare, nämlich demjenigen der Synostose, so wäre damit ein Zustand gegeben, welcher zum morphologischen Ausgangspunkt gewisser Verhältnisse des Säugerunterkiefers genommen werden könnte, worüber ich das Nähere früher (1915, S. 291 u. 292 sowie 297—314) ausgeführt habe, auf welches ich hiermit verweise.

II. *Condylus occipitalis*. BAUR hat (1889, S. 189) angegeben, der *Condylus occipitalis* der Seeschildkröten sei „von einer sehr mächtigen Knorpelschicht umgeben“. Auch dies soll ein Zeichen naher Verwandtschaft zwischen *Dermochelys* und *Chelonidae* sein, da bei *Dermochelys* der *Condylus occipitalis* knorpelig ist (BAUR 1889, S. 188). BAUR fügt (S. 189) hinzu, die knöchernen Flächen des *Condylus* der Seeschildkröten seien aber noch nicht rauh wie bei *Dermochelys*.

Ich habe dagegen das gleiche zu sagen wie beim *Os articulare mandibulae*: auf wirklich ausgewachsene Tiere, also den endgültigen Zustand, trifft BAURS Behauptung nicht zu: im endgültigen Zustande findet man im Bereiche des *Condylus occipitalis* Knorpel nur noch als normalen Knorpelüberzug der Gelenkfläche. BAURS Behauptung gilt nur für den *Condylus* nicht ausgewachsener Tiere, bei welchen die Verknöcherung noch nicht beendet ist.

Auch NICKS Bemerkung (1912, S. 185): „bei *Chelonia* findet sich ein nicht unerheblicher Knorpelüberzug über dem *Condylus occipitalis*“, ist nur richtig, wenn sie auf noch nicht ausgewachsene Tiere und nicht den endgültigen Zustand angewandt wird. Und ebenso wenig wie das *Os articulare mandibulae* liefert der *Condylus occipitalis*, wenigstens der *Chelone mydas*, einen Beweis für die von NICK gemachte Annahme, daß unter dem Einflusse des Meerlebens eine Vermehrung des Knorpels auf Kosten des Knochens stattgefunden habe.

Am besten orientiert man sich auch hier durch das Studium der Entwicklung.

Bevor ich indessen auf diese eingehe, will ich kurz das Bild der typischen dreilappigen Stufe des *Condylus* und dann eingehend den endgültigen Zustand beschreiben.

Den endgültigen Zustand trifft man nur bei ganz alten bzw. sehr großen, wirklich ausgewachsenen Individuen an; in meinem Materiale mit Bestimmtheit nur an den beiden ganz großen *Chelone mydas*-Schädeln von 26 cm Länge (Schädel A u. B). Der eine (B) zeigt noch den Knorpelüberzug, der andere (A) nicht mehr, da derselbe bei der Mazeration entfernt worden ist. Dies hat den Vorzug, daß die knöchernen Flächen des *Condylus* zu sehen sind. Beide Schädel ergänzen sich also aufs beste.

So weit nichts anderes besonders hervorgehoben wird, beziehen sich die folgenden Angaben auf *Chelone mydas*.

Das typische, in der Regel und oft dargestellte Bild des dreilappigen *Condylus* findet man an Schädeln mittlerer Größe. Abb. 4 (man vergl. auch die Abb. 20 u. 21 auf S. 472 u. 473) zeigt dasselbe von einem *Chelone mydas*-Schädel mit einer Länge von $17\frac{1}{2}$ cm in kaudaler Ansicht und natürlicher Größe: es ist der charakteristische *Condylus tripartitus*, bestehend aus drei, einander annähernd gleichgroßen Teilen: einem basioccipitalen (*Pars basioccipitalis condyli*) und zwei exoccipitalen (*Partes exoccipitales condyli*); jener liegt unten (ventral) in der Mitte, diese oben (dorsal) seitlich. Die drei Teile bilden zusammen

ein einheitliches Ganzes, mit einem längeren, etwas konkav ausgeschweiften oberen Rande, einem ganz kurzen unteren Rande und zwei wieder längeren Seitenrändern; sie sind durch Nähte miteinander verbunden, welche alle von einem Punkte ausgehen, der etwas unterhalb des oberen Randes auf der Medianebene liegt; einer medianen Naht, welche senkrecht zum oberen Rande läuft und die beiden exoccipitalen Condylusteile voneinander trennt (bzw. miteinander verbindet), und zwei seitlichen Nähten, welche schräg abwärts (seitwärts nach unten außen) verlaufen und den basioccipitalen Teil von den beiden exoccipitalen Teilen des Gelenkhöckers trennen. Die drei Nähte bilden

Abb. 4.

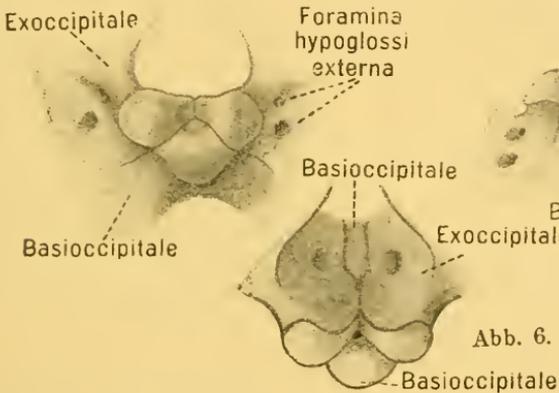


Abb. 5.

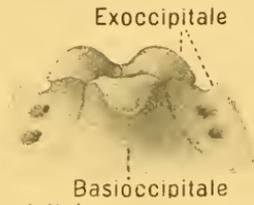


Abb. 6.

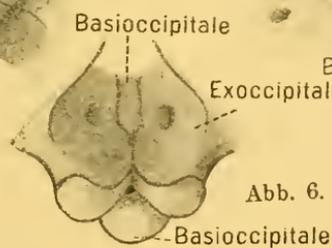


Abb. 4, 5 u. 6. Der Condylus occipitalis eines 17 $\frac{1}{2}$ cm langen Chelone-mydas-Schädels; 4 in kaudaler, 5 in basaler, 6 in dorsaler Ansicht. Natürl. Größe.

zusammen die Figur eines umgekehrten Y. Ihr Treffpunkt liegt in einer Grube, welche der Foveola media des BOJANUS (1819/21, S. 27) entspricht und von einem Fortsatze der über die Condylusgelenkfläche ausgebreiteten, auf dieser Stufe noch ansehnlich dicken Knorpelmasse ausgefüllt ist. Die drei Höcker sind rückwärts stark konvex, und zwar die beiden exoccipitalen hauptsächlich in querer (transversaler), der basioccipitale in senkrechter (dorsoventraler) Richtung. Besonders ist noch das Verhalten der Gelenkflächen anzuführen: diejenigen der beiden exoccipitalen Condylusteile sind in ihrem lateralen Abschnitt nicht nur rückwärts, sondern zugleich etwas schräg nach außen und vorwärts gekehrt, und diejenige des basioccipitalen Höckers setzt sich auf der Unterfläche des Condylus fort und erstreckt sich hier mehrere Millimeter (an dem in Rede stehenden Schädel etwa 4 mm) vorwärts

gegen das Collum condyli hin (Abb. 5); ich nenne diesen Teil der Gelenkfläche Pars inferior der Gelenkfläche der Pars basioccipitalis des Condylus oder der Pars condyloidea des Basioccipitale. Diese Pars inferior faciei articularis, welche, wie ich noch dartun werde, an jüngeren Schädeln überhaupt noch nicht vorhanden ist und sich erst allmählich ausbildet, um erst an ganz großen, wirklich ausgewachsenen Schädeln ihre endgültige Beschaffenheit zu erlangen, ist an dem in Rede stehenden Schädel von $17\frac{1}{2}$ cm Länge, im Vergleich zum definitiven Zustande, etwa zur Hälfte entwickelt und erstreckt sich bereits etwas weiter nach vorn als die schräg nach außen und vorwärts gerichteten Teile der exoccipitalen Gelenkflächen. — Als ein weiteres auffälliges Merkmal ist zu erwähnen, daß der basioccipitale Höcker des Gelenkkopfes kaudalwärts nicht ganz so weit zurückreicht wie die beiden exoccipitalen Höcker. Zwar ist der Unterschied in der kaudalen Erstreckung nur gering, aber doch deutlich erkennbar: am vorliegenden Schädel etwa $1-1\frac{1}{2}$ mm, um welche die beiden exoccipitalen Höcker weiter kaudalwärts reichen als der basioccipitale Höcker. Die Ansicht von oben (Abb. 6) läßt erkennen, daß die beiden Exoccipitalia, vom oberen Rande der Gelenkfläche an, sich auf eine Strecke von einigen (etwa 4) Millimetern mit ihren Partes condyloideae aneinander legen, weiter vorn dann aber auseinander weichen und, im Bereiche der Foramina hypoglossi interna, das Basioccipitale, in einer Breite bis zu 4 mm, keilförmig zwischen sich fassen. Das Basioccipitale wird auf diese Weise von der Beteiligung an der Bildung des Foramen occipitale magnum ausgeschlossen. — Das letztere scheint die Regel zu sein. Doch kommen nicht selten Ausnahmen davon vor. Ich komme darauf zurück. — Nun noch ein Wort über den Knorpel und die Nähte! Alle Nähte sind auf dieser Stufe im ganzen Bereiche des Condylus gut erhalten und zu sehen, der Knorpel ist bis auf einen Überzug der Gelenkfläche, mit gleichzeitiger Ausfüllung der Fovea media, durch Knochen verdrängt, aber er hat, wenn auch keine bedeutende Mächtigkeit mehr, so doch noch eine ganz ansehnliche Dicke. Die Ursache dieser Erscheinung liegt aber ausschließlich darin, daß der Condylus (wie überhaupt der ganze Schädel) eben noch nicht ausgewachsen ist. Es ist also eine ganz normale Erscheinung: eine Erscheinung des Wachstums.

Ich komme nun zur Beschreibung des Condylus occipitalis der beiden ganz großen Schädel (A und B) von 26 cm Länge und verweise auf Abb. 7 u. 8. Soweit nichts anderes besonders erwähnt

wird, bezieht sich das, was ich sage, auf den Schädel A, welcher im ganzen sicher völlig ausgewachsen ist. An B ist der Knorpelüberzug der Gelenkfläche erhalten, an A nicht mehr.

Auch an solch großen und alten Schädeln kommt die dreilappige Form des Condylus noch zur Geltung, jedoch unter verändertem Bilde: es fehlt fast jegliche Nahtspur; der Condylus erscheint völlig einheitlich. Das Eine läßt sich aber mit Sicherheit feststellen, daß auch hier das Basioccipitale, in der vorhin angegebenen Weise, von der Beteiligung an der Bildung des Foramen magnum ausgeschlossen ist: geringe Nahtreste auf der dorsalen oder cerebralen Oberfläche des Condylus beweisen das an A mit Sicherheit, und an B sind hier die Nähte noch so weit erhalten, daß das Verhalten des Basioccipitale ohne weiteres zu erkennen ist. Die Nähte fehlen vollständig und ohne jede

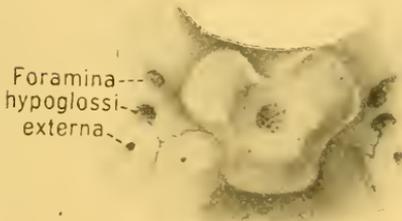


Abb. 7.



Abb. 8.

Abb. 7 u. 8. Der Condylus occipitalis eines 26 cm langen *Chelone-mydas*-Schädels; 7 in kaudaler, 8 in basaler (unterer) Ansicht. Natürl. Größe.

Spur auf der Gelenkfläche und an den Seiten des eigentlichen Gelenkkopfes: erst vom Collum condyli an vorwärts sind sie wieder sichtbar, und zwar bei B alle drei Nähte, lateral jederseits die zwischen Pars condyloidea basioccipitalis und Pars condyloidea exoccipitalis, dorsal die zwischen den beiden Partes condyloideae exoccipitales, bei A nur die beiden seitlichen, die dorsale dagegen nicht: von dieser ist zwischen Collum condyli und Basioccipitale als letzter Rest nur eine winzig kleine Vertiefung zwischen den beiden Partes condyloideae exoccipitales übrig geblieben.

Die Fovea media ist groß, schärfer begrenzt als an mittelgroßen Schädeln, wenngleich ihr Rand ringsum etwas abgerundet ist, und hat in der Tiefe eine raue Stelle, welche der embryonalen Eintrittsstelle der Chorda dorsalis in die Schädelbasis entsprechen dürfte und später der Befestigung des (nach C. K. HOFFMANN, 1890, S. 32) zwischen

dem vorderen abgerundeten Ende des Processus odontoides des Epistropheus (Os odontoideum Epistrophei, BOJANUS, 1819/21, S. 27; SIEBENROCK, 1897, S. 5) und dem Gelenkkopfe des Hinterhauptsbeines ausgespannten zylindrischen Stranges, d. i. des Ligamentum suspensorium Epistrophei, dient; wie denn schon BOJANUS (1819/21, S. 27, Ziffer 9) sagt: „Processus condyloideus occipitis; trinodis; foveola media exstructus, cui ligamentum ossis odontoidei ad occiput affigitur.“

Jenseits des Randes der Grube sind die Gelenkflächen der exoccipitalen Höcker schräg seitlich und vorwärts gerichtet bis zum Collum condyli; diejenige des basioccipitalen Höckers liegt — s. Abb. 8! — eigentlich ganz auf der Unterseite des Condylus, insbesondere der Pars condyloidea basioccipitalis, fast ganz horizontal, und erstreckt sich in caudooraler Richtung vorwärts, bei einer Länge von beiläufig 11 mm; sie reicht wesentlich weiter vorwärts als die exoccipitalen Gelenkflächen; und da das Collum condyli auch vor ihr vorbeiläuft, so hat dieses also einen schrägen Verlauf, ist mit seiner Ebene schräg gestellt, von dorsal caudal nach ventral oral.

Am oberen Rande grenzt ein medianer Einschnitt die beiden exoccipitalen Condylusteile gegeneinander ab, jederseits ein Einschnitt am seitlichen Rande etwas unterhalb der Mitte den basioccipitalen gegen die exoccipitalen Gelenkteile.

Wie B zeigt, überzieht ein gemeinsamer Knorpel von der normalen Dicke eines Gelenkflächenüberzuges die Fovea media, dieselbe ausfüllend, sowie die Gelenkflächen der drei den Gelenkkopf bildenden Höcker. Entsprechend den soeben beschriebenen Randeinschnitten hat auch dieser Knorpel drei Einschnitte, so daß er deutlich dreilappig ist: von einer zentralen Masse gehen drei flügelartige Fortsätze aus, zwei seitliche und ein unterer.

Es ist besonders hervorzuheben, daß dieser durchaus nicht etwa abnorm dicke Knorpelüberzug der Gelenkfläche der einzige Knorpel ist, welcher im ganzen Bereiche des Condylus vorkommt. Wir haben es hier also mit einer ganz normalen Erscheinung zu tun. Von irgendwelcher auffallenden Vermehrung des Knorpels, und gar auf Kosten des Knochengewebes, kann gar keine Rede sein. BAURS oben angeführte Angabe, der Condylus occipitalis der Seeschildkröten sei „von einer sehr mächtigen Knorpelschicht umgeben“, trifft in keiner Weise auf diesen großen, erwachsenen Schädel zu. Wie gesagt: es befindet sich kein anderer Knorpel am ganzen Condylus wie der ganz normal dicke Knorpelüberzug der Gelenkfläche, so wie es bei pri-

mordialen Gelenken die Regel ist und also auch sonst allenthalben vorkommt.

Ist der Knorpel entfernt, wie am Schädel A, so zeigt sich am entblößten Knochen das typische Bild der leicht rauhen Knorpelansatzfläche.

Indem der Knorpel die Fovea media derart ausfüllt, daß am trockenen Schädel ihre Stelle nur als kleine Grube erscheint, wird der Condylus als Ganzes einheitlich gestaltet und, trotz der drei Flügel, die er hat und unter allen Umständen beibehält, zu einem einheitlichen, in doppelter, und zwar dorsoventraler wie transversaler Richtung convexen Gelenkkopfe, mit allerdings verschiedenem Krümmungsradius, geformt: der Krümmungsradius in dorsoventraler Richtung ist kleiner als derjenige in transversaler Richtung. Auch hat jeder der beiden Radien nicht überall die gleiche Größe: so ist z. B. der dorsoventrale Krümmungsradius im ventralen Teile kleiner als im dorsalen.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß an alten Schädeln, wenn man vom Bereiche der Fovea media absieht, die Gelenkflächen der beiden exoccipitalen Höcker in der Hauptsache schräg seitlich und vorwärts gerichtet sind, also nicht rein kaudalwärts schauen, sondern schräg nach hinten und außen, und die Gelenkfläche des basioccipitalen Höckers in der Hauptsache abwärts oder abwärts und zugleich etwas nach hinten (kaudalwärts), sowie daß die basioccipitale Gelenkfläche sich weiter vorwärts erstreckt und ausdehnt als die Gelenkflächen der exoccipitalen Höcker.

Schließlich ist noch zu bemerken, daß an dem einen der beiden ganz großen Schädel, nämlich an A, also gerade an dem mit bereits vollständig synostosierten Condylusnähten, d. h. einem Schädel mit sicher ausgewachsenem Condylus, der basioccipitale Höcker des Gelenkkopfes nicht ganz so weit kaudalwärts zurückreicht wie die beiden exoccipitalen Höcker. Da es sich, wie gesagt, hier zweifellos um ein völlig ausgewachsenes Tier handelt, wenigstens was den Condylus occipitalis betrifft, so ist damit bewiesen, daß diese Erscheinung bei *Chelone mydas* als endgültiger Zustand, als Dauerzustand, vorkommen kann und vorkommt. Ob nur ausnahmsweise oder als Regel, könnte nur an einer größeren Reihe ganz alter Schädel entschieden werden. — Am Schädel B ist die kaudale Erstreckung des basioccipitalen Höckers des Gelenkkopfes die gleiche wie diejenige der beiden exoccipitalen Höcker.

Ich komme nun noch einmal auf den Gelenkkopf von Schädeln mittlerer Größe, also etwa wie des zuerst beschriebenen, zurück, um

etliches nachzutragen, was ich an einigen weiteren Schädeln gefunden habe.

An zwei Schädeln von 16,4 und 16,9 cm Länge (Abb. 9—11) berühren sich die exoccipitalen Condylushöcker dorsal in der Medianlinie noch nicht und sind hier noch nicht in Nahtverbindung, sondern es klafft ein von Knorpel ausgefüllter Spalt zwischen ihnen, welcher an dem kleinsten der beiden Schädel vorn etwa 2,2, hinten 4 mm breit, an dem größten dagegen im ganzen bereits etwas enger ist, indem sich an demselben die Exoccipitalia, insbesondere ihre Gelenkhöcker, durch medianwärts gerichtete Ausdehnung im Knorpel, bereits etwas mehr einander genähert haben. Man hat den Eindruck: wäre die Entwicklung nicht durch den Tod des Tieres unterbrochen worden, so würde das Basioccipitale höchstwahrscheinlich von der Beteiligung

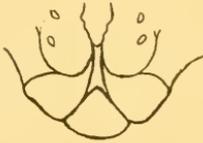


Abb. 9.



Abb. 10.



Abb. 11.

Abb. 9, 10 u. 11. Umrisse des Condylus occipitalis eines 16,4 cm langen *Chelone-mydas*-Schädels; 9 in dorsaler (oberer), 10 in kaudaler (hinterer), 11 in seitlicher (lateral) Ansicht. Natürl. Größe.

an der Bildung des definitiven Foramen occipitale magnum ausgeschlossen worden sein. — Die Pars inferior der Facies articularis des basioccipitalen Höckers ist erst angedeutet und noch wenig entwickelt; der basioccipitale Gelenkhöcker reicht noch nicht so weit kaudalwärts zurück wie die exoccipitalen Höcker. Man erkennt also durch Vergleichung verschieden großer und alter Schädel, daß die Pars inferior der Facies articularis des basioccipitalen Höckers erst allmählich entsteht, und zwar offenbar mit dem Vorwachsen und der Ausbreitung des basioccipitalen Höckers in kaudaler Richtung. — Der ganze Condylus ist auf seiner Gelenkseite mit einer dicken Knorpelmasse bedeckt. Einen Teil dieser Knorpelmasse bildet der erwähnte, dorsal zwischen den beiden exoccipitalen Höckern sich vorwärts erstreckende Knorpel. Das Wachstum der benachbarten Knochen erfolgt auf Kosten dieser einheitlichen Knorpelmasse, welche einen Rest der Basalplatte des Chondrokraniums bildet.

Bemerkenswertes bieten auch zwei bereits etwas größere Schädel von 21—22 cm Länge. Der eine ist genau 21,4 cm lang; von dem anderen kann ich das Längenmaß nicht ganz genau angeben, da die Spina occipitalis verstümmelt und nicht in ganzer Länge erhalten ist. — Abb. 12 und 13 kommen hier in Betracht.

Der 21,4 cm lange Schädel zeigt die Nähte im Bereiche des Condylus noch völlig erhalten, der andere dagegen bereits stellenweise verstrichen und durch Synostose ausgemerzt. Bei dem ersten, also demjenigen mit den noch erhaltenen Nähten, berühren sich die beiden exoccipitalen Condylushöcker dorsal nicht und sind hier nicht durch Naht miteinander verbunden, sondern durch eine dem Basisoccipitale, und zwar seinem Gelenkhöcker angehörige, bis zur kaudalen Fläche des Condylus reichende, hinten, im Bereiche des Condylus, etwa 3,

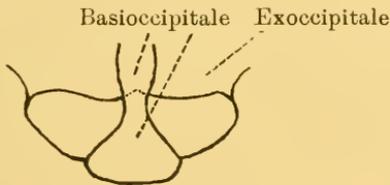


Abb. 12.

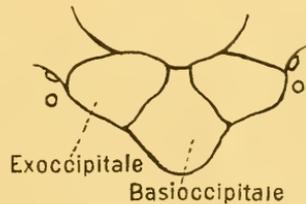


Abb. 13.

Abb. 12 u. 13. Umriss des Condylus occipitalis eines 21,4 cm langen *Chelone mydas*-Schädels; 12 in dorsokaudaler, 13 in kaudaler Ansicht. Natürliche Größe.

vorn, im Bereiche des Collum, etwa 5 mm breite Leiste voneinander getrennt. Mit dieser, zwischen den beiden exoccipitalen Condylushöckern gelegenen und dieselben voneinander trennenden Leiste beteiligt sich das Basisoccipitale, entsprechend der Breite ihrer freien dorsalen Oberfläche, an der Bildung des Foramen occipitale magnum. Die Fovea media ist in diesem Falle unten und oben (ventral und dorsal) vom Basisoccipitale begrenzt und nur an den Seiten von den exoccipitalen Höckern. Ihre Tiefe liegt ganz im Bereiche des Basisoccipitale, zwischen Höcker und Leiste. — Voll entwickelt habe ich diesen Zustand ein Mal gesehen; mehr oder weniger angedeutet und entwickelt mehrere Male. Auch ist dieses Vorkommen bekannt — SIEBENROCK (1897, S. 8) hat es auch ein Mal beobachtet — und leicht aus einer Abänderung des normalen oder gewöhnlichen Entwicklungsganges erklärbar, worauf ich noch zurückkomme. — Ebenso ist das Verstreichen der Nähte am Condylus occipitalis alter Tiere bekannt.

SIEBENROCK schreibt (1897, S. 6) darüber: „Bei der Durchsicht einer größeren Anzahl Schildkrötenköpfe macht man die Wahrnehmung, daß die Nähte am *Condylus occipitalis* oftmals gänzlich verschwunden sind, d. h. die ihn zusammensetzenden Knochen haben sich durch Synostose verbunden; bei anderen dagegen bleiben die Nähte deutlich sichtbar. Dies hängt mit dem Alter der Tiere zusammen, denn bei allen Schildkröten verschwinden in einem gewissen Altersstadium die Nähte des Occipitalsegmentes oder sogar am ganzen Cranium, wie beispielsweise bei *Geoemyda spinosa*. . . . Bei den *Chelonidae* scheinen sich die Nähte des *Condylus occipitalis* länger zu erhalten, aber an Köpfen alter Individuen ist auch keine Spur mehr davon sichtbar.“ Ich möchte dem hinzufügen, daß das Verstreichen der Nähte durch Synostose nicht nur ein Zeichen des höheren Alters des Tieres ist, sondern vor allem des Erwachsenseins, ein Zeichen, daß das Tier wirklich ausgewachsen ist. Dieser Zustand wird, wie auch sonst im Tierreiche, von Individuen verschiedener Größe und wohl auch verschiedenen Alters erreicht. So finde ich bei *Mydas* die Nähte im *Condylus*gebiete einmal schön bei einem Tiere mit 21—22 cm Schädellänge verstrichen und synostosiert, an gleichgroßen anderen Schädeln dagegen noch erhalten, und an dem einen der beiden mir zur Verfügung stehenden ganz großen Schädel von 26 cm Länge erst teilweise synostosiert. Jeden Falles wird man von einem *Chelonidenschädel* erst dann sagen dürfen, er gehöre einem erwachsenen oder ausgewachsenen Tiere an, wenn er diese Nahtsynostose zeigt. Auf keinen Fall kann man, nach meiner Erfahrung, eine *Chelone mydas* mit nur 14 cm Schädellänge als erwachsenes oder auch nur, wie NICK es (1912, S. 81) tut, als ziemlich erwachsenes Tier bezeichnen. Viel zutreffender wäre da die Bezeichnung etwa halb erwachsen.

Über die Beteiligung des *Basioccipitale* an der Begrenzung des *Foramen occipitale magnum* sei noch folgendes nachgetragen.

Ich sagte vorhin, ich hätte diese Beteiligung ein Mal voll entwickelt und mehrere Male mehr oder weniger angedeutet gesehen, und zwar an einem Gesamtmateriale von 14 *Mydasschädeln*. Dies bedarf einer genaueren Darlegung.

An einem etwa 16,75 cm langen, teilweise auseinandergefallenen Schädel wäre wohl zweifellos das gleiche Ergebnis wie in dem beschriebenen Falle einer relativ bedeutenden Beteiligung des *Basioccipitale* an der Begrenzung des *Hinterhauptsloches* erzielt worden, wenn nicht, durch den Tod des Tieres, die Entwicklung unterbrochen worden

wäre. Der Condylus occipitalis. in Abb. 14, 15 u. 16 dargestellt, war noch keineswegs fertig entwickelt: der basioccipitale Höcker hat z. B. noch keine Pars inferior der Facies articularis (Abb. 16). Und so liegen auch in den in Rede stehenden Verhältnissen noch nicht fertige Zustände vor.

Des näheren verhält sich die Sache folgendermaßen.

Zwischen den exoccipitalen Höckern schiebt sich dorsal ein vorn auffallend breiter, hinten keilförmig zugespitzter, dem Basioccipitale

Exoccipitale



Abb. 14. Basioccipitale

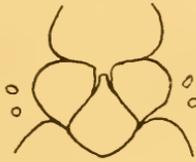


Abb. 15.



Abb. 16.

Abb. 14, 15 u. 16. Umrisse des Condylus occipitalis eines 16,75 cm langen Chelone-mydas-Schädels; 14 in dorsokaudaler, 15 in kaudaler, 16 in basaler Ansicht. Natürliche Größe.

angehöriger und den oberen Teil seines Gelenkhöckers bildender Zwickel ein, welcher kaudal bereits bis an die Fovea media und das Gebiet der Gelenkflächen der exoccipitalen Höcker heranreicht, also mit seinem kaudalen Teile bereits dem Condylus angehört. So werden auch hier die beiden exoccipitalen Höcker dorsal voneinander getrennt und das Basioccipitale hilft das Foramen occipitale magnum begrenzen.



Abb. 17.

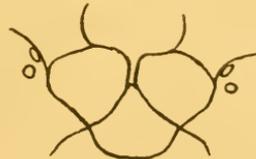


Abb. 18.

Abb. 17 u. 18. Umrisse des Condylus occipitalis eines 19,2 cm langen Chelone-mydas-Schädels; 17 in dorsokaudaler, 18 in kaudaler Ansicht. Natürliche Größe.

wenngleich noch nicht ganz fertige Verhältnisse vorliegen und z. B. das Basioccipitale, insbesondere dorsal, noch nicht die endgültige kaudale Ausdehnung erreicht hat.

An einem 19,2 cm langen Schädel finde ich ganz ähnliche Verhältnisse (s. Abb. 17 u. 18), nur ist die basioccipitale Leiste, welche

sich dorsal zwischen die Exoccipitalia bzw. deren Gelenkhöcker einschleibt, wesentlich schwächer: sie ist vorn, im Beginne des Bereiches der exoccipitalen Höcker, 2, hinten, gegen die Gelenkflächen hin, dagegen nur 1 mm breit. Auch hier erreicht die Leiste die kaudale Fläche des Condylus noch nicht ganz: sie endet in der dicken, den Condylus überziehenden Knorpelmasse, welche einen Fortsatz zwischen die exoccipitalen Höcker schiebt. Höchstwahrscheinlich wären auch hier, hätte keine Unterbrechung der Entwicklung stattgefunden, die exoccipitalen Höcker schließlich in ganzer Ausdehnung durch das Basioccipitale voneinander getrennt worden. Man darf dies wohl annehmen, obgleich die beiden exoccipitalen Höcker im kaudalen Teile, gegen die Anlage der Fovea media hin, nicht mehr ganz $1\frac{1}{2}$ mm auseinander stehen, sich also schon sehr nahe gekommen sind. Wäre

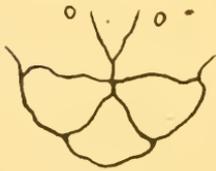


Abb. 19.

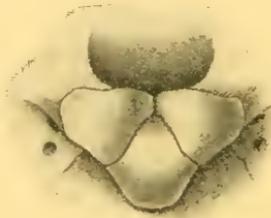


Abb. 20.

Abb. 19 u. 20. Der Condylus occipitalis eines 20,5 cm langen *Chelone mydas*-Schädels; 19 in dorso-kaudaler, 20 in kaudaler Ansicht. Natürliche Größe.

es hier im Verlaufe der Entwicklung zur Trennung derselben gekommen, so wäre die sie trennende Leiste des Basioccipitale jedenfalls nur ganz schmal geworden, wahrscheinlich nur wenige Bruchteile eines Millimeters breit.

Daß man bei unterbrochener Entwicklung

vorsichtig sein muß, ein bestimmtes Endergebnis für den Fall der Nichtunterbrechung der Entwicklung anzunehmen und als sicher hinzustellen, beweisen Fälle wie folgender, welcher einen 20,5 cm langen Schädel betrifft (Abb 19 u. 20): das Basioccipitale erstreckt sich dorsal, zwischen den beiden exoccipitalen Höckern, in den Bereich des Condylus hinein, erreicht aber die kaudale Condylusfläche nicht, sondern endet vor derselben, und zwar etwa 4 mm von ihr bzw. ihrem oberen Rande entfernt. Auf dieser 4 mm langen Strecke berühren sich die exoccipitalen Höcker und sind durch Naht miteinander verbunden, wie gewöhnlich. Es erreicht also im vorliegenden Falle das Basioccipitale dorsal nicht die kaudale Ebene des Condylus, aber es erstreckt sich auch dorsal, und zwar keilförmig, noch ins Condylusgebiet hinein und beteiligt sich insofern auch an der Bildung des Foramen occipitale magnum.

Beachtet man, daß das Basioccipitale im Bereiche der Foramina hypoglossi interna, also unmittelbar vor dem Condylusgebiete, immer eine freie dorsale, gegen das Cavum cranii schauende Oberfläche hat, so ergibt sich, daß hier alle Grade der dorsalen kaudalen Erstreckung des Basioccipitale vorkommen und vorliegen, von dem gewöhnlichen Verhalten, in welchem das Basioccipitale das Condylusgebiet nicht betritt, sondern vor demselben endet, bis zur möglichst extremen kaudalen Ausdehnung, d. h. bis zur Ebene der kaudalen Condylusfläche, dabei, entsprechend dem Grade der kaudalen Erstreckung, sich auch dorsal an der Bildung des Condylus occipitalis und des Foramen occipitale magnum beteiligend.

Die Erklärung für das alles liefert die Entwicklungsgeschichte.

Nimmt man es als richtig und sicher an, daß in den erwähnten Fällen von Entwicklungsunterbrechung der Endzustand, falls die Entwicklung würde zu Ende geführt worden sein, der gewesen wäre, daß das Basioccipitale sich an der Bildung des Foramen occipitale magnum beteiligt hätte, so wäre dieser Fall an meinem Material, also an 14 Mydasschädeln, vier Male gegeben gewesen, also zwischen $\frac{1}{4}$ und $\frac{1}{3}$ der untersuchten Schädel. SIEBENROCK (1897, S. 8) hat es an sechs Schädeln des gleichen Tieres ein Mal gesehen.

Beachtenswert ist das Verhalten der Nähte des Condylus.

Selbstverständlich ist dasselbe wechselnd bei der verschiedenen Zusammensetzung des Gelenkkopfes.

Im normalen Verhalten, in welchem also, wie Abb. 21 es zeigt, der Gelenkkopf derart von den beiden Exoccipitalia und dem Basioccipitale zusammengesetzt ist, daß das Basioccipitale nicht in seinem dorsalen Teile vertreten, hier vielmehr ausgeschlossen ist und damit auch keinen Anteil an der Begrenzung des Foramen occipitale magnum hat, und die beiden exoccipitalen Höcker in der Medianlinie unter Nahtbildung zusammentreffen, hat der Condylus, in kaudaler Ansicht, eine dreistrahlige Naht: von der Fovea media geht zwischen den beiden exoccipitalen Höckern, dieselben voneinander trennend, eine Naht in der Medianlinie aufwärts zum oberen Rande des Condylus, und zwei Nähte, je eine auf jeder Seite, schräg seitwärts und abwärts.

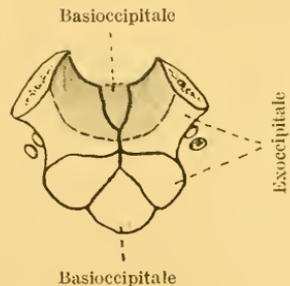


Abb. 21. Umriß der dorso-kaudalen Ansicht eines das gewöhnliche Verhalten zeigenden Condylus occipitalis des Chelone-mydas-Schädels. Natürliche Größe.

den basioccipitalen Höcker von den beiden exoccipitalen Höckern trennend (s. Abb. 20 auf S. 472).

Im Falle der Beteiligung des Basioccipitale an der Begrenzung des Foramen occipitale magnum, wo es also mit einer Leiste zwischen den beiden exoccipitalen Gelenkhöckern oben bis zur cerebralen Fläche des Gelenkkopfes reicht, sind zwei Nähte auf der kaudalen Condylusfläche vorhanden, auf jeder Seite eine, und zwar jede eine gebrochene Linie darstellend mit lateralwärts offenem stumpfem Winkel und in ganzer Ausdehnung zwischen exoccipitalem und basioccipitalem Gelenkhöcker gelegen (Abb. 12 u. 13, S. 469).

Ich komme nun zur Besprechung der Entwicklung des Gelenkkopfes.

RATHKE macht (1848) in seinem Werke über die Entwicklung der Schildkröten (auf S. 50) die Bemerkung, daß sich bei *Chelone* der Gelenkkopf des Hinterhauptsbeines nur sehr langsam entwickle. Es heißt da im § 3: „An dem Hinterhauptsbein, das auch bei erwachsenen Schildkröten meistens noch eine Zusammensetzung aus vier verschiedenen Stücken erkennen läßt, berührten sich diese Knochenstücke schon bei den reifen Embryonen. Doch stießen die seitlichen unten nur mit dem Körper zusammen, nicht aber auch schon, wie bei den Erwachsenen, an der Stelle, wo sich der Gelenkkopf befindet, miteinander selbst. Diese Vereinigung der Knochenmassen beider Seitenteile an dem Gelenkkopfe, bewirkt durch eine gegenseitige Näherung infolge des fortschreitenden Wachstums, tritt erst ziemlich spät ein, zumal bei den Seeschildkröten. Bei einer *Chelonia imbricata*, deren Rumpf $8\frac{1}{2}$ “ lang war, standen beide Theile noch um etwas mehr, als eine Linie, voneinander ab. Überhaupt aber entwickelt sich der Gelenkkopf nur sehr langsam, und von den drei Höckern, aus denen er zusammenwächst, bildet sich am langsamsten derjenige aus, welcher dem Körper des Hinterhauptsbeines angehört. Bei den zergliederten Embryonen war von dem letzteren noch keine Andeutung vorhanden, indeß die beiden anderen sich schon als mäßig starke Aufwulstungen der unteren Ränder der Seitentheile darstellten.“

Diese kurze Angabe des berühmten Embryologen, welche sich in der Hauptsache ganz offenbar auf die knöchernen Teile beschränkt und auf das dem Knochen vorausgehende Knorpelskelet kaum Bezug nimmt, ist seither oft angeführt und verwertet worden, bis in die neueste Zeit hinein; sie scheint auch in der Tat, bis zu meinem Vortrage auf der Münchener Anatomenversammlung 1912 und meiner

Arbeit über den Bau und die Entwicklung des Schädels der *Chelone imbricata* (1915), die einzige auf wirklicher systematischer Beobachtung beruhende Mitteilung über unseren Gegenstand gewesen zu sein. Nun ist sie aber doch äußerst knapp und gewiß nicht ausreichend und, wie gesagt, die Knorpelstufe kaum berücksichtigend.

Dieserhalb habe ich an den beiden genannten Stellen (1912, S. 82 u. 83; 1915, S. 51 u. 52) Veranlassung genommen, zunächst über das Verhalten des Condylus am Knorpelskelete und über die Entwicklung des knorpeligen Condylus nähere Angaben zu machen; wobei sich als besonders bemerkenswert ergab, daß der knorpelige Condylus seine Entwicklung mit einem nierenförmigen Ausgangszustande beginnt, indem der mediane Teil anfangs und lange Zeit hindurch zurückbleibt gegen die seitlichen Teile, welche kaudalwärts vorspringen. Bezüglich alles Näheren verweise ich auf meine früheren Ausführungen, besonders auch bezüglich der vergleichend-anatomischen und phylogenetischen Bedeutung der erhobenen Befunde.

Heute soll es nun meine Aufgabe sein, einige Beobachtungen über die Entwicklung des knöchernen Gelenkkopfes der Hinterhauptsbeine, welcher ja aus dem knorpeligen hervorgeht, mitzuteilen.

Ich beziehe mich zunächst auf den Condylus occipitalis junger oder, da über das Alter nichts bekannt ist, besser vielleicht kleiner Tiere: der Anschluß an die geschilderten Zustände mittelgroßer und ganz großer, ausgewachsener Schädel ergibt sich dann von selbst.

Von jungen Tieren hatte ich zur Verfügung je einen Schädel von *Chelone imbricata*, *Thalassochelys caretta* und *Chelone mydas*. Der Schädel der *Chelone imbricata* ist 7,5, derjenige der *Thalassochelys caretta* 7,6 und derjenige der *Chelone mydas* 10,9 cm lang. — Die beiden zuerst genannten Schädel sind annähernd gleich groß und zeigen in der Hauptsache gleiche Verhältnisse; sie können und sollen daher zusammen besprochen werden.

Ich verweise auf die untenstehenden Abb. 22 und 23 (S. 476), von welchen die erste die Schädelbasis des *Imbricataschädels* in etwa $\frac{7}{8}$ der natürlichen Größe und der Ansicht von unten darstellt, die zweite das Gebiet des Condylus occipitalis des gleichen Schädels in doppelter Größe und der Ansicht von oben.

Die beiden exoccipitalen Gelenkhöcker sind bereits gut entwickelt. Sie stehen noch weit auseinander und fassen so einen Raum zwischen sich, welcher durch Knorpel ausgefüllt ist. Dieser Knorpel ist ein Teil einer dicken Knorpelmasse, welche das ganze Condylusgebiet im

Bereiche der Kraniovertebralverbindung bedeckt und ein Rest der Basalplatte des Chondrokraniums ist. — Das Basioccipitale reicht kaudalwärts erst bis zum Gebiete der beiden kaudalen Hypoglossuskanäle und hat einen knöchernen Condylus überhaupt noch nicht entwickelt oder höchstens erst die allerersten Anfänge davon. Seine kaudale Fläche geht in den Condylusknorpel über und zeigt an der Übergangsstelle die bekannte leicht raue Beschaffenheit. Sie ist etwas schräg gestellt, indem sie unten (ventral) eine Spur weiter kaudalwärts sich erstreckt als oben (dorsal): sie verläuft also schräg

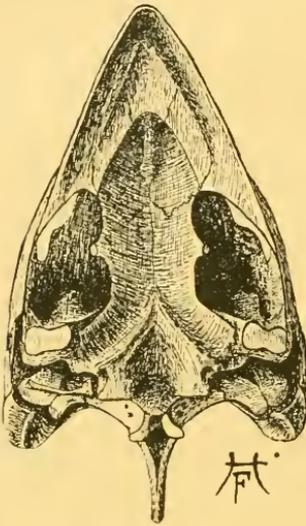


Abb. 22.

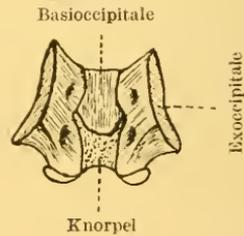


Abb. 23.

Abb. 22. Schädel einer jungen *Chelone imbricata* in basaler Ansicht. Etwa $\frac{7}{8}$ der natürlichen Größe.

Abb. 23. Der Condylus occipitalis des in Abb. 22 abgebildeten jungen *Chelone-imbricata*-Schädels in dorsaler Ansicht und doppelter Größe. Knorpel punktiert.

von oben vorn nach unten hinten. Von einer Gelenkfläche des Os basioccipitale kann also noch keine Rede sein, indessen die exoccipitalen Gelenkhöcker bereits gut ausgeprägte Gelenkflächen besitzen. — Eine Fovea media fehlt selbstverständlich auch noch. Sie kann ja erst mit der Anwesenheit eines basioccipitalen Gelenkhockers vorhanden sein.

C. K. HOFFMANN hat (1890, Taf. 18, Abb. 1) die „innere Fläche eines sagittal durchgesägten Schädels von *Chelonia imbricata*“ abgebildet, welcher nur wenig größer ist als der mir vorliegende und das gleiche Verhalten erkennen läßt wie hier beschrieben.

Der mir vorliegende 7,6 cm lange Schädel von *Thalassochelys caretta* (*Chelone caouana*: *Caretta caretta*) zeigt im wesentlichen das gleiche wie der junge *Imbricataschädel*. Es erübrigt sich daher, näher auf denselben einzugehen.

Der 10,9 cm lange *Chelone-mydas*-Schädel hat folgende bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Die beiden exoccipitalen Gelenkhöcker sind bereits gut entwickelt, während der basioccipitale Höcker dagegen noch ganz schwach ist und vor allem bei weitem nicht die kaudale Ausdehnung jener erreicht. Eine mächtige gemeinsame Knorpelschicht bedeckt die drei Höcker und die *Fovea media* ist sehr deutlich. Ganz besonders bemerkenswert ist, daß die beiden exoccipitalen *Partes condyloideae* sich dorsal in der Medianlinie, wenn auch nur auf eine kurze Strecke, und zwar im vordersten Teile, bereits aneinandergelegt haben und so das Basioccipitale von der Beteiligung an der Bildung des *Foramen occipitale magnum* ausschließen. Dies ist um so auffälliger, als, wie oben dargetan, oft noch an viel älteren und größeren Schädeln, von 16—17 cm Länge, die *Partes condyloideae* der *Exoccipitalia* dorsal, mehr oder weniger weit, voneinander getrennt sind. Ihr Zusammenschluß in der Medianlinie (unter Nahtbildung) erfolgt also in den einzelnen Individuen zu ganz verschiedener Zeit. Die Gelenkfläche des basioccipitalen Höckers steht in allen Dimensionen hinter denjenigen der exoccipitalen Höcker an Entfaltung zurück, ganz besonders aber in der Höhenentfaltung. Der später auf der Unterseite der *Pars condyloidea* des Basioccipitale gelegene Teil der (basioccipitalen) Gelenkfläche ist noch nicht entwickelt. — Im großen und ganzen bestehen bereits ähnliche Verhältnisse, wie oben für die Schädel von 16—17 cm Länge beschrieben; der Anschluß an diese ist leicht herzustellen.

Bei einem soeben ausgeschlüpften Tiere von *Chelone imbricata* ist noch der ganze *Condylus* knorpelig. Die perichondralen Knochenlamellen der *Exoccipitalia* beginnen eben erst, sich in den Bereich des *Condylus* vorzuschieben, und das Basioccipitale hat denselben noch nicht erreicht.

Daraus folgt, daß die Entwicklung des gesamten knöchernen *Condylus occipitalis* in postfetalen Zeit stattfindet. Ein klassisches Beispiel für die Tatsache, daß Entwicklung und Embryonal- oder Fetalzeit nicht zusammenfallen.

Ein Überblick über das Gesagte ergibt als Wichtigstes aus der Entwicklungsgeschichte und Morphologie des knöchernen *Condylus occipitalis* der Cheloniden etwa folgendes:

1. Der ganze knöcherne Condylus entsteht in postfetaler Zeit; er entwickelt sich also spät; aber nicht nur spät, sondern auch sehr langsam, und zwar durch im Anschlusse an die Exoccipitalia und das Basioccipitale erfolgende Verknöcherung der Pars condyloidea der Basalplatte des Chondrokraniums, d. h. dadurch, daß die Knochenmassen der Exoccipitalia und des Basioccipitale allmählich von der Pars condyloidea des Chondrokraniums Besitz ergreifen. — 2. Zuerst entstehen die Partes condyloideae der Exoccipitalia, zuletzt und viel später diejenige des Basioccipitale. — 3. Bei Tieren mit einer Schädellänge von etwa 7,5 cm (*Chelone imbricata*, *Thalassochelys caretta*) sind die exoccipitalen Höcker bereits gut entwickelt, der basioccipitale fehlt noch. — 4. Die exoccipitalen Gelenkstücke bleiben lange Zeit in der Medianlinie voneinander getrennt; zu beobachten an Schädeln bis zu einer Länge von 17 cm (*Chelone mydas*). — 5. Den Raum zwischen den noch getrennten exoccipitalen Gelenkstücken und denjenigen des noch fehlenden basioccipitalen Gelenkstückes nimmt eine einheitliche, dicke, der Pars condyloidea der Basalplatte des Chondrokraniums entstammende Knorpelmasse ein, welche das Wachstum der Gelenkstücke besorgt. — 6. Die Entwicklung des basioccipitalen Gelenkstückes vollzieht sich an Schädeln von einer Länge zwischen etwa 7,5 cm (*Chelone imbricata*) und 21 cm (*Chelone mydas*). — 7. Der kleinste in Bezug auf den Gelenkkopf des Hinterhauptsbeines wirklich ausgewachsene Schädel meines *Chelone-mydas*-Materials hatte eine Länge von 21—22 cm. — 8. Daß ein Schädel einem bezüglich des Gelenkkopfes wirklich ausgewachsenen Tiere angehörte, erkennt man an der Synostose der Nähte im Gebiete des Condylus occipitalis. — 9. Erst an wirklich erwachsenen und ausgewachsenen Schädeln hat das basioccipitale Gelenkstück seine Entwicklung abgeschlossen und der Condylus als Ganzes seinen endgültigen Zustand erreicht. — 10. Der endgültige Zustand des Condylus occipitalis ist durch folgendes gekennzeichnet: Es fehlen die Nähte (durch Synostose verschwunden); eine große Fovea media, mit einer rauhen Stelle in der Tiefe, ist vorhanden; das basioccipitale Gelenkstück reicht kaudalwärts nahezu oder ganz so weit zurück wie die exoccipitalen Gelenkstücke; die Gelenkflächen der drei Gelenkstücke sind durch Einschnitte am Rande gegeneinander abgegrenzt; eine gemeinsame, keineswegs auffallend, sondern normal dicke Knorpelmasse überzieht die dreilappige Gelenkfläche und die Fovea media nach Art eines gewöhnlichen Gelenkknorpels; die Gelenkflächen aller drei Höcker sind konvex; die exoccipitalen sind schräg nach

außen und vorn gerichtet, die basioccipitale liegt in ihrem größten Teile horizontal auf der Unterseite des Gelenkstücks und ist auf dieser Strecke (*Pars inferior faciei articularis basioccipitalis*) unmittelbar vorwärts gerichtet; die basioccipitale Gelenkfläche reicht weiter vorwärts als die exoccipitalen; das den Condylus umziehende Collum steht demnach schräg, seine Ebene verläuft von hinten oben nach vorn unten. — 11. An Schädeln mittlerer Größe, bei *Chelone mydas* etwa zwischen 11 und 20 cm Länge, zeigt der Gelenkkopf das bekannte charakteristische Bild des Condylus tripartitus mit gut erhaltenen Nähten. Eine dicke Knorpelschicht umgibt den Condylus, insbesondere seine Gelenkfläche. — 12. In der Regel schließen sich die *Partes condyloideae* der *Exoccipitalia dorsal* in der Medianlinie unter Nahtbildung zusammen und schalten so das in diesem Falle unter ihnen gelegene basioccipitale Gelenkstück von der Teilnahme an der Bildung des Foramen occipitale aus; der Zusammenschluß der exoccipitalen Gelenkstücke in der Medianlinie, über dem basioccipitalen Gelenkstücke, erfolgt in der Regel wohl erst an Schädeln mittlerer Größe, bei *Chelone mydas* an Schädeln von etwa 16—17 cm Länge, ausnahmsweise auch schon früher, an 10,5—11 cm langen Schädeln. — 13. Nicht selten unterbleibt der Zusammenschluß der *Partes condyloideae* der *Exoccipitalia dorsal* in der Medianlinie. In diesem Falle schiebt sich im endgültigen Zustande das Basioccipitale, und zwar mit einer Leiste seiner *Pars condyloidea* von wechselnder Breite, zwischen den beiden exoccipitalen Gelenkhöckern ein und nimmt so Teil an der Bildung des Foramen occipitale magnum. — 14. BAURS Angabe, der Condylus occipitalis der Seeschildkröten sei „von einer sehr mächtigen Knorpelschicht umgeben“, ist in dieser allgemeinen Fassung unrichtig; sie hat nur für kleine und mittelgroße, d. h. noch nicht ausgewachsene Schädel Gültigkeit, dagegen nicht für wirklich ausgewachsene Schädel. — 15. Der Condylus occipitalis liefert keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß bei den Seeschildkröten, insbesondere *Chelone mydas*, eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten und zu Ungunsten des Knochengewebes, und zwar unter dem Einflusse des Meerlebens, stattgefunden habe.

(Fortsetzung folgt.)

Buchbesprechung.

Nägler, Curt, Am Urquell des Lebens. Die Entdeckung der einzelligen Lebewesen von LEEUWENHOEK bis EHRENBURG. 38 Abbildungen. R. Voigtländers Verlag, Leipzig. Voigtländers Quellenbücher Nr. 92. Preis kart. 1,20 M.

Die reich mit Abbildungen ausgestattete Darstellung der ersten Anfänge der Protistenkunde, die NÄGLER auf Grund einer sorgfältigen Zusammenstellung der ältesten, teilweise schwer zugänglichen Literatur gibt, wird vielfach lebhaftere Teilnahme erregen. Die Arbeiten, über welche berichtet wird, umfassen den Zeitraum von 1675—1838. Der hier gebotene Überblick über die ältesten Beobachtungen an einzelligen Lebewesen wird vielen, denen die Zeit zu eigener Durcharbeitung der Quellen mangelt, sehr willkommen sein.

H. v. E.

Anatomische Gesellschaft.

Vorläufiges Programm für die 29. Tagung in Jena.

23. April: Begrüßungsabend.

24. April: Vorm. Geschäftssitzung unter Leitung des Ehrenvorsitzenden, Herrn VON WALDEYER-HARTZ, Neuwahl des Vorstandes einschl. des Schriftführers. Vorträge.

Nachm. Demonstrationen.
Vorstandssitzung.

25. April: Vorm. Geschäftssitzung.

Tagesordnung:

1. Besprechung über die zukünftige Gestaltung des anatomischen Unterrichts.
2. Beschlußfassung über den Antrag des Herrn HASSE, welcher bereits im Jahre 1915 den Mitgliedern bekanntgegeben wurde. Der Antrag ist in etwas veränderter Form vor kurzem wiederholt worden.
3. Kassenbericht.
Vorträge und Demonstrationen.

Nähere Mitteilungen über Ort und Stunde der einzelnen Zusammenkünfte, sowie Gasthöfe folgen.

Der Schriftführer:
i. V.: H. v. EGGELING.

INHALT. Aufsätze. Hugo Fuchs, Über die Verknöcherung des Innenskeletes am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. (Fortsetzung.) S. 449—479. — **Buchbesprechung.** NÄGLER, CURT, S. 480. — **Anatomische Gesellschaft**, S. 480.

Abgeschlossen am 12. Februar 1920.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 15. März 1920. ✻

No. 21/22

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Eientwicklung des Grottenolms (*Proteus anguineus* Laur.).

(Vorläufige Mitteilung über Untersuchungen, ausgeführt mit Unterstützung aus der Samsonstiftung der Bayrischen Akademie der Wissenschaften in München.)

Von H. STIEVE, Leipzig.

Über die Natur der Nukleolen stehen sich heute im großen und ganzen drei verschiedene Anschauungen gegenüber. Ein Teil der Forscher erblickt in den Kernkörpern wertlose Abscheidungsprodukte der Chromosomen, ein anderer Teil hält sie für äußers. wichtige aktive Zellorganellen und eine ganz geringe Anzahl von Untersuchern betrachtet sie als vorübergehende Formzustände der Chromosomen, durch welche die Kontinuität dieser Gebilde unterbrochen wird. Im letzteren Falle wären Chromosomen und Nukleolen also nichts anderes als die Manifestation verschiedener Entwicklungszustände einer und derselben Substanz, des Chromatins, eine Meinung, die bekanntlich von CARNOY und LEBRUN begründet wurde. Sie untersuchten (1897 bis 1902) die Eientwicklung zahlreicher Amphibienarten und glaubten dabei eine oftmalige Umwandlung der Chromosomen in Nukleolen feststellen zu können, aus den Kernkörpern sollen dann nach einiger Zeit wieder fädige Gebilde entstehen, dann abermals aufgelöst werden, und dieser Vorgang soll sich des öfteren wiederholen, bis schließlich

aus einer ganz geringen Anzahl der vielen im Keimbläschen vorhandenen Kernkörper die Richtungschromosomen hervorgehen.

Die Beobachtungen der beiden Belgier wurden in der Folgezeit von LUBOSCH (1902), RHODE (1903), dann auch von FRICK (1899) teilweise bestätigt; alle diese Arbeiten stützen sich ausschließlich auf Beobachtungen am reifenden Amphibienei; die mitgeteilten Ergebnisse stehen aber in schroffem Gegensatz zu den meisten anderen, zum Teil auch an Amphibien selbst (JANSSENS 1904, BORN 1894), zum Teil an anderen Arten ausgeführten Untersuchungen, welche eine mehr oder weniger vollkommene Unabhängigkeit der Nukleolarsubstanz von den Chromosomen einwandfrei dartun.

Wenn diese letzteren Beobachtungen auch die gegenseitige morphologische Selbständigkeit dieser beiden auffälligsten Bestandteile im Kern des reifenden Eies beweisen, so besteht doch auch unter ihnen eine gewisse Unstimmigkeit über die Bedeutung, welche den Kernkörpern zukommt, indem nämlich ein Teil der Untersucher in den Nukkololen äußerst wichtige Gebilde erblickt, die sich nach JÖRGENSEN (1913) als aktive Zellorganellen am Kernstoffwechsel beteiligen, wohingegen andere, so besonders HAECKER (1907) und VEJDOWSKY (1911--12), in den Nukkololen nur wertlose Abscheidungsprodukte der Chromosomen erblicken, die gewissermaßen wie Schlacken abgesondert und schließlich aus dem Kern ausgestoßen werden.

Anläßlich meiner Untersuchungen über die Eientwicklung des Grottenolms habe ich der Nukleolarsubstanz besondere Aufmerksamkeit zugewendet und gleichzeitig meine am Olm ermittelten Ergebnisse mit den Befunden an anderen Tierarten verglichen, so vor allem mit dem klassischen Objekt für Nukkololenuntersuchungen, mit *Triton vulgaris*, dann auch mit *Salamandra maculosa*. Die ausführlichen Ergebnisse meiner Beobachtungen werde ich später an anderen Orten mitteilen, hier will ich nur kurz, ohne mich weiter auf theoretische Spekulationen und auf die einschlägige Literatur einzulassen, meine Befunde, soweit sie die Nukleolarsubstanz und ihre Abhängigkeit von den Chromosomen betreffen, darlegen.

Das meinen Untersuchungen zugrunde liegende Material stammte ausschließlich von Tieren, die unmittelbar nach der Gefangennahme getötet worden waren, an deren Keimdrüsen sich also keine durch Gefangenschaft bewirkte Schädigungen geltend machen konnten. Zur Konservierung verwandte ich neben verschiedenen Alkoholgemischen auch Alkohol-Chloroform-Eisessig und besonders wieder

Sublimatessig. Das FLEMMING'sche Gemisch benutzte ich nur zu Vergleichszwecken, da ja erfahrungsgemäß durch Osmiumsäure das Chromatin in gewissen Stadien der Entwicklung vollkommen zerstört wird.

Im großen und ganzen vollzog sich die Eireifung bei den drei untersuchten Arten vollkommen analog und ich werde mich deshalb bei den folgenden Auseinandersetzungen auf die Schilderungen der beim Olm erhobenen Befunde beschränken, die anderen Arten aber nur dann erwähnen, wenn sie abweichende Ergebnisse zeitigten. Da in erster Linie die Frage zu entscheiden war, ob die Nukleolen in irgendeinem morphologischen Abhängigkeitsverhältnis zu den Chromosomen stehen, so mußte vor allem die Entwicklung der Kernschleifen selbst genauestens geprüft werden, denn erst nach ihrer völligen Klarlegung konnte ein sicheres Urteil über die Nukleolarsubstanz gewonnen werden. Von Vorteil bei diesen Untersuchungen war mir vor allem auch die genaue Kenntnis der Samenreifung des Olms, über die ich früher (1919, 1920) berichtet habe, da sich die Vorgänge in den Oocyten wenigstens in den Anfangsstadien fast vollkommen mit den dort beobachteten Erscheinungen decken.

In den Ovarien aller untersuchten Olme fanden sich Oogonien in mehr oder weniger großer Anzahl. Sie besitzen einen großen Kern mit netzigem, oxychromatischen Chromatingerüst, dem das Basichromatin in groben Schollen und Klumpen anliegt, und entsprechen in ihrem Bau vollkommen den großen Spermatogonien der Ruheshoden. Wie diese wachsen sie ständig, wenn auch sehr langsam weiter und teilen sich, sobald sie eine bestimmte Größe erlangt haben, auf indirektem Wege oder gehen zugrunde. Dementsprechend finden sich in den Ovarien aller Olme, ganz unabhängig von der Größe und dem Alter des Tieres und dem sonstigen Entwicklungszustand des Ovar, vereinzelte Oogonienteilungen, eine Erscheinung, durch die sich das Olmovar grundlegend von dem der höheren Tiere, wenigstens der Warmblüter, unterscheidet. Bei Triton und Salamandra liegen die Verhältnisse ähnlich, auch bei ihnen scheint es selbst im Ovar des völlig ausgewachsenen Tieres in bestimmten Zeiten, nämlich gleich nach der Eiablage, zu einer stärkeren Vermehrung der Oogonien zu kommen.

Die Anzahl der Chromosomen beträgt beim Olm in den Oogonien gradeseo wie in den Spermatogonien 18. Die Teilungen der Oogonien vollziehen sich ebenso wie die der Ursamenzellen, nur läßt sich in

ihnen an den Tochterchromosomen noch während ihres Auseinanderrückens aus dem Mutterstern häufig ein sekundärer Längsspalt erkennen, der in der Folgezeit während der Ausbildung der Tochterkerne zwar für unsere Beobachtung verschwindet, später aber wieder deutlich in Erscheinung tritt, ein Zeichen dafür, daß er wahrscheinlich während der ganzen Eientwicklung bestehen bleibt und schon jetzt die spätere Längsspaltung des Spirems vorbereitet.

Aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgt in den Ovarien der drei untersuchten Urodelenarten jeweils nach erfolgter Eiablage eine stärkere Oogonienvermehrung, deren Endergebnis die jüngsten Oocyten sind. Alle aus einer großen Oogonie durch mehrmalige rasch aufeinanderfolgende Teilung entstandenen Oocyten liegen zunächst umgeben von einer gemeinsamen Follikelhülle in einer Gruppe beieinander, aus der Zahl der in einer solchen „Cyste“ vereinigten Zellen lassen sich Rückschlüsse auf die Anzahl der stattgehabten Teilungen ziehen. Zumeist finden sich 6—8, seltener 14—16 jüngste Oocyten beieinander, und vorausgesetzt, ihre Vermehrung war entsprechend ihrer monophyletischen Entstehung eine rhythmische, so ist der Schluß berechtigt, daß jede Oocyte aus einer gleichen Zahl von Teilungen hervorgegangen ist und daß drei, allerhöchstens vier Oogonienteilungen rasch nacheinander stattgefunden haben, also wesentlich weniger als im Hoden.

Die jüngsten Oocyten besitzen einen kleinen Protoplasmaleib und verhältnismäßig sehr großen Kern. In seinem Inneren findet sich ein feines oxychromatisches Netzwerk, von dem sich nicht entscheiden läßt, ob es durch einen einzigen, sich selbst oftmals überschneidenden Faden gebildet wird oder aber durch zahlreiche kurze Einzelfäden; jedenfalls lassen sich keine freien Endigungen nachweisen. Dem Netzwerk sind zahlreiche größere und kleinere Basichromatinklumpen angelagert. Im Plasmaleib, der feine netzige Struktur aufweist, findet sich der zweigeteilte Zentralkörper, eine abgegrenzte Zone ist noch nicht zu erkennen.

Die jüngsten Oocyten entsprechen in ihrem Bau vollkommen den jüngsten Spermatoocyten, sie unterscheiden sich von diesen auch nicht durch die Größe, sondern lediglich in physiologischer Hinsicht, da ihnen eben eine wesentlich größere Wachstumsenergie innewohnt. Der Unterschied mag darin begründet sein, daß die Spermatoocyten aus einer erheblich größeren Zahl von Spermatoogonienteilungen, nämlich 6—8 rasch nacheinander folgenden Mitosen hervorgehen, die Oocyten

aber nur aus 3—4 Oogonienteilungen, die Kraft der Keimzellen wird also im Ovar nicht durch so viele Teilungen erschöpft und dementsprechend besitzen die Oocyten die Fähigkeit zu sehr starkem Wachstum, auf der ja ausschließlich der Unterschied zwischen den beiden Arten von Geschlechtszellen beruht, denn im übrigen vollziehen sich die Entwicklungsvorgänge bei Spermatozyten und Oocyten in ganz gleicher Weise.

Ohne wesentliche Veränderungen in ihrem Bau zu erfahren, vergrößern sich zunächst Plasma und Kern der jungen Oocyten, der letztere allerdings etwas geringer, so daß das anfängliche Mißverhältnis in der Kernplasmarelation bald wieder ausgeglichen ist. Hat die Oocyte dann etwa die Größe einer unmittelbar vor der Teilung stehenden Oogonie erreicht, dann ist offenbar das nach jeder Mitose einsetzende proportionale Wachstum (BOVERI) beendet und es spielen sich neue Entwicklungsvorgänge im Kerninneren ab, die nichts anderes darstellen als die Prophasen der ersten Reifungsteilung.

Die basichromatischen Klumpen verteilen sich auf die oxychromatischen Stränge, diese verkürzen und verdicken sich, die Überkreuzungen verschwinden und während die oxychromatische Substanz mehr und mehr vom Basichromatin verdeckt wird, kommt es zur Ausbildung eines Monospirems, das als dünner richtungsloser Knäuel ohne jede erkennbare Regel den Kern in zahlreichen Windungen durchsetzt. Bis zu seiner völligen Ausbildung hat die Oocyte noch etwas an Größe zugenommen, nunmehr kommt das Wachstum für lange Zeit vollkommen zum Stillstand, währenddessen spielen sich äußerst wichtige Veränderungen an der chromatischen Substanz ab.

Zunächst erfährt der kontinuierliche Faden, der nunmehr aus einzelnen durch Oxychromatin verbundenen basichromatischen Körnern besteht, also das Bild einer Perlenkette bietet, eine wesentliche Verkürzung und Verdickung, bedingt durch Konzentration des Basichromatins. Gleichzeitig wird er, ohne eine Kontinuitätstrennung zu erleiden, polar orientiert, indem bald alle seine Turen gegen diejenige Stelle der Kernmembran zu verlaufen, welche der Sphäre gegenüber gelegen ist. Anfangs nur in der Polseite, später im ganzen Kern ist diese Orientierung des kontinuierlichen Fadens zu beobachten. Ein Zerfall in einzelne Chromosomen erfolgt dabei nicht, wohl aber kommt die Zahl der Kernschleifen in der Anzahl der Fadenturen zum Ausdruck, sie beträgt 18, ist also gleich der Chromosomennormalzahl. Eine Parallellagerung einzelner kurzer Fadenabschnitte, bedingt durch

zufällige Beziehungen, kann hier und da beobachtet werden, desgleichen ziehen, selbstverständlich nach vollzogener Orientierung, die Fadenturen in der Polseite des Kernes parallel zueinander, niemals kommt es jedoch zur Verschmelzung zweier Fadenabschnitte, also zu einer Parallelkonjugation, wie ja auch ohne weiteres die vorgefundenen Zahlenverhältnisse beweisen, denn stets ist die Normalzahl der Fadenturen vorhanden, niemals die reduzierte. Die verschiedene Größe der Chromosomen kommt auch jetzt in der verschiedenen Länge der einzelnen Fadenturen zum Ausdruck, die zwar alle in der Polseite die Kernmembran erreichen, jedoch nur zum kleinsten Teil auch an der Gegenpolseite der Kernoberfläche anliegen, sondern größtenteils schon früher, zum Teil schon in der Kernmitte umbiegen und wieder zur Polseite zurückkehren.

Die Kernmembran bleibt während dieser Vorgänge deutlich nachweisbar erhalten, ein unmittelbarer Übertritt von Chromatin in das Plasma oder gar eine Ausstoßung ganzer Chromosomenteile, wie sie JÖRGENSEN (1910) beschreibt, findet nicht statt. Die Sphäre verdichtet sich und wird deutlich vom übrigen Plasmaleib abgesetzt, in ihrem Bereich finden sich jetzt feine körnige und fädige Strukturen, die auch in der Folgezeit noch vermehrt werden.

Sobald in der Oocyte die Orientierung des Fadens beendet ist, gehen an der chromatischen Substanz wieder wichtige Veränderungen vor sich. Die einzelnen das Spirem bildenden Körner formen sich zu kleinen Stäbchen um, deren Längsachsen senkrecht zur Verlaufsrichtung des Fadens stehen und deren Enden frei in den Kernsaft ragen. Sie erfahren in der Folgezeit eine wesentliche Verlängerung und verlieren dabei gleichzeitig die Aufnahmefähigkeit für basische Farbstoffe, sie werden also oxychromatisch. Wie in der Samenreifung, so kommt es also auch hier zur Ausbildung seitlicher Ausläufer. Während diese aber in den Spermatocten bald abschmelzen und zugrunde gehen, erfahren sie in den Oocyten Hand in Hand mit dem nunmehr beginnenden eigentlichen Wachstum, das zu einer erheblichen Vergrößerung von Kern und Plasma führt, eine ungeheure Ausbildung.

Bis zu dem jetzt beschriebenen Zeitpunkt spielen sich also Ei- und Samenentwicklung in genau den gleichen Bahnen ab, auch in der Folge verlaufen die Entwicklungsvorgänge im Grunde genommen in den gleichen Zügen, nur werden bei der Eireifung die Prophasen zur ersten Reifungsteilung durch eine zweite, die eigentliche Wachstumsperiode unterbrochen.

Zunächst verschwindet auch in der Oocyte die polare Orientierung des Fadens, es kommt zur Ausbildung eines dicken richtungslosen Knäuels, der aus einer zentralen Reihe von basichromatischen Körnern besteht, von denen allenthalben oxychromatische seitliche Ausläufer in den Kernsaft ziehen. Schon während der polaren Orientierung ist der an den Kernschleifen der jüngsten Oocyten nachweisbare Längsspalt mehr und mehr in Erscheinung getreten, nunmehr ist er wieder sehr deutlich zu erkennen und führt schließlich zu einer Längsspaltung des Chromatinfadens. Anfangs nur an einzelnen Stellen, bald aber allenthalben treten an diesen ösenförmige Öffnungen auf, die beiden Spalthälften, die wie der Mutterfaden gleichfalls aus basichromatischen Körnerreihen mit oxychromatischen seitlichen Ausläufern bestehen, rücken mehr und mehr auseinander.

Gleichzeitig erfolgt auch eine Querteilung des Fadens, er zerfällt in einzelne Chromosomen; wie sich durch äußerst mühsame Zählungen in etwas späteren Stadien feststellen läßt, beträgt ihre Zahl 18, entspricht also wieder der Chromosomennormalzahl. Wie der Faden selbst, so erscheint auch jede einzelne Kernschleife nunmehr längsgespalten, sie besteht aus zwei in der bekannten Weise umeinandergeschlungenen Spalthälften. Diese werden von feinen basichromatischen Körnerreihen gebildet, von denen oxychromatische Ausläufer in den Kernsaft ziehen, sich untereinander verflechten und so ein dichtes Netzwerk bilden, in welchem die zentralen Körnerreihen nur schwer abgegrenzt werden können.

Nach und nach, während die Oocyte sich weiter vergrößert, verschwindet alles Basichromatin aus den Chromosomen; diese bestehen jetzt nur mehr aus feinen oxychromatischen seitlichen Ausläufern, die, im Bereiche der Längsachse der Chromosomen inniger verflochten, weit in den Kernsaft ragen, sich umeinander winden und so ein dichtes oxychromatisches Netzwerk bilden. Die Chromosomen selbst zeigen jetzt den bezeichnenden Bau der zuerst von RÜCKERT (1892) beschriebenen Lampenzylinderputzerformen. Während des weiteren Oocytenwachstums verlängern sich die seitlichen Chromosomenausläufer mehr und mehr, sie verflechten sich immer dichter miteinander und gleichzeitig erfolgt eine Auflockerung der zentralen Chromosomenpartien. Als Folge dieser beiden Vorgänge erscheint der ganze Kern schließlich von einem ganz gleichmäßigen oxychromatischen Netzwerk durchsetzt, das von den innig verflochtenen seitlichen Ausläufern gebildet wird. Die Abgrenzung der einzelnen Chro-

mosomen gelingt jetzt nicht mehr. Die seitlichen Ausläufer bestehen aus ganz kleinen, perlschnurartig aneinandergereihten Körnern.

In der Folgezeit vergrößert sich die Oocyte recht beträchtlich, das Kerngerüst verändert zunächst seinen Bau nicht, sondern vergrößert sich seinerseits im gleichen Verhältnis wie der ganze Kern. Wohl aber spielen sich an den Chromosomen erneut chemische Veränderungen ab, welche in dem Verhalten gegenüber den verschiedenen reagierenden Farbstoffen ihren sinnfalligen Ausdruck finden und am deutlichsten bei gleichzeitiger Verwendung mehrerer Anilinfarben zur Geltung kommen.

Die einzelnen die seitlichen Ausläufer zusammensetzenden Körner, die zunächst rein oxychromatisch waren, nehmen nach und nach auch basische Farbstoffe auf, das Oxychromatin in ihnen verwandelt sich offenbar durch Aufnahme von Säure in Basichromatin. Nach einiger Zeit scheint das ganze Kerngerüst wieder hauptsächlich aus dieser letzteren Substanz zu bestehen, es nimmt alle spezifischen (alkalischen) Kernfarben wieder intensiv auf und läßt sich auch wieder mit der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode darstellen, was in den unmittelbar vorhergehenden Entwicklungsstadien nicht, möglich war.

Das oxychromatische Netzwerk ist also jetzt in ein basichromatisches Netzwerk umgewandelt und hat sich gleichzeitig proportional zum Kernwachstum vergrößert, im übrigen aber keinerlei Veränderung seiner Struktur erfahren. Nunmehr treten an ihm jedoch wieder neue Erscheinungen auf, die im Grunde genommen nichts anderes darstellen als eine weitere Oberflächenvergrößerung. Die einzelnen seitlichen Ausläufer der Chromosomen, die ja nach wie vor das ganze Netzwerk bilden, erfahren eine teilweise Längsspaltung. Es entstehen an ihnen mehr oder weniger große knopfloch- und ösenförmige Öffnungen, die beiden Spalthälften teilen sich erneut, ohne aber dabei den Zusammenhang zu verlieren, und so entstehen immer mehr Ösen und Maschen an dem ursprünglich rein netzförmigen Gerüst. Während aller dieser Veränderungen lassen sich die Einzelchromosomen nicht voneinander abgrenzen.

Erst wenn der Kern eine recht beträchtliche Größe, das mehrmals Tausendfache des früheren Volumens erreicht hat, beginnen sich die Chromosomen in seinem Inneren zu isolieren, und zwar ist dieser Vorgang von erneuten chemischen Umsetzungen begleitet. Die chromosomale Substanz verliert ihre ausgesprochene Basophilie und erscheint

in der Folgezeit bei Doppelfärbungen durchweg mißfarben, als deutliches Zeichen dafür, daß in ihrem Inneren lebhaft chemische Veränderungen vorgehen, während deren Verlauf keine ausgesprochene Reaktion in der einen oder anderen Richtung statthabte. Das Chromatin nimmt jetzt basische und saure Farbstoffe gleichmäßig schlecht auf und läßt sich nur mittels der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode wirklich klar und deutlich darstellen, außerdem auch mittels des Gentianaviolett, das nach meiner Erfahrung eine gewisse Mittelstellung zwischen den basischen und sauren Farbstoffen einnimmt.

Gleichzeitig mit diesen chemischen Veränderungen lassen sich auch neue morphologische Umgestaltungen beobachten. Zunächst verschwinden einzelne der das Kerngerüst bildenden Fäden, sie schmelzen ab und gehen unter. Dadurch erscheinen die Einzelchromosomen, in deren Innerem das Netzwerk noch die frühere Dichte bewahrt, wieder abgrenzbar, sie sind wesentlich größer als in der Zeit unmittelbar nach ihrer Entstehung durch Zerfall des dicken richtungslosen Knäuels, zeigen aber im übrigen den nämlichen Bau wie dort; sie bestehen nur aus seitlichen Ausläufern, bilden die bekannten Lampenzylinderputzerformen und liegen paarweise zu je zwei ineinander geschlungen. Mit ihrem Wiedererkennbarwerden ist das hauptsächlichste Wachstum des Kernes beendet; bis zu diesem Zeitpunkt haben sich Kern und Plasma, das letztere allerdings etwas stärker vergrößert, erst jetzt beginnt die Ablagerung des gelben Dotters in der Oocyte und damit das äußerst rasche Wachstum des Plasmaleibes, während der Kern nur mehr wenig an Größe zunimmt. Er verändert in der Folgezeit hauptsächlich seine Form gibt auch seine bis dahin stets zentrale Lage auf und rückt an die Oberfläche der Oocyte. Ob diese Ortsveränderung aktiv oder passiv erfolgt, läßt sich nicht entscheiden, jedenfalls bleibt die Oberfläche des Kernes stets glatt und ungefalted, irgendwelche pseudopodienähnliche Vorstülpungen lassen sich an einwandfrei fixierten Präparaten nicht beobachten. Die Kernmembran bleibt während der ganzen Eientwicklung stets deutlich nachweisbar erhalten.

Nach und nach gehen immer mehr seitliche Ausläufer unter und in gleichem Maße gewinnen die Einzelchromosomen an Deutlichkeit. Bald liegen sie wieder als vollständig isolierte Einzelgebilde bzw. Paare im Kernsaft, sie zeigen nach wie vor Lampenzylinderputzerformen, die seitlichen Ausläufer erscheinen mißfarbig und

erst gegen das Ende der Eientwicklung, wenn die Größe der Chromosomen schon recht erheblich abgenommen hat, tritt in ihrem Inneren wieder eine Körnerreihe auf, die sich ausgesprochen basichromatisch färbt, also das typische Verhalten des Chromosomenchromatins während der Mitosen zeigt.

Mit der zunehmenden Größenverringering rücken die Chromosomen mehr und mehr in der Kernmitte zusammen und bilden dort einen sich rasch verkleinernden Chromosomenhaufen, der von einer mehr oder weniger breiten Kernsaftzone — auf das Verhalten der Nukleolen komme ich später im Zusammenhang zu sprechen — umgeben wird. Leider gelang es mir nicht, beim Olm in diesen späten Eientwicklungsstadien die Anzahl der Chromosomen, bzw. Chromosomenpaare sicher festzustellen; die vorgefundenen Zahlenverhältnisse lassen es aber äußerst wahrscheinlich erscheinen, daß auch jetzt noch 18, also die Normalzahl, längsgespaltener Chromosomen vorhanden sind. Demnach haben die Kernschleifen während des ganzen langen Bestehens des gleichmäßig den ganzen Kern durchsetzenden Gerüsts keine Veränderungen in bezug auf Zahl und gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis durchgemacht, eine Konjugation hat bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht stattgefunden. Die an anderen Objekten gesammelten Erfahrungen, auch meine eigenen an Triton und Salamandra erhobenen Befunde gestatten den Schluß, daß auch beim Olm in der Folgezeit eine weitere Rückbildung der Chromosomen erfolgt, bis diese wieder ausschließlich aus Basichromatin bestehen und die nämliche Größe wie in den Spermatogonien besitzen, dann erst treten sie in die erste Reifungsteilung ein.

Deutlicher als bei anderen Arten kommt also in der Eireifung bei Amphibien die Tatsache zum Ausdruck, daß das, was wir gewöhnlich als Chromosomenchromatin zu bezeichnen pflegen, keine Substanz von dauernd gleichbleibender Zusammensetzung und Reaktion ist. Unabhängig von allen durch die verschiedene Fixierung bedingten Veränderungen, können wir einzig und allein auf Grund des färbereichen Verhaltens zwei Arten von Chromatin unterscheiden, saures, das sich mittels der typischen Kernfarbstoffe und auch der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode darstellen läßt, das man als Basichromatin bezeichnet, und basisches, welches in der Hauptsache saure Plasmafarben aufnimmt, das Oxychromatin. Dieses letztere läßt sich mittels der HEIDENHAIN'schen Methode nicht darstellen, es nimmt jedoch bei Abwesenheit saurer Farbstoffe auch typische Kernfarben, so besonders das Safranin, in geringem Maße auf.

Diese beiden eben gekennzeichneten Chromatinarten sind jedoch nicht zwei völlig verschiedene Substanzen, sondern stellen nur verschiedene Zustände eines und desselben Stoffes dar und können ineinander übergehen, offenbar entsteht das Basichromatin aus dem Oxychromatin durch Aufnahme von Phosphorsäure. Die Chromosomen der Teilungen sind also sehr säurereich, wohingegen das Chromatin in den interkinetischen Stadien, zu denen man ja auch die zweite Wachstumsperiode der Oocyte rechnen darf, sich sehr verschieden verhält, je nach den Aufgaben, die der Kern gerade zu verrichten hat. Dementsprechend sind hier auch die Ergebnisse der Färbungen verschieden, je nachdem Grad der Entwicklung, auf dem sich die Eizelle befindet.

Ich will hier nicht im einzelnen auf die vorgefundenen verwickelten Verhältnisse eingehen, sondern nur das eine betonen, daß das verschiedene färberische Verhalten des Chromosomenchromatins uns nicht dazu verführen darf, in Fällen, in denen das ganze Kerninnere nur von oxychromatischen, also mit den gewöhnlichen Kernfarben bei Anwesenheit saurer Plasmafarben nicht darstellbaren Strukturen erfüllt ist, von einem Verschwinden oder einer Auflösung der Chromosomen zu reden. Die Entwicklungsvorgänge des Urodeleneies zeigen vielmehr deutlich genug, daß während der tiefgreifenden morphologischen Veränderungen, welche die Chromosomen durchlaufen, auch sehr erhebliche chemische Umsetzungen stattfinden, die sich in dem färberischen Verhalten deutlich kennzeichnen.

Die Kontinuität der geformten chromatischen Substanz läßt sich während des ganzen Oocytenwachstums bei Urodelen beweisen; sie wird durch kein Zerstäubungsstadium unterbrochen. Gegenteilige Befunde können entweder dadurch bedingt sein, daß das Oxychromatin als solches nicht als Chromosomenchromatin erkannt, sondern für Strukturen des Kernsaftes gehalten wird, oder aber dadurch, daß zu den Untersuchungen ungeeignetes Material, zum Teil nach unzureichender Fixierung verwendet wird. Durch Schädigungen, denen das betreffende Tier während des Lebens ausgesetzt wurde, insbesondere durch den Einfluß der Gefangenschaft, können schwerwiegende Veränderungen an den Ovarien hervorgerufen werden, die zum Untergang zahlreicher Oocyten führen. Dieser beginnt häufig mit dem vollkommenen Zerfall des Chromatins. Außerdem aber wird durch Osmiumsäure das reine Oxychromatin vollkommen zerstört, Kerne mit vollausgebildetem oxychromatischen Netzwerk erscheinen

nach Behandlung mit allen osmiumsäurehaltigen Konservierungsmitteln vollkommen homogen und können so eine Zerstäubung des Chromatins vortäuschen.

Was nun die Nukleolen betrifft, so zeigen sie in jeder Hinsicht, sowohl in bezug auf ihr Vorkommen überhaupt als auch auf ihr Wachstum und die Farbreaktion, ein mehr oder weniger deutliches Abhängigkeitsverhältnis von den Chromosomen, jedoch nur insofern, als die Kernkörper offenbar aus Substanzen gebildet werden, die das Chromosomenchromatin absondert. Niemals dagegen, und das will ich gleich hier betonen, läßt sich die Entstehung eines Chromosoms oder eines Teiles eines solchen aus einem Nukleolus beobachten, ebensowenig die Umwandlung eines Kernkörpers in ein Chromosom.

Oxychromatische „echte Nukleolen“, wie wir sie in den Somazellen der meisten Tiere finden, kommen in den Keimzellen des Olms und der beiden anderen von mir untersuchten Arten als selbständige Gebilde nicht vor. Die Nukleolen werden in ihnen vielmehr nur von ausgesprochen basichromatischen Stoffen gebildet, denen sich in bestimmten Zeiten oxychromatische Pfropfnukleolen (Paranukleolen) anlagern können.

In den jüngsten Oocyten finden sich während der ersten Wachstumsperiode anfangs keine, später gewöhnlich ein bis zwei, selten mehr kleine, kaum 2μ im Durchmesser haltende Kernkörper, sie lassen sich schwer, häufig überhaupt nicht von den basophilen, dem oxychromatischen Gerüst angelagerten Chromatinklumpen unterscheiden. Erst während und nach der Ausbildung des dünnen richtungslosen Knäuels läßt sich ihre Anwesenheit mit voller Sicherheit beweisen; hier finden sich gewöhnlich ein bis zwei, nur ausnahmsweise mehr kleine Nukleolen frei im Kernsaft liegend. Auch während der ersten Zeit der polaren Orientierung des Knäuels bleibt dieser Zustand noch erhalten.

Erst wenn während des Fortschreitens der Entwicklung die seitlichen Ausläufer am Chromatinknäuel entstehen und mit ihrer stärkeren Entwicklung die basichromatische Substanz aus den Chromosomen zu schwinden beginnt, treten zahlreiche neue Nukleolen auf, und zwar sowohl im Kerninneren als auch unmittelbar unterhalb der Membran. Diese Vermehrung der Kernkörper hält in der Folgezeit so lange an, bis alles Basichromatin aus den Chromosomen verschwunden ist und das von den seitlichen Ausläufern gebildete oxychromatische Gerüst gleichmäßig den ganzen Kern durchsetzt. Dann finden sich allenthalben im Kern Nukleolen in großer Anzahl, die im Inneren

gelegenen sind meist kugelförmig, seltener unregelmäßig höckerig gestaltet; sie zeigen konzentrische Schichtung, die größeren von ihnen außerdem deutliche Vakuolisierung. Die Randnukleolen sind größtenteils der Kernmembran unmittelbar angelagert und dementsprechend einseitig abgeplattet, halbmondförmig.

Während des nun folgenden starken Kernwachstums und der Umwandlung des oxychromatischen in das basichromatische Netzwerk verschwinden die Nukleolen aus dem Inneren des Kernes fast vollkommen, sie liegen dann durchweg unterhalb der Membran, sind dieser aber nicht mehr angelagert, sondern von ihr durch einen schmalen Kernsafttraum getrennt und erscheinen jetzt wieder kreisförmig, ihre Oberfläche ist glatt, nur hier und da als Folge der Vakuolenbildung höckerig aufgetrieben. Zunächst erfährt ihre Zahl jetzt keine oder wenigstens nur eine äußerst geringe Vermehrung, dagegen vergrößert sich ihr Durchmesser etwa im gleichen Maße wie der Kern an Größe zunimmt.

Wenn sich dann später das Kernwachstum verlangsamt, die Einzelchromosomen sich zu isolieren und in der Kernmitte zusammenzurücken beginnen, dann erfährt die Zahl der Nukleolen eine sehr erhebliche Vermehrung. Ganz große Kernkörper von bis zu 20 μ Durchmesser liegen noch immer unterhalb der Kernmembran, kleine und kleinste entstehen im ganzen Kerninneren im Bereiche der Chromosomen, größtenteils sind sie den seitlichen Ausläufern angelagert und man kann deutlich beobachten, wie bei deren Abschmelzen unmittelbar neue Nukleolen gebildet werden. Diese sind anfangs meist klein, verschmelzen aber zu mehreren miteinander und dienen so größeren und größten Nukleolen zur Entstehung. Gleichzeitig zerfließen aber zahlreiche Nukleolen und gehen im Kernsaft unter.

Während des Zusammenrückens der Chromosomen in der Kernmitte findet sich die überwiegende Mehrzahl der großen Nukleolen am Rande des zentralen Chromosomenhaufens, nur vereinzelte bleiben unterhalb der Kernmembran oder nahe an ihr in der breiten, die Chromosomen umgebenden Kernsaftzone liegen. Dabei verringert sich die Menge der großen Nukleolen zusehends, während gleichzeitig kleine und kleinste Kernkörper dauernd in der unmittelbaren Umgebung der Chromosomen durch das ständig fortschreitende Abschmelzen der seitlichen Ausläufer neu gebildet werden.

Die Gesamtzahl der in einem Keimbläschen enthaltenen Nukleolen unterliegt, ganz abgesehen von den sonstigen Veränderungen,

offenbar auch starken individuellen Schwankungen; zu Beginn der Ausbildung des oxychromatischen Netzwerkes, also dann, wenn die polare Orientierung des Knäuels zu verschwinden beginnt, beträgt sie etwa 10—30, später, wenn das oxychromatische Gerüst den Kern vollkommen gleichmäßig durchsetzt, 400—600. Im Zustand der höchsten Ausbildung, also dann, wenn die wieder deutlich isolierten Chromosomen noch im ganzen Kern verteilt sind und eben in der Kernmitte zusammenzurücken beginnen, finden sich ungefähr 1000 bis 1300 große Nukleolen neben unzählbaren kleinen, später in den letzten von mir beim Olm beobachteten Entwicklungsstadien nur mehr 500—600, und auch diese gehen, wie die Beobachtungen an Tritonen und Salamandra lehren, bis zum Beginn der ersten Reifungsteilung noch zugrunde, wenn sie einsetzt, sind im Kern keine Nukleolen mehr vorhanden, sondern nur noch die kleinen, ausschließlich aus Basichromatin bestehenden Chromosomen.

Während der ersten Zeit der Oocytenentwicklung vermehrt sich also die Zahl und Masse der Nukleolen fortdauernd, jedoch in den einzelnen Entwicklungsphasen ganz verschieden stark. Wir können zwei lebhaftere Vermehrungen unterscheiden, die erste findet während der Ausbildung des oxychromatischen Netzwerkes, die zweite während der Rückbildung der Chromosomen statt. Der Zerfall der Nukleolen, ihre Auflösung beginnt gleichzeitig mit der Rückbildung der Chromosomen, er ist anfangs nur gering und der durch ihn gesetzte Ausfall ist zunächst noch kleiner als die Neubildung, wird aber immer stärker und stärker, während gleichzeitig mit der zunehmenden Verkleinerung der Chromosomen die Neubildung von Nukleolen stark nachläßt und schließlich ganz aufhört.

Wollten wir die Gesamtmasse der jeweils im Ei enthaltenen Nukleolarsubstanz und ihre Entwicklung in Form einer Kurve darstellen, so würde diese anfangs sehr langsam, dann rasch, später nur äußerst langsam und dann wieder sehr stark ansteigen, bis sie schließlich einen Höhepunkt erreicht, von dem aus sie langsam, aber mit stetig zunehmender Schnelligkeit abfällt. Trotz der Verschiedenheiten in den einzelnen Perioden ist also die Nukleolenvermehrung eine kontinuierliche und keine schubweise, es findet nicht, wie dies ja hauptsächlich von CARNOY und LEBRUN behauptet wurde, eine periodische Neubildung und Auflösung von Nukleolarsubstanz statt, die durch eine mehrgipflige Kurve dargestellt würde.

Was die Größenverhältnisse betrifft, so ist die Nukleolengröße im

ganzen direkt proportional der Kerngröße, das heißt in kleineren Kernen sind die Kernkörper kleiner, in größeren größer. Diese Regel trifft jedoch nur auf die jeweils größten in einem Kern befindlichen Nukleolen zu, neben ihnen finden sich immer auch noch kleinere, häufig herab bis zu solchen, die gerade noch nachgewiesen werden können. Im allgemeinen hat aber die Nukleolengröße mit dem Beginn der Rückbildung der Chromosomen ihren Höhepunkt erreicht; schon zu dieser Zeit finden sich Kernkörper von bis zu 20 μ Durchmesser, größere Einzelgebilde lassen sich auch in der Folgezeit kaum nachweisen. Vom angegebenen Zeitpunkt ab vermehrt sich also hauptsächlich noch die Zahl, nicht aber der Umfang der größten Nukleolen. Die kleineren nehmen selbstverständlich auch dann noch dauernd an Größe zu.

Die Grundsubstanz der Nukleolen färbt sich durchweg basichromatisch, und zwar um so stärker, je größer der einzelne Kernkörper ist; der Inhalt der Vakuolen erscheint gleichfalls basichromatisch, jedoch wesentlich heller. In der ersten Zeit ihres Entstehens sind die Nukleolen meist homogen, die Vakuolisierung beginnt erst später und nimmt mit zunehmender Größe zu, ja in vielen Fällen gewinnt man den Eindruck, als ob das ganze Wachstum der Kernkörper nur auf einer Ausdehnung der Vakuolen, nicht aber auf einer Vermehrung der Grundsubstanz beruhe. Oft bestehen die größten Nukleolen nur aus einer feinen schaumigen Masse, die sich nicht mehr stark färbt, und zwar zeigen die Kernkörper dieses Verhalten stets dann, wenn sie zu zerfallen beginnen.

Der Untergang der Kernkörper wird gewöhnlich durch die Ausbildung von einem oder mehreren knospenförmigen Vorsprüngen eingeleitet, diese verlängern sich in der Folge mehr und mehr, der Nukleolus bildet gewissermaßen pseudopodienartige Auswüchse, die untereinander wieder verschmelzen können und so zur Bildung ringförmiger Figuren führen. Schließlich stellt der ganze Kernkörper ein länglich wurstförmiges, sehr schwach färbbares Gebilde dar, das endlich zerfällt und vollkommen im Kernsaft untergeht. Bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode erscheinen alle diese Bilder tief-schwarz und können deshalb mit einzelnen der seitlichen Chromosomenausläufer verwechselt werden. Andere Färbemethoden zeigen ebenso wie die genaue Untersuchung der vorgefundenen Bilder deutlich, daß eine Umgestaltung der Nukleolen in Chromosomen oder deren Teile niemals statthat, daß die fraglichen

Erscheinungen vielmehr stets nur Zerfallsfiguren darstellen, die zum völligen Untergang der Nukleolen führen.

In bestimmten Zeiten der Eientwicklung, nämlich dann, wenn die seitlichen Ausläufer der Chromosomen abschmelzen, treten an den basichromatischen Nukleolen mehr oder weniger große, deutlich oxychromatische Pfropfnukleolen auf, ihre Zahl und Größe unterliegt erheblichen Schwankungen und auch sie gehen im weiteren Verlauf der Eientwicklung zusammen mit ihrem Mutternukleolus zugrunde. Ich möchte dabei ausdrücklich im Gegensatz zu LUBOSCH (1914), betonen, daß es in den späteren Stadien der Eientwicklung leicht gelingt, die Nukleolen mit Methylgrün dunkelgrün darzustellen, und zwar auch dann, wenn saure und basische Farbstoffe gleichzeitig angewendet werden, so daß das Wohlvermögen der einzelnen Kernbestandteile zum Ausdruck kommen kann. Mit besonderem Vorteil benutzte ich eine Mischung von Methylgrün und Eosin, bei deren Verwendung die Nukleolen leuchtend grün, die Pfropfnukleolen leuchtend rot erschienen, die sich rückbildenden Chromosomenausläufer aber mißfarben rotgrün.

Während der ganzen Eientwicklung bleiben also, wie schon erwähnt, Nukleolen und Chromosomen morphologisch voneinander unabhängig, allerdings nur insofern, als sich niemals ein Nukleolus in ein Chromosoma verwandelt oder umgekehrt. Andererseits aber erscheint es ganz zweifellos, daß beim Abschmelzen der seitlichen Chromosomenausläufer unmittelbar Nukleolen gebildet werden: dieser Vorgang läßt sich bei Anwendung der verschiedensten Färbemethoden feststellen und kann deshalb auch nicht, wie dies BUCHNER (1918) annimmt, ein Kunsterzeugnis der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode darstellen. Derartige Bilder kommen aber nur in den letzten Abschnitten der Eientwicklung zur Beobachtung, die vorher neu entstehenden Nukleolen werden frei im Kernsaft, vollkommen getrennt von den Chromosomen gebildet.

Trotz dieser morphologischen Selbständigkeit besteht jedoch dauernd ein gewisses gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis zwischen diesen beiden wichtigsten Kernbestandteilen, nämlich insofern, als mit jeder Verminderung einer Substanz in den Chromosomen eine Vermehrung der nämlichen Substanz in den Nukleolen einhergeht. Das erste Mal ist dieser Vorgang während der Ausbildung des oxychromatischen Kerngerüsts zu beobachten, wenn das Basichromatin vollkommen aus den Chromosomen verschwindet, das zweite Mal

während der Rückbildung der seitlichen Ausläufer, die ja allerdings nicht rein basichromatisch sind, aber sicherlich Basichromatin enthalten. Und gerade hier zeigt das Verhalten der Nukleolen deutlich genug das innige Abhängigkeitsverhältnis von den Chromosomen, denn von dem Augenblick an, wo die seitlichen Ausläufer, die ja zweifellos auch Oxychromatin enthalten, zurückgebildet werden, treten an den Kernkörpern die oxychromatischen Pfropfnukleolen auf.

Neben diesen Tatsachen weisen aber auch die gegenseitigen Lagebeziehungen im Kern deutlich genug auf das Wechselverhältnis zwischen Chromosomen und Nukleolen hin. Während der Zeit ihres ersten Auftretens finden sich die Kernkörper im ganzen Kern, und zwar in erster Linie in seiner Mitte zwischen den Chromosomen. Sie verschwinden von dort erst mit der stärkeren Ausbreitung der seitlichen Ausläufer, während sich gleichzeitig die Zahl der Randnukleolen vermehrt. Es erscheint äußerst wahrscheinlich, daß die Kernkörper dabei durch das sich ausbreitende Netzwerk an die Randpartien verdrängt werden, obwohl auch mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß sie im Kerninneren resorbiert und am Rande neu gebildet werden, wengleich keinerlei Zeichen für ein solches Vorkommnis sprechen.

In den folgenden Entwicklungsabschnitten sind Nukleolen im Kerninneren äußerst selten, auch in der Zeit der stärksten Vermehrung finden sich die großen Kernkörper nur am Rande des Chromosomenhaufens, also solange dieser das ganze Kerninnere einnimmt, unmittelbar unterhalb der Membran, später aber in der peripheren Kernsaftzone. Während dieser Vorgänge treten im Bereiche der Chromosomen selbst massenhaft Abschmelzungsnukleolen auf, die zu mehreren zusammenfließen, offenbar nach der Peripherie gedrängt werden und dort durch weitere Verschmelzung zur Neubildung der großen Nukleolen führen.

Ob beim Zusammenrücken der Chromosomen eine Wanderung der großen Nukleolen von der Peripherie nach der Kernmitte zu erfolgt, läßt sich nicht entscheiden, mir erscheint ein solcher Vorgang äußerst fraglich. Bei der massenhaft stattfindenden Neubildung ist es wohl wahrscheinlicher, daß jeweils die peripheren Kernkörper resorbiert, aufgelöst werden, während in der nächsten Umgebung der Chromosomen durch Zusammenfließen kleinerer neue große Nukleolen entstehen. Besonders in den Eiern der Tritonen finden sich zahlreiche Kernbilder, welche eine solche Möglichkeit sehr wahr-

scheinlich machen, aber auch bei den beiden anderen von mir untersuchten Urodelenarten wird der angenommene Vorgang in keiner Weise widerlegt.

Eine gewisse Ausnahme von der Regel, daß in der Eientwicklung der Urodelen die Abnahme irgendeiner Substanz in den Chromosomen von einer Zunahme der nämlichen Substanz in den Nukleolen begleitet ist, scheint nur während der Umwandlung des oxychromatischen in das basichromatische Netzwerk stattzufinden, denn hier sehen wir in den Chromosomen die Affinität für basische Farbstoffe zunehmen, während sich gleichzeitig die basichromatischen Nukleolen vergrößern. Dabei findet aber keine Abgabe von Oxychromatin aus den Chromosomen statt, sondern es handelt sich bei ihnen lediglich um eine Umwandlung des Oxychromatins in Basichromatin, die wahrscheinlich einfach durch Aufnahme von Säure bewirkt wird. Offenbar ist in diesem Entwicklungsabschnitt der ganze Kern sehr säurereich und dementsprechend reagiert jedwede neugebildete Substanz sauer, ist also basichromatisch. Und gerade in dieser Zeit findet während des Wachstums eine nur äußerst geringe Substanzabgabe von seiten der Chromosomen statt, beobachten läßt sie sich überhaupt nicht, und damit im Zusammenhang steht das ganz langsame Wachstum, welches die Nukleolarsubstanz während dieses Abschnittes erfährt.

Alle die eben angeführten Tatsachen lassen es demnach als äußerst wahrscheinlich erscheinen, daß die Nukleolen von Stoffen gebildet werden, die von der auf den Kernschleifen angesammelten Chromatinmenge abgedindert werden. Die Abgabe kann dabei unmittelbar erfolgen, so in der letzten Zeit der Eireifung, wo sich die Entstehung der Abschmelzungsnukleolen feststellen läßt, oder aber in einer für unsere Hilfsmittel nicht nachweisbaren Form, also wohl im gelösten Zustand durch Vermittlung des Kernsaftes.

Als weitere Entstehungsmöglichkeit käme zunächst eine von den Chromosomen unabhängige Bildung von Nukleolen im Kerninneren in Frage, die jedoch wegen der tatsächlich nachweisbaren Wechselbeziehungen zwischen Chromosomenchromatin und Kernkörpern kaum irgendwelche Wahrscheinlichkeit für sich hat. Aus dem nämlichen Grunde dürfen wir wohl auch nicht annehmen, so wie dies MONTGOMERY (1899) tut, daß die Kernkörper durch unmittelbare Aufnahme von Plasmasubstanzen gebildet werden. Eine solche Entstehungsmöglichkeit fiele nur während der ersten Zeit der Eientwicklung in den Bereich der Möglichkeit, wo die halbmondförmigen

Randnukleolen der Kernmembran angedrückt sind und so mit einer größeren Fläche ziemlich nahe mit dem Zelleib in Berührung kommen. Die fragliche Anlagerung läßt sich aber nur in einem ganz kurzen Zeitabschnitt der Eientwicklung beobachten, nämlich während der letzten Stadien der polaren Orientierung und darüber hinaus bis zur Ausbildung des oxychromatischen Netzwerkes. Allerdings findet gerade da eine sehr lebhaftere Nukleolenneubildung statt, aber nur ein sehr kleiner Teil dieser neu entstehenden Kernkörper zeigt die beschriebene Lagerung, die Mehrzahl von ihnen entsteht und wächst mehr oder weniger weit von der Membran entfernt, zum Teil tief im Inneren des Kernes und beweist so deutlich, daß auch hier Neubildung von Nukleolarsubstanz unmittelbar im Kernsaft durch Ansammlung von im Kern suspendierten Substanzen erfolgt. Da sich aber diese zentral gelegenen, bzw. alle Nukleolen, die keinerlei Beziehungen zur Membran und dem Plasmaleib zeigen, in keiner Weise von den halbmondförmigen Randnukleolen unterscheiden, so ist eigentlich auch kein Grund vorhanden, für beide eine verschiedene Entstehungsart anzunehmen. Und da die zentralen Nukleolen die zu ihrem Aufbau nötigen Substanzen sicher aus dem Kern beziehen, so muß für die peripheren wohl auch der gleiche Entstehungsmodus angenommen werden. Der Kernsaft dient eben zur Übermittlung der vom Chromosomenchromatin, wahrscheinlich der einzigen aktiven Kernsubstanz, abgesonderten Massen auf die Nukleolen.

Demnach können wir die Nukleolen als reine Erzeugnisse der Kerntätigkeit auffassen, aufgebaut aus Substanzen, die vom Chromosomenchromatin abgesondert werden. Mit dieser Feststellung ist jedoch nicht die Frage nach der Bedeutung geklärt, die den Nukleolen während des Kernwachstums zukommt. Nach den eben mitgeteilten Befunden kann ich mich nicht der Ansicht HAECKERS anschließen, der in den Nukleolen wertlose Abfallprodukte sieht, aber auch nicht der Meinung JÖRGENSENS, der in ihnen aktive Zellorganellen erblickt. Alle Strukturen der Kernkörper sprechen mehr für ihre passive als ihre aktive Rolle. Schon die konzentrische Schichtung, die während der Entstehung häufig zu beobachten ist, läßt es ebenso wie das Auftreten und Verhalten der Pfropfnukleolen wahrscheinlich erscheinen, daß die Vergrößerung durch appositionelles Wachstum erfolgt, das ja auch mehr den Charakter des Passiven an sich trägt, erinnert es doch an die Vergrößerung der Kristalle. Die

Vakuolisierung, die schon bald nach der Entstehung der Kernkörper beginnt und dann zunächst mit dem weiteren Wachstum parallel geht, um schließlich unmittelbar vor dem Zerfall ihren Höhepunkt zu erreichen, weist gleichfalls schon früh auf den beginnenden Untergang hin; wahrscheinlich dringt Kernsaft in die Nukleolen ein und resorbiert ihre Substanz mehr und mehr, bis dann schließlich das ganze im höchsten Grade vakuolisierte schaumige Gebilde zerfließt, zerfällt und aufgelöst wird. Dieser Zerfall der Nukleolen findet besonders während der letzten Zeit der Eientwicklung statt, er führt schließlich zu einem völligen Verschwinden aller Kernkörper und kann nicht gut als Ausdruck einer aktiven Tätigkeit angesehen werden.

Auch die Lage der Kernkörper im Kerninneren spricht stark gegen ihre aktive Beteiligung am Zellstoffwechsel. Wenn sie wirklich als selbständige Zellorganellen in unmittelbaren Beziehungen zum Plasmaleib ständen, dann müßten sie sich stets unmittelbar unterhalb der Kernmembran, ihr möglichst dicht angelagert, finden, denn nur so könnte der Einfluß auf das Plasma voll und ganz zur Geltung kommen. Im Gegensatz dazu liegen die Nukleolen aber stets in unmittelbarer Umgebung der Chromosomen, sie entfernen sich besonders in der letzten Zeit des Oocytenwachstums, wenn die Hauptmasse des Dotters gebildet wird, am weitesten von der Kernmembran, also gerade in einer Zeit, in der ihr Einfluß auf den Zelleib am größten sein müßte.

Daß die Nukleolen im Keimbläschen der Amphibien niemals in Chromosomen oder Teile von solchen umgewandelt werden, beweist erstens der Umstand, daß sich ja ihr Untergang unmittelbar beobachten läßt, er führt, auch wenn er unter Bildung von faden- und wurstförmigen Körpern verläuft, immer zur völligen Auflösung, und zweitens die Tatsache, daß die Chromosomen während des ganzen Kernwachstums nachweisbar sind, wenn sie auch nicht immer deutlich voneinander abgegrenzt werden können, so verschwinden sie doch niemals oder werden in Nukleolen umgewandelt.

Wenn wir nun aber auch die Nukleolen auf Grund ihres morphologischen und chemischen Verhaltens als passive Strukturen bezeichnen müssen, so ist damit noch nicht gesagt, daß ihre Substanz vollkommen wertlos für den Zellhaushalt ist. Im Gegenteil, es erscheint äußerst wahrscheinlich, daß die Nukleolarsubstanz auf irgendeine Art und Weise in gelöster Form aus dem Kern in das Plasma gelangt und dort zum Aufbau des Dotters, vielleicht auch der Plastosomen verwendet wird.

Ich will mich jedoch hier nicht weiter mit theoretischen Spekulationen befassen, sondern verweise auf meine ausführliche Arbeit, besonders auch in bezug auf die Einzelheiten der hier mitgeteilten Befunde.

Leipzig, November 1919.

Erwähnte Arbeiten.

- BORN, G., 1894: Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43.
- BUCHNER, P., 1918: Vergleichende Eistudien I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91.
- CARNOY, I. B., et LEBRUN, H., 1897—1902: La Cytodiérèse de Poëuf. La Cellule Bd. 12—20.
- FICK, R., 1899: Mitteilungen über die Eireifung der Amphibien. Verh. der Anat. Ges. in Tübingen.
- HAECKER, V., 1907: Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse u. Fortschritte d. Zool. Bd. 1 (u. a. a. O.).
- JANSENS, F. A., 1904: Das chromatische Element während der Entwicklung des Oocyts bei Triton. Anat. Anz. Bd. 24.
- JÖRGENSEN, M., 1910: Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von *Proteus anguineus*, Grottenolm). Festschr. f. R. HERTWIG, Jena.
- JÖRGENSEN, M., 1913: Zellenstudien I—III. Arch. f. Zellforschg. Bd. 10.
- LUBOSCH, W., 1902: Über die Nukleolarsubstanz des reifenden Tritoneneies. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. Bd. 37.
- LUBOSCH, W., 1914: Über die Eireifung der Metazoen. Ergebn. der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 21.
- MONTGOMERY, 1899: Comparative cytological studies with especial regard to the Morphologie of the Nucleolus. Journ. of Morph. Bd. 15.
- RHODE, 1903: Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 56.
- RÜCKERT, J., 1892: Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. 7.
- STIEVE, H., 1919: Die Spermatogenese des Grottenolms. Anat. Anz. Bd. 51.
- STIEVE, H., 1920: Die Entwicklung der Keimzellen des Grottenolms (*Proteus anguineus*). 1. Teil. Die Spermatocytogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93.
- VEJDOWSKY, T., 1911—12: Zum Problem der Vererbungsträger. Kgl. böhmische Gesellschaft der Wissenschaften, Prag.

Nachdruck verboten.

Über eine neue Varietät der Art. radialis.

Von Dr. ALFONS M. SANKOTT.

Mit 6 Abbildungen.

Aus dem II. Anat. Institut der Wiener Universität.

Im Wintersemester 1915/16 wurde an der linken oberen Extremität eines erwachsenen Individuums eine Varietät der Art. radialis beobachtet¹⁾, die, soweit ich sehe, bisher noch nicht beschrieben wurde.

Die Zweige der Art. axillaris und der Art. brachialis verhielten sich in dem Falle bis auf die Art. circumflexa scapulae normal. Diese Arterie entsprang mit zwei Wurzeln. Die eine Wurzel zweigte an normaler Stelle von der Art. subscapularis ab. Die zweite, stärkere entsprang aus der Art. axillaris direkt. Ihr Ursprung befand sich distal von dem der Art. subscapularis und unmittelbar proximal von dem der Art. circumflexa humeri posterior. Beide Wurzeln vereinigten sich vor dem Eintritt in die mediale Achsellücke zu einem einheitlichen Gefäßstamm, der mit Rücksicht auf seine Lage und seinen Verlauf als Art. circumflexa scapulae zu bezeichnen ist.

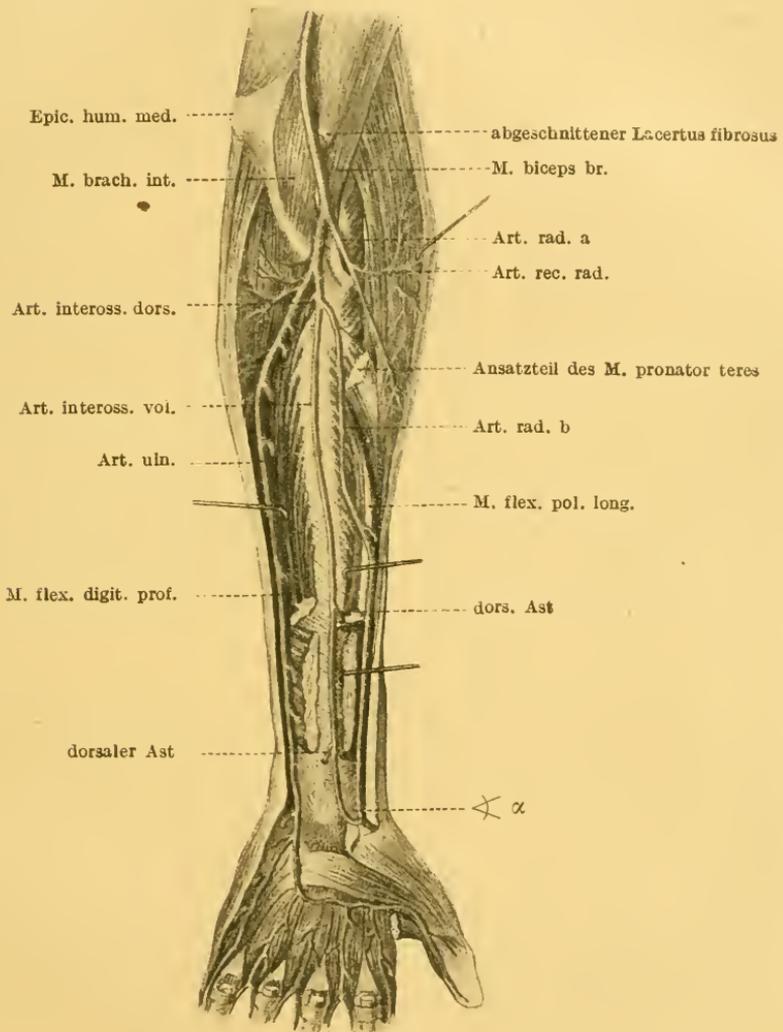
Bezüglich der Zweige, welche die Armarterie in der Fossa cubitalis abgibt, ist folgendes zu bemerken (vgl. die Abb. des Präp.).

Ungefähr an der Stelle, an der man den Ursprung der Art. radialis suchen würde, zweigte eine Arterie ab, die sehr viel dünner war als eine normale Art. radialis. Ich nenne diese Arterie Art. radialis a. Sie versorgte, nachdem sie die Art. recurrens radialis abgegeben hatte, die Bäuche der radialen Muskelgruppe des Vorderarmes, das heißt, sie verhielt sich in dieser Beziehung so wie der proximale Abschnitt einer normalen Art. radialis.

Die übrigen in der Ellbogenbeuge entspringenden Arterienzweige zeigten keine Abweichung von der Norm. Dies gilt auch für die Art. interossea communis, die sich unter einem spitzen Winkel an

1) Die Extremität wurde von stud. med. Prof. FRANZ VOGEL auspräpariert. Dabei beobachtete er die Varietät. Er konnte aber dem Auftrage, sie zu beschreiben, nicht nachkommen, da er anderweitig in Anspruch genommen war. Deshalb beschreibe ich auf Wunsch meines Chefs diesen Fall.

normaler Stelle in die Art. interossea dorsalis und volaris teilte. Während die erstere normale Verlaufs- und Verästelungsverhältnisse darbot, entsandte die letztere kurz nach ihrem Ursprung einen ab-



normen Ast, den ich Art. radialis b nennen will. Der Ursprung dieser Arterie war ebenso wie der der Art. interossea volaris vom M. pronator teres bedeckt. Die Art. radialis b verlief eine kurze Strecke weit unter diesem Muskel in radialer und distaler Richtung und gelangte dann distal von der Insertionsstelle dieses Muskels in den Sulcus

antibrachii radialis. Von dieser Stelle an verhielt sie sich, was ihren Verlauf und ihre Lage im Sulcus antibr. rad. anbelangt, wie der gleiche Verlaufsabschnitt einer normalen Art. radialis.

Der Verlauf der Art. interossea volaris war bis zum M. pronator quadratus ein durchaus normaler. Am proximalen Rande dieses Muskels aber gabelte sich die Arterie in zwei gleichstarke Äste. Der eine von diesen beiden, der dorsalwärts verlief, ging, nachdem er die Membrana interossea durchbohrt hatte, in das Rete carpi dorsale über. Der andere bildete die unmittelbare Fortsetzung der Art. interossea volaris und verlief zwischen dem M. pronator quadr. und der Membr. interossea in distaler Richtung. Nachdem er den distalen Rand des M. pronator quadr. erreicht hatte, teilte er sich in zwei ungleichstarke Zweige. Der schwächere der beiden zog in dorsaler Richtung durch eine Lücke der Membr. interossea hindurch und gelangte zum Rete carpi dorsale. Der stärkere hingegen trat am distalen Rande des Muskels hervor, verlief noch eine Strecke weit parallel der Längsachse des Vorderarmes distalwärts, bog sodann unmittelbar proximal vom distalen Radiusende gegen die Art. radialis b um und vereinigte sich mit ihr unter einem stumpfen Winkel ($\sphericalangle \alpha$).

Verstärkt durch diesen Zufluß, verhielt sich die Fortsetzung der Art. radialis b wie der Handteil einer normal entspringenden Art. radialis, nur fehlte, wie das ja nicht gar so selten vorkommt, der Ramus superficialis volaris.

In dem vorliegenden Fall war somit keine einheitliche Art. radialis vorhanden. Ihre Stelle vertraten vielmehr die beiden von mir mit a und b bezeichneten Arterien. Dabei erhielt die letztere unmittelbar vor ihrem Übergang auf die Hand einen Zufluß aus dem Endaste der Art. interossea volaris.

Wenn ich nun auch keinen dem oben beschriebenen vollkommen gleichen Fall von Radialisvarietät in der Literatur erwähnt fand, so wird doch von GRUBER (13) und KADYI (21) über Fälle berichtet, welche dem hier mitgeteilten ähnlich sind.

GRUBER (13) beschreibt seinen Fall wie folgt: „... Nachdem sie“ (Art. brachialis) „die oberflächliche Sehne des Biceps brachii von hinten gekreuzt hat und in die Fossa cubiti angelangt ist, schickt sie 14—15“ über der Teilung in ihre Endäste die rudimentäre Radialis vorn und lateralwärts, gleich darunter die Recurrens radialis hinten und lateralwärts . . . ab.“ „... Die rudimentäre Radialis reicht nur bis zur Mitte des Unterarmes herab, ist 3“ 6“ lang und sehr schwach

(am Anfang $\frac{3}{4}$ ''' dick). Dieselbe gibt Zweige dem Brachioradialis, den Radiales externi, dem Pronator teres und endigt gleich unter des letzteren Insertion in der Radialportion des Flexor digitorum sublimis.“

In diesem Fall war auch eine Art. mediana vorhanden. Sie teilte sich in einen medialen und lateralen Ast. Von letzterem heißt es dann weiter: „. . . der laterale Ast setzt die Richtung des Anfanges der Arterie fort, läuft schräg lateral- und abwärts durch die Fossa cubiti und dringt unter dem Brachioradialis und den Radiales externi rückwärts. Er liegt zuerst hinter dem Pronator teres, dann über dessen Insertion auf dem Supinator, gibt diesem Zweige, kreuzt die rudimentäre Radialis von hinten und verliert sich mit Zweigen im Brachioradialis und in den Radiales externi.“

„Die Interossea communis ist 7''' lang und $1\frac{1}{4}$ ''' dick. Sie gibt die Recurrens anterior ab und teilt sich in die sehr starke Interossea anterior und in die ungewöhnlich schwache ($\frac{3}{4}$ ''') Interossea posterior. Die Interossea anterior verläuft wie gewöhnlich. Außer den gewöhnlichen Ästen gibt sie einen oberen anormalen Ast ab, welcher den Flexor pollicis longus und die Radialportion des Flexor digitorum sublimis durchbohrt, dann unter der Insertion des Pronator teres schräg durch den Sulcus radialis seinen Weg nimmt und in den diesen Sulcus begrenzenden Muskeln sich verzweigt. Hinter dem Pronator quadratus schickt sie einen unteren anormalen Ast ab und durchbohrt endlich mit ihrem Endaste das Ligamentum interosseum, um auf den Unterarmrücken usw. zu gelangen. Der untere normale ¹⁾ Ast steigt zuletzt hinter dem genannten Muskel gerade abwärts, biegt dann radialwärts um und zieht unter dem unteren Rande dieses Muskels hinter dem Flexor pollicis longus auf dem unteren Ende des Radius quer radialwärts, setzt durch das untere Ende des Sulcus radialis und verläuft an der Handwurzel so wie der Ramus dorsalis der Norm . . .“ ²⁾.

Bei KADYI heißt es:

„Die kaum 1 mm dicke Art. radialis verlief in gewöhnlicher Weise von der Ellenbogenbeuge bis zur Epiphysenfuge des Radius, wo sie in einen vom Zwischenknochenraume her unter den Beugeschnehen quer verlaufenden $2\frac{1}{2}$ mm dicken Endast der Art. interossea einmündet . . .“

„Die rudimentäre Art. radialis des Vorderarmes gibt in ihrem ganzen Verlaufe durch den Sulcus rad. nur unbedeutende Reiserchen

1) Soll wohl „abnormale“ heißen.

2) Die Verhältnisse dieses Falles sind — ohne daß dabei auf die Art. mediana Rücksicht genommen worden wäre — im Schema I wiedergegeben.

ab, indem die umgebenden Muskeln durch einen von der Tiefe her in sie eintretenden Zweig der Art. interossea versorgt werden. Selbst die Art. recurrens rad. entspringt nicht von der Art. rad., sondern als ein der letzteren an Stärke gleicher Zweig aus der Art. cubitalis.“

Aus dieser Ausführung ist zwar nicht zu ersehen, ob unter „Art. interossea“ die Volaris oder Dorsalis gemeint ist, doch ist als höchstwahrscheinlich anzunehmen, daß hier nur die Art. interossea volaris in Betracht kommen kann, weil ein anderes Verhalten wohl besonders hervorgehoben worden wäre und im übrigen unwahrscheinlich ist. Ebenso macht KADYI keine klaren Angaben über den Ursprung der Art. recurrens radialis. Ich nehme jedoch an, daß sich deren Ursprung ähnlich wie im GRUBER'schen Fall verhalten haben wird¹⁾.

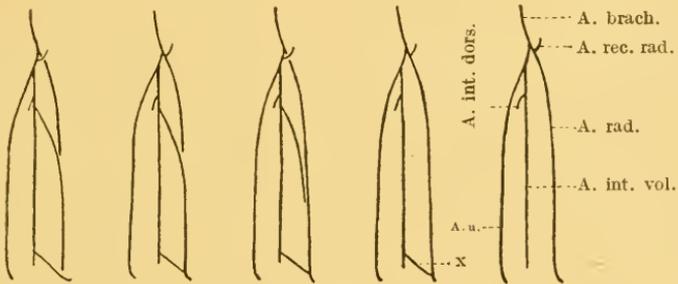
Um das bisher Gesagte und das noch Mitzuteilende verständlicher zu machen, lasse ich nun fünf schematische Abbildungen folgen. Schema I²⁾ illustriert die Verhältnisse des GRUBER'schen Falles, Schema II die des neuen von mir beschriebenen und Schema III²⁾ die des Falles von KADYI. Schema IV endlich gibt die Verhältnisse von Fällen wieder, die man nicht gar so selten zu beobachten Gelegenheit hat — ich verweise diesbezüglich auf die Angaben des Lehrbuches von RAUBER-KOPSCH — und die auch ich wiederholt zu sehen bekam. Es

1) Ich habe deshalb diesen Ast der Art. interossea volaris in ganz ähnlicher Weise, wie dies für den Fall GRUBER bei der Herstellung des Schema I geschah, auch in das Schema III eingezeichnet.

2) In den Schemen I und III ist der Ursprung der Art. recurrens radialis — wie aus der zitierten Arbeit von GRUBER hervorgeht und nach dem, was ich für dieses Gefäß des KADYI'schen Falles angenommen habe — unrichtig eingetragen. Er sollte dem der rudimentären Art. radialis viel näher liegen und würde damit ein Verhalten aufweisen, das sich an sonst normalen Präparaten öfters demonstrieren läßt. Ich habe aber absichtlich der Deutlichkeit halber in die beiden Schemen den Ursprung dieser Arterie fehlerhaft eingezeichnet. Sollte aber, was ja möglich wäre, im KADYI'schen Fall die Art. recurrens radialis in größerer Entfernung und distal von der Art. radialis aus der Art. cubitalis entsprungen sein, dann könnte man sich dieses Verhalten auch so erklären, daß der Ursprung der Art. recurrens radialis sich von der Art. radialis auf die Art. cubitalis verschoben habe und schließlich an diesem Gefäß noch eine Strecke weit distal gewandert sei. Gefäßwurzelwanderungen während der Entwicklung wurden an verschiedenen Stellen des Gefäßsystems, so von TANDLER (29, 30 u. 31), BROMAN (7 u. 8) und HOCHSTETTER (15, 16, 17 u. 18) nachgewiesen, und es ist immerhin denkbar, daß sich derartige Wachstumsverschiebungen auch bei der Entwicklung der Extremitätengefäße abspielen.

handelt sich um Fälle, in denen im distalen Teil des Vorderarmes eine Anastomose (x) zwischen Art. interossea volaris und Art. radialis besteht, welche in die Art. radialis einmündet, bevor noch die Arterie unter den Sehnen des M. abductor pollicis longus und M. extensor pollicis brevis hindurchzieht. Im Schema V sind schließlich die normalen Verhältnisse der uns hier interessierenden Arterien der Ellenbogenbeuge und des Vorderarmes wiedergegeben.

Bei der Betrachtung dieser Schemenreihe drängt sich nun, wie ich glaube, dem Beschauer unwillkürlich der Gedanke auf, daß er es in ihnen möglicherweise mit einer Reihe zu tun haben könnte, welche die Entwicklung der Art. radialis des Vorderarmes zur Darstellung bringt. Dabei wären, wenn der Gedanke richtig ist, die einzelnen in den Schemen I—IV wiedergegebenen Fälle als solche zu betrachten,



Schema I Schema II Schema III Schema IV Schema V
 = Fall GRUBER = vorl. F. z. F. KADYI

bei denen der normale Entwicklungsgang in einem bestimmten Augenblick gehemmt und dadurch das betreffende Entwicklungsstadium in den bleibenden Zustand übergeführt wurde.

Die eben geäußerte Idee basiert freilich auf der Voraussetzung, daß die Arterien des Vorderarmes nicht in der Form und Anordnung angelegt werden, in der wir sie beim ausgebildeten Individuum vorfinden. Diese Voraussetzung ist nun zweifellos richtig, denn wir wissen seit den Untersuchungen von ZUCKERKANDL (33 u. 34) und HOCHSTETTER (14 u. 19), daß bei den Säugern und beim Menschen die erste am Vorderarm auftretende Arterie ein Gefäß ist, das in der Achse dieses Gliedmaßenabschnittes verläuft und seiner Lage und seinem Verlaufe nach mit der Art. interossea volaris des ausgebildeten Individuums übereinstimmt. Es ist deshalb, wie dies auch ZUCKERKANDL getan hat, mit Sicherheit anzunehmen, daß die Art. interossea volaris

ein Derivat dieser primitiven axialen Arterie des Vorderarmes ist. Demnach müssen die übrigen Arterien des Vorderarmes als sekundär auftretende Gefäße angesehen werden. Über die Art und Weise, in der sie sich bilden, ist nun in der Literatur einiges niedergelegt worden. Ich werde auf die betreffenden Angaben weiter unten eingehen; aber Sicheres wissen wir über sie doch eigentlich noch nicht.

Jedenfalls handelt es sich in der Art. ulnaris und radialis um Neubildungen, die auf Äste der primären axialen Vorderarmarterie zurückzuführen sind, die das Kapillarnetz der Vorderarmanlage mit Blut zu speisen haben. Da liegt es nun angesichts der durch unsere Schemenreihe illustrierten Fälle nahe, anzunehmen, daß bei der Bildung der Art. radialis zunächst eine Anzahl solcher Äste der primitiven Vorderarmarterie zur Ausbildung kommt, die in den Sulcus anti-brachii radialis distalwärts absteigen, um sich allmählich untereinander durch Anastomosen zu verbinden und so eine Anastomosenkette zu bilden, deren distalstes Zuflußgefäß der in unserem Schema IV mit x bezeichneten Anastomose entspräche. Diese Anastomosenkette würde sich in dem Maße rasch erweitern, als ihr proximalstes Zuflußgefäß an Weite zunimmt, und allmählich würden infolge der durch diese Erweiterung bedingten Änderung der Strömungsverhältnisse die übrigen die Anastomosenkette speisenden Verbindungsgefäße aus der Art. interossea volaris zugrunde gehen. Damit wäre dann der definitive Zustand der Art. radialis erreicht.

Natürlich wäre auf Grund der von uns zusammengestellten Fälle anzunehmen, daß in der Regel drei die Längsanastomosenkette speisende Arterienäste an ganz bestimmten Stellen zur Ausbildung kämen. Zu dieser Annahme drängt vor allem auch die konstante Lage des mit x bezeichneten Gefäßes¹⁾.

1) Es ist das übrigens ein Gefäß, das, wie eine Beobachtung von ZUCKERKANDL (32) lehrt, auch bei Säugern anscheinend konstant zur Ausbildung gelangt. Denn ZUCKERKANDL berichtet, daß sich die Art. interossea volaris bei *Macropus giganteus* am distalen Ende des Unterarmes in drei Äste spaltet. Einer davon ist der Ramus radialis, „der die Radiusepiphyse quert und unter der Sehne des Abductor pollicis hindurchtritt, um den Handrücken zu erreichen. (Dieses Stück des Gefäßes dürfte der entsprechenden Partie der Radialis des Menschen homolog sein).“

Natürlicherweise kann nur jener Teil dieses Astes der Art. radialis des Menschen entsprechen, welcher der Lage nach dem Handteil der Art. radialis gleichkommt. Das ist der Abschnitt, der sich von der Foveola radialis an auf

Unterbleibt aus bestimmten Gründen die Bildung der Längsanastomosenkette, so würde ein Fall entstehen, wie es der GRUBERsche ist (Schema I), an dem im Gebiet des Vorderarmes eine einheitliche Art. radialis nicht besteht. Erfolgt die Bildung der Längsanastomosenkette nur zwischen den distalen Ästen der primitiven Hauptschlagader des Vorderarmes, so ergibt sich der von mir beschriebene Fall (Schema II). Erfolgt die Rückbildung des mittleren Zuflußgefäßes der Anastomosenkette, so entstehen Fälle, wie sie in den Schemen III und IV abgebildet wurden.

Wie stellt sich nun die von mir im vorausgehenden über die Entwicklung der Art. radialis aufgestellte Hypothese zu den von einigen Autoren in der Literatur niedergelegten Angaben?

Über die Entwicklung der Art. radialis haben DE VRIESE (32) und MÜLLER (23 u. 24) Untersuchungen angestellt. Zu einem definitiven Resultat sind sie aber nicht gelangt. Denn wenn sich auch DE VRIESE über die Entwicklung der Art. radialis bestimmt ausspricht, so steht dem gegenüber, daß, wie auch schon GÖPPERT (9) bemerkt, ihr Untersuchungsmaterial, soweit es von jungen menschlichen Embryonen, die für die Lösung der Frage geeignet gewesen wären, herstammte, vor der Fixierung durch Fäulnis gelitten hatte. Ferner stehen die Angaben von DE VRIESE mit den von MÜLLER (23) über die Entwicklung dieser Arterie gemachten im Widerspruch. DE VRIESE gibt nämlich an, daß sich die Art. radialis entlang dem Ramus superficialis nervi radialis anlegt, was MÜLLER entschieden verneint.

Bestimmte Angaben darüber, wie sich die Art. radialis entwickelt, konnte aber auch MÜLLER nicht machen. Wie er nämlich mitteilt, hat er zwar schon bei einem 11,7 mm langen menschlichen Embryo die Art. radialis gesehen, doch ist er der Meinung, daß das beobachtete Gefäß „nur das oberste Stück dieser Arterie präsentiert.“ Auch fügt er diesen Angaben gleich hinzu (vgl. l. c. S. 558): „Wie der übrige Teil entstanden ist, darüber belehren uns meine Präparate leider nicht.“

Trotzdem stellt MÜLLER in derselben Arbeit aber an anderer Stelle (vgl. l. c. S. 558) über die Entwicklung jenes Abschnittes der

den Handrücken fortsetzt. So ist wohl auch der von ZUCKERKANDL eingeklammerte Satz zu verstehen.

Der Gefäßabschnitt aber, der sich von der Teilung der Art. interossea volaris angefangen bis zu der Foveola radialis erstreckt, dürfte dem im Schema IV mit x bezeichneten Gefäßstück entsprechen.

Art. radialis, der auf dem Dorsum manus gelegen ist, eine Hypothese auf, die uns jedoch hier, wo es sich bloß um den Vorderarmteil der Art. radialis handelt, nicht weiter interessiert.

Aus dem eben Mitgeteilten geht somit hervor, daß bisher keine Tatsachen bekannt geworden sind, die gegen die Richtigkeit meiner Annahmen bezüglich der Entwicklung des Vorderarmabschnittes der Art. radialis sprechen würden. Die Beantwortung der Frage aber, ob sich die Vorgänge bei der Entwicklung der Art. radialis auch wirklich so abspielen, wie ich im Hinblick auf die Verhältnisse des von mir beschriebenen Falles und mit Rücksicht auf die Fälle von GRUBER und KADYI angenommen habe, kann begreiflicherweise nur eine eingehende Untersuchung der Entwicklung der Vorderarmarterien des Menschen bringen.

Herrn Prof. Dr. FERDINAND HOCHSTETTER danke ich für die mir bei der Abfassung dieser Arbeit erteilten Ratschläge bestens.

Wien, im Juni 1919.

Literaturverzeichnis.

1. ARNOLD, Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 2, Abt. 1, 1847.
2. BAADER, Varietäten der Armarterien. Diss. 1866.
3. BARKOW, Erläut. z. Schlagf. u. Blutaderlehre. 1868. Taf. 16, Abb. 1.
4. BARKOW, Anatom. Abhandlungen. Breslau 1851.
5. BARTELS, Über eine Ösenbildung der Art. rec. rad. usw. Anat. Hefte Bd. 15, H. 1.
6. BRÉME, Kasuistischer Beitrag zur Kenntnis der Anomalien d. Armarterien. Morph. Arb. 8, 1898.
7. BROMAN, Über Entwicklung, Wanderung und Variation der Bauchaortenweige bei den Wirbeltieren. Ergebnisse d. Anatom. und Entwicklungsgeschichte (Bd. 16, 1906), 1907.
8. BROMAN, Über die Entwicklung und Wanderung der Zweige der Aorta abd. beim Menschen nebst Bemerkungen über Gefäßwurzelwanderungen im allgemeinen. Anat. Hefte, Bd. 36, 1908.
9. GOEPPERT, Die Beurteilung der Arterienvarietäten der oberen Gliedmaßen usw. MERKELS u. BONNETS Ergebnisse, Bd. 14, 1904.
10. GROSSER, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Chiropteren. Anat. Hefte, H. 55, 1901.
11. GRUBER, Archiv f. Anat. und Physiol. 1864.
12. GRUBER, Archiv f. Anat. und Physiol. 1867.
13. GRUBER, Archiv f. Anat. und Physiol. 1870.
14. HOCHSTETTER, Über die Entwicklung der Extremitätsvenen bei den Amnioten. Morph. Jahrb., Bd. 17.
15. HOCHSTETTER, Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmaße des Menschen und der Säugetiere, nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Endäste der Aorta. Morph. Jahrb., Bd. 16, 1890.

16. HOCHSTETTER, Entwicklung des Blutgefäßsystems. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre. Herausgeg. v. HERTWIG, 1906.
17. HOCHSTETTER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Krokodile. VOELTZKOW, Reise in Ostafrika.
18. HOCHSTETTER, Über den Ursprung der Arteria caudalis beim Orang und beim Menschen, nebst Bemerkungen über sogen. Gefäßwurzelwanderungen. Anat. Hefte, H. 130 (43. Bd.).
19. HOCHSTETTER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Monotremen. Aus SEMON, Zoolog. Forschungsreise II. Jenaische Denkschrift 5, 1896.
20. JANOSIK, Sur les vaisseaux sanguins . . . Arch. bohém. d. médecine. T. 4. Prague 1891.
21. KADYI, Über einige Abnormitäten des Gefäßsystems. Med. Jahrb. 1881, math.-naturw. Klasse, Bd. 8, 1881.
22. KRAUSE, in TIEDEMANN, Suppl. ad tab. art. corp. hum. Heidelbergae 1846, Fol. Tab. 45, Abb. 3.
23. MÜLLER, Beiträge zur Morphologie des Gefäßsystems: I. Die Armarterien des Menschen. Anat. Hefte, Bd. 22, 1903.
24. MÜLLER, II. Die Armarterien der Säugetiere. Anat. Hefte, Bd. 27, 1904.
25. OTTO, Lehrb. d. path. Anatomie, Bd. 1, Berlin 1830.
26. RUGE, Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen. Morph. Jahrb. 9, 1884.
27. SCHWALBE, Beitrag zur Kenntnis der Arterienvarietäten des menschlichen Armes. Morph. Arb. 8, H. 1.
28. SCHWALBE, G., Über Wachstumsverschiebungen und ihren Einfluß auf die Gestaltung des Arteriensystems. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 12, 1878.
29. TANDLER, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morph. Jahrb. Bd. 30, 1902.
30. TANDLER, Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Darmarterien. Anat. Hefte. Bd. 23, 1903.
31. TANDLER, Über die Varietäten der Art. coeliaca und deren Entwicklung. Anat. Hefte. Bd. 25, 1904.
32. B. DE VRIESE, Recherches sur l'évolution des vaisseaux sauguins des membres chez l'homme. Arch. d. Biol., T. 18, 1902.
33. ZUCKERKANDL, Zur Anatomie und Entwicklung der Vorderarmarterien. 1. Teil. Anat. Hefte, Bd. 4, 1894.
34. ZUCKERKANDL, 2. Teil. Anat. Hefte, Bd. 5, 1895.
35. ZUCKERKANDL, Über die tiefen Hohlhandäste der Art. ulnaris. Anat. Hefte, Bd. 6, 1896.

Buchbesprechung.

Wiedersheim, Robert, Lebenserinnerungen. Tübingen, J. C. B. Mohr (Paul Siebeck). Preis geh. 9 M, geb. 12 M und 50 % Teuerungszuschlag.

ROBERT WIEDERSHEIM hat für seine Familie und die große Zahl seiner Freunde und Bekannten seine Lebenserinnerungen geschrieben, die nicht nur diesem Kreis, dem sie besonders gewidmet sind, lieb und wertvoll sein, sondern auch dem Fernerstehenden manches zu sagen haben werden. Über ein selten

glückliches, an vielseitigen Eindrücken reiches, harmonisches Leben berichten diese Blätter. Von früher Jugend an mit Liebe zur Natur erfüllt und zu ihrer gründlichen Beobachtung angeregt, ist R. WIEDERSHEIM sicher seinen Weg gegangen, der ihm reiche innere und äußere Erfolge begeisterter und gewissenhafter Arbeit gebracht hat. Von vielen großen Eindrücken in der weiten Welt, verständnisvollem Genuß der schönen Künste, treuen Freundschaften und mancher frohen Stunde heiterer Geselligkeit weiß der Verfasser in anregender, liebenswürdiger Weise zu erzählen. WIEDERSHEIMS Lebenswerk ist aufs engste verbunden mit der raschen und glänzenden Entwicklung der Freiburger Hochschule, zu deren Geschichte dieses Buch gleichzeitig einen wertvollen Beitrag liefert.

H. v. E.

Anatomische Gesellschaft.

Für die 29. Tagung in Jena angemeldete Vorträge:

1. Herr H. STIEVE:
 - a) Über den Einfluß veränderter äußerer Bedingungen auf die Keimzellen von Triton.
 - b) Dorso-lumbale Übergangswirbel.
2. Herr H. VIRCHOW: Morphologie des Epistropheus.

Dr. OERTEL, Privatdozent für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, seit 1. August 1919 Abteilungsvorsteher für topographische Anatomie an der Universität Köln, vorher I. Assistent und Kustos am anatomischen Institut in Heidelberg, ist als Mitglied in die Gesellschaft aufgenommen.

Personalia.

Greifswald. Dr. WILHELM PFUHL, vom 1. Juni bis 30. September 1919 I. Assistent am anatomischen Institut in Marburg, ist seit 1. Oktober 1919 als II. Prosektor am anatomischen Institut angestellt.

Die Gelehrtenbriefe aus dem Nachlaß von ALBERT VON KOELLIKER sind der Universitätsbibliothek in Würzburg überwiesen worden.

Die Briefe an JOHANNES MÜLLER befinden sich im Besitze der Akademie der Wissenschaften in Berlin.

INHALT. Aufsätze. H. Stieve, Zur Eientwicklung des Grottenolms (*Proteus anguineus* Laur.). S. 481–501. — Alfons M. Sankott, Über eine neue Varietät der Art. *radialis*. Mit 6 Abbildungen. S. 502–511. — Buchbesprechung, WIEDERSHEIM, ROBERT, S. 511–512. — Anatomische Gesellschaft, S. 512. — Personalia, S. 512. — Literatur, S. 33–48.

Abgeschlossen am 29. Februar 1920.

ANATOMISCHER ANZEIGER

Centralblatt

für die gesamte wissenschaftliche Anatomie.

Amtliches Organ der Anatomischen Gesellschaft.

Begründet von Karl von Bardeleben.

Herausgegeben von Professor Dr. H. von Eggeling in Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Der „Anatomische Anzeiger“ erscheint in Einzel- oder Doppelnummern. 24 Nummern bilden einen Band. Das Erscheinen der Bände ist unabhängig vom Kalenderjahr.

52. Bd.

✻ 15. April 1920. ✻

No. 23/24.

Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Über den Bau und die Entwicklung des Hautpanzers von *Gasterosteus aculeatus*.

Von FRITZ ROTH.

Mit 22 Abbildungen.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit bringt Angaben über die Entwicklung der Stachelungsschuppen in histologischer und morphologischer Hinsicht sowie über die Verschiedenheit des Panzers je nach dem Ort der Herkunft des Fisches. Bisher scheint sich niemand eingehend mit diesem Thema beschäftigt zu haben.

Die Untersuchungen wurden im Winter 1913 begonnen und mußten im Sommer 1914 bei Kriegsausbruch schnell beendet werden, weil das Material aufgearbeitet war und keine Möglichkeit bestand, neues zu erhalten.

Bei der Betrachtung des Integuments wurden nur die Schuppen berücksichtigt und alle Teile, die zu den Sperrgelenken gehören, fortgelassen.

Technische Methoden.

Nach WEISKE (1883) bestehen die Fischschuppen durchschnittlich zur Hälfte aus organischer Substanz, zur anderen Hälfte aus anorganischer. Den Hauptanteil an dieser nimmt der phosphorsaure Kalk mit etwa 50 %, an zweiter Stelle steht der kohlensaure Kalk. Da nun junge Stachelungsschuppen beim Ausglühen vollkommen in Staub

zerfallen und außerdem sich ihre gegenseitige Lage dann nicht mehr erkennen läßt, so wurde zu ihrer Darstellung die folgende Färbemethode ausgearbeitet.

Vorbedingung ist, daß die Tiere nicht mit Sublimat oder Chromsäure fixiert sind.

Man bringt den ganzen Fisch in eine Mischung von 9 Teilen 60proz. Alkohol und 1 Teil konz. Schwefelsäure, die man sich öfter wieder frisch herstellt. Dabei bildet sich in der Schuppe ein Gemisch von Gips und Calciumsuperphosphat. Der Alkohol soll die Auflösung des Gipses verhindern. Man läßt die Tiere mehrere Stunden in der Lösung und wäscht dann sehr sorgfältig mit 60proz. Alkohol nach bis zur vollständigen Entfernung der Schwefelsäure. Dann wird das Objekt in eine gesättigte Lösung von Bleiacetat in 60proz. Alkohol übergeführt. Der Lösung setzt man zweckmäßig auf 14 Teile 1 Teil Eisessig zu. Dadurch wird verhindert, daß sich das Blei in den Geweben festsetzt, wodurch man dann eine diffuse Färbung erhalten würde. Der Gips setzt sich jetzt zu Bleisulfat um, und das Calciumsuperphosphat verwandelt sich unter Freiwerden von Essigsäure aus dem Bleiacetat in Bleiphosphat. Durch diese Reaktion werden für je 3 Atome Calcium, das an Phosphorsäure gebunden war, 4 Atome Blei eingeführt, d. h. wir haben eine Verstärkungsmethode vor uns. Das Objekt wird nun abermals sehr sorgfältig mit Alkohol unter Zusatz von Essigsäure ausgewaschen, bis sich in der Waschflüssigkeit mit Schwefelammon keine Spur Blei mehr nachweisen läßt, in eine Schwefelammonlösung und dann sofort in eine Chromsäurelösung gebracht. Hier entsteht Bleichromat in der Schuppe. Nach gutem Auswaschen mit Brunnenwasser bringt man das Objekt in Alkohol, führt durch bis zum Xylol und schließt in Canadabalsam ein. Wegen der leuchtend gelben Farbe des Bleichromats eignen sich solche Präparate vor allem zur Beobachtung in auffallendem Licht. Außerdem sind sie sehr lange haltbar. An meinen Präparaten ist z. B. nach fünf Jahren noch keine Veränderung festzustellen.

Nachdem ich diese Methode fertig ausgearbeitet hatte, fand ich, daß dieselbe schon 1912 von MACALLUM, allerdings mit einigen Unterschieden, mitgeteilt worden ist. MACALLUM behandelt Schmitte mit einem Gemisch von 2 Teilen absolutem Alkohol und 1 Teil konzentrierter Schwefelsäure, wäscht dieselben gut aus und bringt sie in eine wässrige $\frac{n}{10}$ -Lösung von Bleiacetat. (Wässrige Lösungen habe ich immer möglichst vermieden, weil darin das Bleisulfat sehr grobkristallinisch abgeschieden wird und dann schlechte Bilder liefert.)

Dann wäscht MACALLUM mit einer Lösung von Salpetersäure nach und entfernt dabei das abgelagerte Bleiphosphat, während das Bleisulfat nicht durch Salpetersäure angegriffen wird. Er nimmt dadurch der Methode ihren Wert als Verstärkungsmethode, begründet dies aber damit, daß das Phosphat eine diffuse Färbung hervorbringen soll. An meinen Präparaten läßt sich das jedoch nicht feststellen, vorausgesetzt, daß sämtliche Operationen sehr sorgfältig ausgeführt wurden. Endlich führt MACALLUM das Bleisulfat in das Sulfid über und schließt die Schnitte dann in Glycerin ein.

Ursprünglich wollte ich bei der Färbung der Hartschubstanz nur den kohlensauren Kalk verwenden. Zu diesem Zwecke wurde eine Lösung von Oxalsäure mit Berlinerblau gesättigt, wobei man eine tief dunkelblaue Lösung erhält. In diese wurde die Haut eines Stiehlings, nachdem sie vorher $\frac{1}{2}$ Stunde in destilliertem Wasser gelegen hatte, gebracht. Es sollte der in der Schuppe vorhandene kohlensaure Kalk Oxalsäure neutralisieren und an seiner Stelle sich das Berlinerblau niederschlagen. Dies geschah jedoch nicht, sondern der Farbstoff schlug sich (wahrscheinlich infolge eines dialytischen Vorgangs) an den Grenzen der Epidermiszellen nieder, so daß man an Totalpräparaten der Haut gut die Form derselben und die Ausmündung der Sinnesknospen sehen konnte. Außerdem wurde so an ganzen Häuten der vollständige Mangel an Schleimdrüsen festgestellt.

Eine Anzahl Schwermetallsalze setzt sich mit Calciumphosphat direkt in das Phosphat des betreffenden Schwermetalls und ein lösliches Calciumsalz um, und zwar tun dies alle Metalle, deren Phosphate aus einer Lösung des Metallsalzes, in der sich freie Essigsäure befindet, auf Zusatz eines Alkaliphosphats ausfallen. (Calcium selbst besitzt diese Eigenschaft nicht.) Hierher gehört auch Blei. Es wurde deshalb meistens folgende Methode zur Imprägnierung der Schuppen mit Bleichromat angewandt. Der Fisch wurde in die oben erwähnte Bleiacetatlösung gebracht, 24 Stunden darin gelassen, dann mit Wasser unter Zusatz von Essigsäure sorgfältig gewaschen, bis das Waschwasser vollkommen von Blei frei war [Probe mit $(\text{NH}_4)_2\text{S}$], mit Schwefelammon und endlich mit Chromsäurelösung behandelt. Man erhält eine Färbung, die schwächer ist als bei der ersten Methode. Ein Übelstand ist es, daß der kohlensaure Kalk dabei zerstört wird: denn auch dieser setzt sich mit Bleiacetat zu Bleicarbonat um. Der genannte Fehler wurde durch folgende Methode vermieden: eine gesättigte alkoholische Lösung von Bleinitrat wurde mit der doppelten Menge starkem Jodalkohol versetzt. Die Objekte blieben 24 Stunden

in dieser Mischung, wurden dann sorgfältig mit 60proz. Alkohol gewaschen, wobei sich das Blei restlos aus den Geweben entfernen ließ, mit Schwefelammon und endlich mit Chromsäurelösung behandelt. Auf diese Weise wurden sehr schöne elektiv gefärbte Präparate erzielt.

Kurz erwähnt sei noch folgende neue Verstärkungsmethode. Man behandelt das Objekt mit Silbernitratlösung, wäscht sorgfältig im Dunkeln mit Wasser unter Zusatz von Essigsäure, behandelt dann mit Eisenchlorid nach und erhält dabei in der Schuppe eine Ausfällung von Chlorsilber und Eisenphosphat. Nochmaliges Auswaschen mit Wasser und Essigsäure und schließlich Schwärzen der beiden Metallsalze mit Schwefelammon. Die zur Herstellung von Schnittpräparaten verwendeten Objekte wurden mit Sublimatlösung fixiert und mindestens 24 Stunden mit Jodalkohol nachbehandelt. Zur Entkalkung vor dem Schneiden wurde ein Salpetersäuregemisch verwendet.

Die Schnitte wurden meist mit Eisenhämatoxylin und Boraxcarmin nach GRENACHER gefärbt. Dabei zeigte sich, daß die Bindegewebsfasern von Tieren, die lange in dem Entkalkungsgemisch gelegen hatten, sich mit Boraxcarmin nur wenig färben ließen, während bei weniger lange entkalkten Tieren der Farbstoff leicht aufgenommen wurde. Es wurde deshalb der Objektträger mit den Schnitten nach kurzem Verweilen in der Carminlösung herausgenommen, mit einem Glasstab ein Tropfen 50proz. Essigsäure daraufgebracht und der Objektträger so gehalten, daß die Säure über alle Schnitte laufen mußte. Dabei tritt eine augenblickliche intensive Rotfärbung der Coriumfasern ein.

1. Histologische Entwicklung der Haut und der Schuppen.

Die jüngsten untersuchten Tiere waren 1,2 cm lang. Ihre Haut zeigt schon eine Differenzierung in drei Schichten (Abb. 1, *ep*, *cor*₁, *cor*₂). Die Zellen der zwei- bis dreischichtigen Epidermis sind flach, verhältnismäßig groß und übertreffen in ihrer Ausdehnung parallel

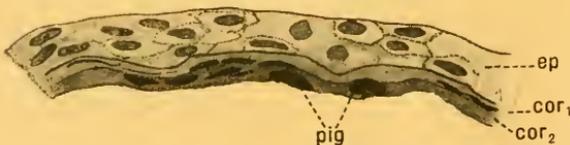


Abb. 1. Querschnitt durch die Haut eines 1,2 cm langen Stichlings. Vergr. 920. *ep* Epidermis, *cor*₁, *cor*₂ äußere, innere Coriumschicht, *pig* Pigmentzelle.

der Oberfläche die Schnittdicke, die hier 5 μ beträgt. Die Epidermis macht daher auf Schnitten von

der genannten Stärke einen merkwürdig unregelmäßigen lokaleren Eindruck. GRUNELIUS (1912) beschreibt für den Karpfen eine ganz gleiche Entwicklungsstufe. Die Kerne haben eine ähnliche Form

wie die ganzen Zellen und sind häufig von einem helleren Hofe umgeben, der vielleicht von einer Schrumpfung des Protoplasmas herrührt. Das Corium besteht aus zwei Schichten (Abb. 1, cor_1 , cor_2), deren äußere sich mit Boraxcarmin nach GRENACHER leicht färben läßt, während sich die innere nur wenig färbt. Man erkennt in beiden Schichten spindelförmige Kerne, die entsprechend den Epidermiszellen parallel der Oberfläche liegen. Die innere Coriumschicht weist außerdem Pigmentzellen auf, die jedoch in diesem Stadium nur schwach entwickelt sind (Abb. 1, *pig*).

Die Abb. 2, 3 und 4 stellen Schnitte durch die Haut eines 1,6 cm langen Stichlings dar. Dieses Entwicklungsstadium eignet sich besonders zur Beobachtung der Anlage einer jungen Schuppe. Zwar werden die ersten Schuppen schon bei 1,3 cm langen Tieren angelegt, aber der Vorgang läßt sich dort viel schwerer verfolgen. Seine volle zahlenmäßige Ausbildung erreicht der Panzer bei ca. 2,5 cm langen

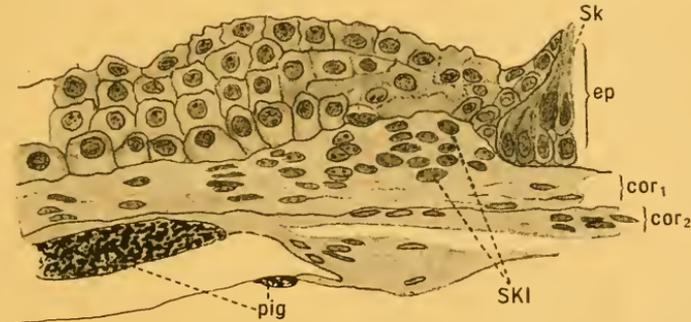


Abb. 2. Querschnitt durch die Haut eines 1,6 cm langen Stichlings. Vergr. 920. *ep* Epidermis, cor_1 , cor_2 äußere, innere Coriumschicht, *Sk* Sinnesknospe, *SKI* Skleroblasten, *pig* Pigmentzellen.

Tieren, während die Größe der Schuppen auch dann natürlich noch zunimmt. Bei unserem 1,6 cm langen Objekt sind die Epidermiszellen kubisch und zugleich kleiner geworden (Abb. 2, 3, 4 *ep*). Die Epidermis besteht aus drei oder mehr Schichten von ungefähr gleichgroßen Zellen und ist an den Seiten des Tieres, besonders in der Umgebung der Sinnesknospen (Abb. 2, 3, 4 *SK*), und am Rücken verdickt. Drüsen konnten nicht nachgewiesen werden und treten auch später nicht auf. Die äußere Schicht der Cutis (Abb. 2—4 cor_1) hat sich besonders in der Umgebung der Sinnesknospen der Seitenlinie stark verdickt. Die Grundmasse zeigt einen fasrigen Bau, besonders parallel der Oberfläche, und wieder die spindelförmigen Zellkerne. Die Bindegewebsfasern sind auf Abb. 2 u. 3 nicht deutlich zu sehen, weil die Schnitte, nach denen diese Abbildungen hergestellt sind, mit Borax-

carmin nach der üblichen Methode gefärbt wurden, während Abb. 4, die nach einem mit Boraxcarmin unter Zusatz von Essigsäure gefärbten Schnitt gezeichnet ist, den Verlauf der Faserzüge deutlich erkennen läßt. Von der Epidermis ist das Corium durch eine dünne, ununterbrochene Schicht von Bindegewebsfasern abgegrenzt (Abb. 4, *BS*), und man beobachtet nie, daß eine Zelle des Coriums direkt an die

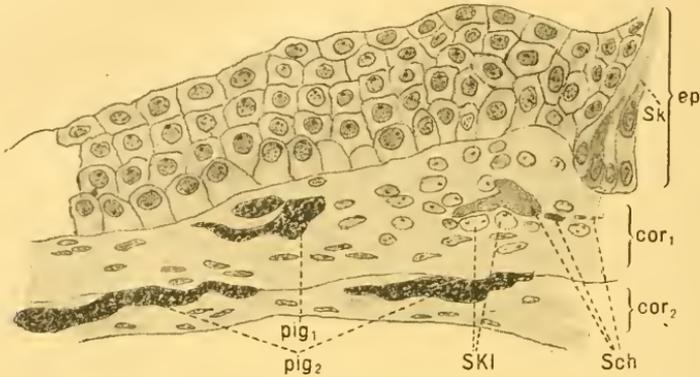


Abb. 3 wie Abb. 2. *pig₁* und *pig₂* Pigmentzellen der äußeren und inneren Coriumschicht. *Sch* Schuppe.

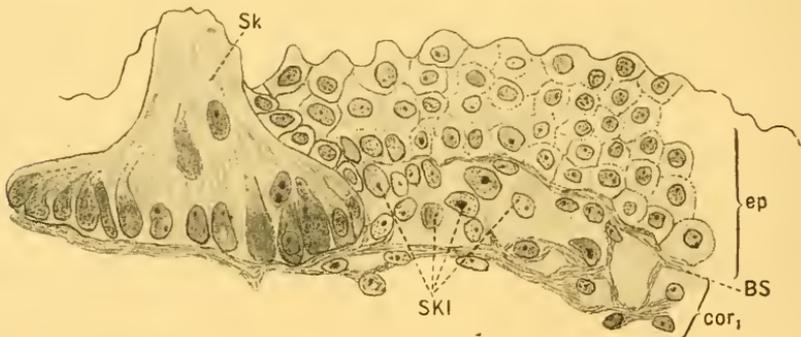


Abb. 4 wie Abb. 2. *BS* Bindegewebsfaserschicht zwischen Epidermis und Corium.

Epidermis angrenzt. Trotzdem erscheint die Bezeichnung „Membrana terminans“ für die Grenzsicht des Coriums, die von MERKEL (1909) gebraucht wurde, überflüssig, weil die oberste Coriumschicht gar keine histologische Besonderheit gegenüber dem Rest des Coriums aufweist. Die innere Coriumschicht (Abb. 2, 3 *cor₂*) ist ebenfalls stärker geworden und enthält große Hohlräume. Die Pigmentzellen sind stark angewachsen (Abb. 2, 3 *pig*).

Vor der Besprechung der Entwicklung des Schuppenkeims beim Stichling soll ein kurzer Überblick über die Frage nach der Herkunft der Skleroblasten eingeschaltet werden. Der Name Skleroblasten für die Bildungszellen der Schuppen und Zähne wurde zuerst von KLAATSCH (1891) gebraucht und hat sich seitdem in der Literatur eingebürgert.

KLAATSCH (1894) hält die Skleroblasten für ausgewanderte Epidermiszellen und suchte dies zunächst für die Haie nachzuweisen. 1895 dehnte er dann seine Theorie auch auf die Teleosteer aus und ergänzte dabei seine Ansicht dahin, daß er eine Mitwirkung der Sinnesknospen der Haut bei der Abscheidung der Skleroblasten aus der Epidermis annimmt. Wir fassen das Resultat der KLAATSCH'schen Untersuchung kurz zusammen: Die Skleroblasten sind Abkömmlinge der Epidermis und werden unter Mitwirkung der Hautsinnesorgane abgeschieden. In der Art der Auswanderung läßt sich eine allmähliche Entwicklungsreihe aufstellen. Als primitivste Form trifft man bei den Selachiern die Wanderung einzelner Zellen oder eine Zellteilung in der untersten Epidermisschicht mit anschließender Versenkung von Teilzellen in das Corium. Eine höhere Entwicklungsstufe beobachtet man an den Teleosteern, wo in der Umgebung der Sinnesknospen ganze Zellkomplexe, von der Epidermis abgeschieden, in das Corium wandern.

Dieser Anschauung wurde schon bald widersprochen: erst von RABL (1894), HARRISON (1894), RÖSE (1897), später von BURCKHARDT (1906), KWIETNIEWSKI (1906), HASE (1907, 1911) und GRUNELIUS (1912). Dagegen tritt KASANZEFF (1906) für sie ein: er beschreibt Spalten in der Epidermis und läßt die Zellen nach innen von ihnen in das Corium einwandern. MAURER (1915) läßt die Frage nach der Herkunft der Skleroblasten unentschieden.

Für den Stichling soll hier nur festgestellt werden, daß man sowohl Schnitte findet, die für die Theorie KLAATSCHS sprechen, als auch solche, die sie zu widerlegen scheinen. Wie erwähnt, wird die Epidermis von den Coriumzellen stets durch eine dünne Schicht von fasrigem Bindegewebe abgegrenzt. Diese Schicht besitzt aber nur eine sehr geringe Dicke, die zudem noch in der Umgebung der Sinnesknospen, wo der Schuppenkeim gebildet wird, ganz besonders stark reduziert ist (Abb. 4, BS). Im Durchschnitt beträgt ihre Stärke etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ des Durchmessers einer Epidermiszelle. Zur Erschwerung der Beobachtung kommen noch zwei weitere Umstände

hinzu: nämlich erstens, daß ein junger Skleroblast einer Epidermiszelle sehr ähnlich ist (Abb. 4, *Sk*), und zweitens, daß wegen der Wölbung, die die Epidermis in der Umgebung der Sinnesknospe besitzt, ein Schnitt nur selten senkrecht durch die Begrenzungsfläche von Epidermis und Corium hindurchgehen kann. In Abb. 5 ist ein Stück Haut mit einer angeschnittenen Sinnesknospe (Abb. 5, *SK*) im Schnitt schematisch dargestellt. Von der Epidermis ist nur die

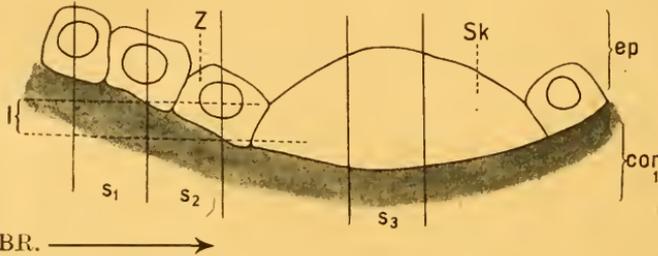


Abb. 5. Schematischer Schnitt durch die Haut eines 1,6 cm langen Tieres. *ep* Epidermis, *cor*₁ äußere Coriumschicht, *Sk* Sinnesknospe, *s*₁, *s*₂ Schnitte (durch Schneiden senkrecht zur Zeichenebene erhalten), *B-R* Beobachtungsrichtung.

unterste Zellschicht gezeichnet, und das Corium ist dunkel angelegt. Die ganze Sinnesknospe besitzt die Form einer Zwiebel. Machen wir nun die Querschnitte *s*₁ und *s*₂, die man sich senkrecht zur Zeichenebene vorstellen muß, und betrachten beispielsweise *s*₂ in der Richtung *BR*, so erscheint die Zelle *z* von einer Coriumschicht von der Dicke *l* überlagert. (Wegen der Zwiebelform der Sinnesknospe gilt die ganze Betrachtung auch für Schnitte parallel zur Zeichenebene.) Man wird also am Rande der Sinnesknospe häufig Schnitte erhalten, die, wie Abb. 6, Epidermiszellen erkennen lassen, die vom Corium überlagert erscheinen und eben in dasselbe einzudringen scheinen. Dagegen wird auf Schnitten durch die Mitte der Sinnesknospe (Abb. 5, *s*₃), die genau senkrecht zur Begrenzungsfläche von Epidermis und Corium verlaufen, diese scheinbare Überlagerung nicht auftreten können. Die Abb. 2—4 sind daher nach solchen Schnitten möglichst genau durch die Mitte von Sinnesknospen gezeichnet. Bei sorgfältiger Auswahl der Schnitte erhält man jedoch sowohl solche, die eine



Abb. 6. Schnitt durch die Haut eines 1,6 cm langen Tieres. Vergr. 512. Drei Zellen der Epidermis *ep* erscheinen durch das, dunkel angelegte Corium *cor* überlagert.

genau durch die Mitte von Sinnesknospen gezeichnet. Bei sorgfältiger Auswahl der Schnitte erhält man jedoch sowohl solche, die eine

Einwanderung von Epidermiszellen in das Corium zu beweisen scheinen, als auch andere, bei denen die Grenzschicht zwischen Epidermis und Corium vollständig scharf ausgebildet ist. An dem in Abb. 4 dargestellten Schnitte ist gleich rechts neben der Sinnesknospe eine Stelle, die für die KLAATSCH'sche Theorie zu sprechen scheint, während man andererseits auch Schnitte wie die in Abb. 2 und 3 dargestellten finden kann, auf denen man eine ganz allmähliche Umwandlung einer Bindegewebszelle in einen Skleroblasten verfolgen zu können glaubt. Schon HARRISON (1894) und RABL (1894) haben nachgewiesen, daß man durch schiefe Schnitte leicht zu Trugschlüssen betr. der Auswanderung von Epidermiszellen geführt werden kann, und beide nehmen an, daß KLAATSCH durch solche Beobachtungsfehler zur Aufstellung seiner Theorie veranlaßt worden ist.

Die Anlage des Schuppenkeims bei *Gasterosteus* weist gegenüber derjenigen bei anderen Teleostern die Besonderheit auf, daß die Skleroblasten sich vor Absonderung der Schuppe nicht erst in zwei parallele Schichten teilen, wie es z. B. NUSBAUM (1907) beschreibt, sondern unter Beibehaltung ihrer regellosen Lagerung mit der Abscheidung der Hartsubstanz beginnen, die die Basis der Sinnesknospe und den zu ihr führenden Nerv ringförmig umschließt (Abb. 3 *Sch*). Die Schuppe weist häufig in ihren Jugendstadien eine Anzahl Öffnungen auf, die erst später bis auf eine bis vier für den Durchtritt der Nerven nach den Sinnesknospen wieder geschlossen werden (Abb. 11, 12, 13, 14, *Np*).

An den Stellen stärkeren Wachstums nehmen die Skleroblasten, die in Abb. 7 dargestellte keulenförmige Gestalt an (*Sk₂*), während sie an Stellen schwachen Wachstums allmählich flacher und flacher werden (Abb. 7 *Sk₁*, Abb. 8 *Sk*), bis sie sich kaum noch von einer anderen Coriumzelle unterscheiden. Sonst ist über die weitere Entwicklung der Skleroblasten hier nichts zu erwähnen.

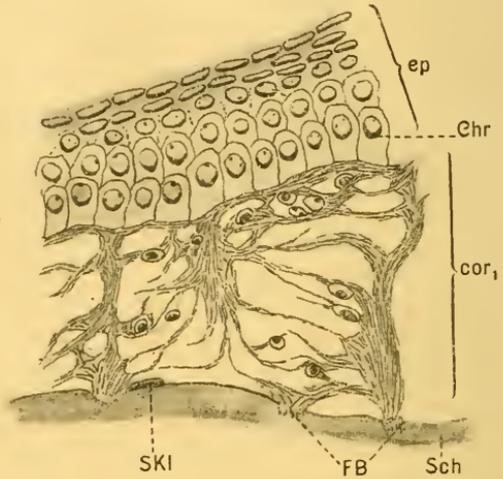
Mit zunehmender Größe des Tieres wird die Haut noch dicker. Die Epidermiszellen der unteren Schichten behalten eine kubische Form (Abb. 8 *ep*), während die Zellen der weiter nach außen liegenden Schichten der Epidermis sich abflachen. Auch im Verhalten gegen Farbstoffe bemerkt man einen Unterschied; das Protoplasma läßt sich nämlich jetzt weniger leicht färben, und man kann infolgedessen an den äußeren Schichten der Epidermis keine Zellgrenzen mehr feststellen und könnte daraus schließen, daß diese Schichten verhornen. Man konnte aber an Präparaten, die mit Berlinerblau nach

der obigen Methode gefärbt wurden, feststellen, daß die Zellgrenzen auch in diesem Stadium in voller Schärfe vorhanden sind. Das Chromatin in den Kernen ist hauptsächlich nach der unteren Hälfte verlagert (Fig. 8, *Chr.*). Von dem Corium ist hier nur die obere Schicht von Belang, weil sie am Aufbau der Schuppe teilnimmt. Im Gegensatz zu früheren Entwicklungsstadien zeigt das Corium jetzt starke Faserzüge senkrecht zur Oberfläche sowie auch Blutgefäße, die allerdings auf dem Schnitt, nach dem Abb. 8 hergestellt ist, nicht getroffen sind. Das Pigment hat sich ebenfalls bedeutend



• Abb. 7.

Abb. 7. Teil einer Schuppe *Sch*. Vergr. 920. *Skl₁* flache, *Skl₂* keulenförmige Skleroblasten.



• Abb. 8.

Abb. 8. Schnitt durch die Haut eines ausgewachsenen Stichelings. Vergr. 920. *ep* Epidermis, *Chr* Chromatin, *cor₁* äußere Coriumschicht, *Skl* Skleroblast, *FB* in die Schuppe (*Sch*) eintretende Faserzüge.

vermehrt. Abb. 9 stellt einen Schnitt durch den Rand einer ausgewachsenen Schuppe dar. Die Skleroblasten sind jetzt fast nicht mehr von einer anderen Coriumzelle zu unterscheiden (Abb. 9 *Skl*). Starke Faserzüge des Coriums treten in den Schuppenrand, aber auch in die übrige Oberfläche der Schuppe ein (vgl. Abb. 8, 9, *FB*) und geben ihr eine feste Verbindung mit der Haut. Die Hartschicht der Schuppe weist endlich eine feine Schichtung auf, aus der man auf die jeweilige Stärke des Wachstums schließen kann.

2. Morphologische Entwicklung der Stichelingschuppen.

Bei der Untersuchung dieses Vorgangs haben die mit Bleichromat gefärbten Präparate gute Dienste geleistet. Wie erwähnt, verkalken die Schuppen schon sehr bald, und es konnten daher fast alle Entwicklungsstadien an Totalpräparaten beobachtet werden, und nur

bei ganz jungen Schuppen wurden Schnittserien zum Vergleich herangezogen.

Das früheste Entwicklungsstadium ist nicht einheitlich, sondern wir finden die in Abb. 10a und 10b dargestellten Haupttypen. Es wird also entweder zuerst eine rhombische Platte angelegt, die mit Öffnungen für den Durchtritt der Nerven nach den Sinnesknospen versehen ist, oder es entsteht zuerst ein Ring von Hartsubstanz um die Basis der Sinnesknospe, der sich nach hinten in einen Längskamm fortsetzt (Abb. 10b).

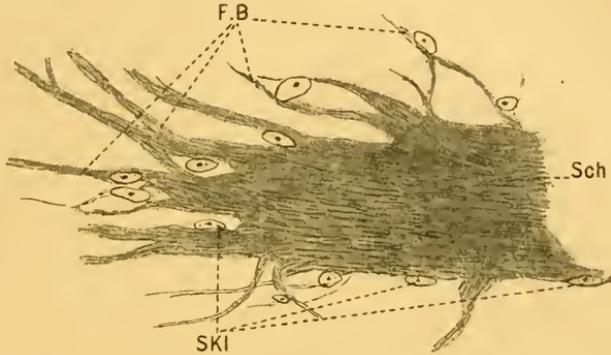


Abb. 9. Rand einer ausgewachsenen Schuppe. Vergr. 920. Sch Schuppensubstanz, Skl Skleroblasten, FB in die Schuppe eintretende Faserbündel.

Später gehen jedoch diese anfänglich getrennten Typen ineinander über. Die in Abb. 10a dargestellte Form erhält durch lebhaftere Tätigkeit der Skleroblasten eine ringförmige Erhöhung um die Basis der Sinnesknospe und einen Längskamm, während die andere Form (Abb. 10b) eine Basalplatte



Abb. 10a.

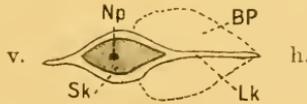


Abb. 10b.

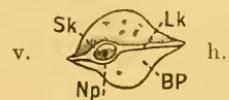


Abb. 11.

Abb. 10a, b. Junge Schuppen. Vergr. 54. BP Grundplatte (wird auf 10b gerade angelegt), O Öffnungen für die zu den Sinnesknospen führenden Nerven, Sk Längskamm. Np Öffnung für den Nerven, SK Stelle, wo die Sinnesknospe sitzt. Links ist vorn.

Abb. 11. Junge Schuppe. Vergr. 54. BP Grundplatte, Lk Längskamm, Np Öffnung für den Nerven, Sk Öffnung für die Sinnesknospe. Links ist vorn.

erhält, die übrigens in Abb. 10b schon teilweise angelegt ist. Wir sehen dann als zweites Stadium die in Abb. 11 angedeutete Form einer rhombischen Grundplatte, deren spitze Winkel nach vorn und hinten zeigen, mit einem Längskamm, der am Vorderende einen Ring trägt.

Das weitere Wachstum einer Rumpf- und einer Schwanzschuppe verläuft nun etwas verschieden. Die Schwanzschuppe behält äußerlich ihre Form im wesentlichen bei; es entwickelt sich auf ihr aber ein mächtiger Längskamm, der schließlich die nächstfolgende Schuppe bis zur Hälfte ihrer Länge überdeckt (Abb. 12). Der Kamm besitzt innen eine Pulpa, die nach unten eine und nach den Seiten je eine Öffnung für den Durchtritt der Nerven hat. In Abb. 13 ist

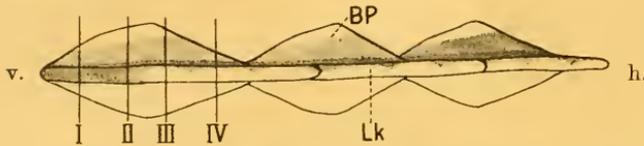


Abb. 12. drei junge Schwanzschuppen. *BP* Grundplatte, *Lk* Längskamm. I—IV. Schnittstellen (vgl. Abb. 13). Links ist vorn.

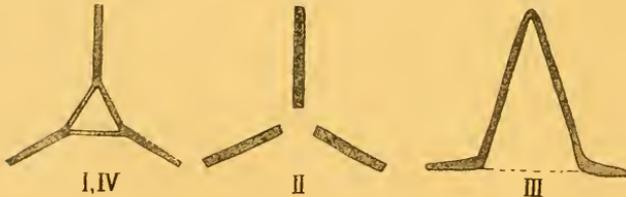


Abb. 13. Vier charakteristische Querschnitte durch eine Schwanzschuppe, aus der linken Schuppe in Abb. 12 durch die Schnitte I—IV erhalten (schematisch). Die Schnitte I und IV sind einander gleich.

wodurch die spitzen Winkel des Rhombus, die zuerst nach vorn und hinten lagen, nunmehr nach oben und unten zu liegen kommen. Eine Pulpa wie bei der Schwanzschuppe wurde hier nicht beobachtet. Dafür entstehen aber bald Querleisten auf der Oberfläche senkrecht zu dem zuerst angelegten Längskamm (Abb. 14—16 *QK*). Weiter werden dann neue Längsrippen parallel zu dem mittelsten Kamm angelegt und wir erhalten damit eine Felderteilung, wie sie in Abb. 15 u. 16 zu erkennen ist. Durch Neubildung von weiteren Quer- und Längsleisten, die besonders an der dorsalen Seite lebhaft fortschreitet, erreicht die Schuppe die in Abb. 16 dargestellte Gestalt. An den Kreuzungspunkten der Leisten werden kleine Höcker angelegt. Schließlich bekommt die Schuppe ein Oberflächenrelief, das auf Abb. 17 dargestellt ist. Die ganze Oberfläche ist in ein Gitter von Längs- und Querleisten eingeteilt. Die drei großen Öffnungen in der Mitte (Abb. 14—17 *SK*) zeigen die Stellen

eine charakteristische Schnittfolge durch eine Schwanzschuppe schematisch dargestellt, und in Abb. 12 sind die Schnittstellen zur leichteren Orientierung angegeben (Abb. 12, I—IV, Abb. 13, I—IV).

Die Rumpfschuppe fällt durch ein kräftiges Wachstum an den Rändern auf,

an, wo die Sinnesknospen sitzen. — Die Schwanzschuppe behält eine viel einfachere Gestalt bei. Zwar werden auch hier Längs-

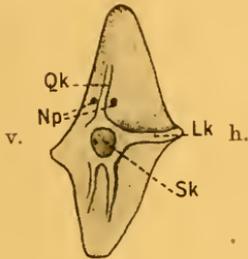


Abb. 14.

Abb. 14. Junge Rumpfschuppe. Vergr. 54. *Lk* Längskamm, *Sk* Öffnung für die Sinnesknospe, *Np* für den Nerven zu ihr, *Qk* Querrippe. Links ist vorn.

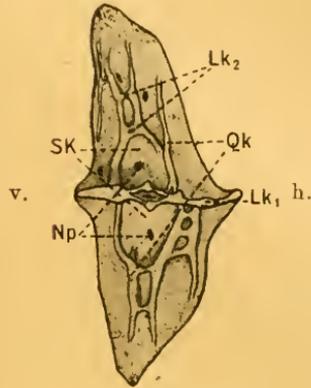


Abb. 15.

Abb. 15. Rumpfschuppe. Vergr. 54. *Np*, *Qk* und *Sk* wie in Abb. 14, *Lk*₁, *Lk*₂ zuerst (später) angelegte Längskämme. Links ist vorn.

Abb. 16. Rumpfschuppe. Vergr. 54. *Sk* Öffnung für die Sinnesknospen, *Lk*₁, *Lk*₂ zuerst (sekundär) gebildete Längsrippen, *Qk* Querrippen, *H* Höcker. Links ist hinten.

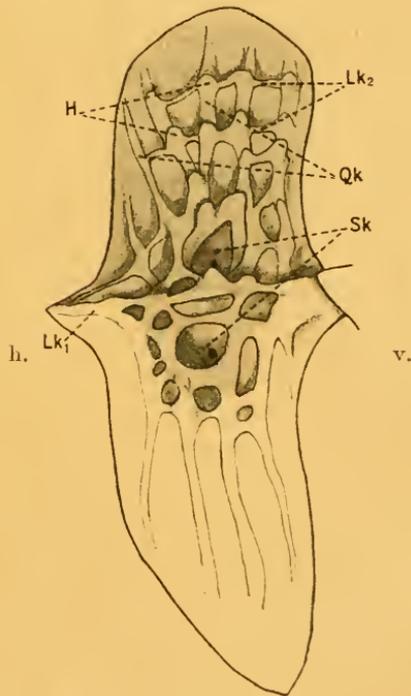


Abb. 16.

und Querleisten gebildet; aber diese erreichen im Vergleich zu dem mächtig entwickelten mittleren Längskamm nur unbedeutende Dimensionen.

An die Betrachtung der histologischen und morphologischen Entwicklung der Schuppen von Gasterosteus anschließend, soll versucht werden, die phylogenetische Stellung derselben zu ermitteln. Dazu muß auf die Entwicklung der Plakoid-, Ganoid- und Teleosteerschuppe nach O. HERTWIG und KLAATSCH eingegangen werden.

Vor Anlage der Schuppen besteht das Corium der Plakoidfische aus drei Schichten: der Basalmembran, die an die Epidermis grenzt, einer lockeren Bindegewebsschicht und einer zweiten Schicht von straffem Bindegewebe. Die mittlere lockere Schicht ist die Matrix der Plakoidschuppe mit Ausnahme des Schmelzes, der von der Epidermis gebildet wird. Die Anlage einer Schuppe beginnt mit der Entwicklung einer Papille im oberflächlichen Teile der lockeren Bindegewebsschicht. Die Papille schiebt sich nach der Epidermis vor und bildet an ihrer Oberfläche einen dünnen Dentinkegel, auf dem von dem Schmelzorgan der Epidermis eine Schmelzkappe abgelagert wird. Allmählich wird der Dentinkegel stärker, und an seiner Basis bildet sich eine Basalplatte aus, die aus dem darunterliegenden Corium Bindegewebsfasern aufnimmt, wodurch sie eine festere Verbindung mit der Haut erhält.

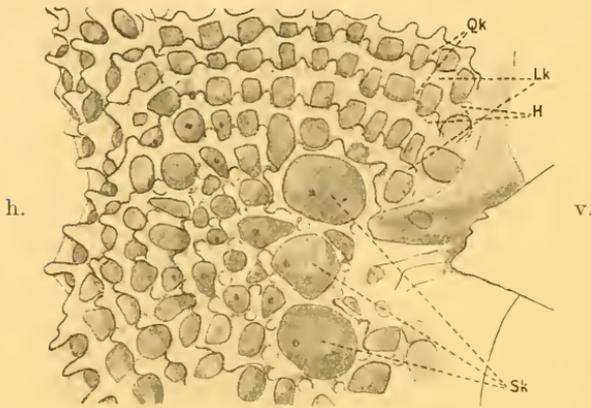


Abb. 17. Mittlerer Teil einer ausgewachsenen Schuppe. Vergr. 54. Buchstaben wie in Abb. 16. Links ist hinten.

Die Anlage der Ganoidschuppen verläuft ganz ähnlich, nur mit dem Unterschied, daß die Schuppenpapille an der Basis der lockeren Coriumschicht gebildet wird.

Das Corium der Teleosteer läßt anfangs eine Trennung in drei Schichten nicht mehr erkennen. Erst mit der Anlage der Schuppen entsteht in deren Umgebung eine lockere Bindegewebsschicht, die später zum Auskleiden der Schuppentaschen dient, während von vornherein nur eine geschichtete Bindegewebslage vorhanden ist.

Im Corium von Gasterosteus ist die lockere Schicht nicht mehr zu finden. Offenbar weist dies auf einen hohen Entwicklungsgrad hin: denn mit fortschreitender Entwicklung besteht eine Neigung zur Reduktion der lockeren Coriumschicht und zu einer festeren Verbindung der Schuppe mit der Haut. Zudem besteht bei den Plakoidfischen noch ein Wechsel des Schuppenkleides, während die meisten

Teleosteer ihre Schuppen lebenslänglich behalten. (Eine Ausnahme davon macht nach BROWN [1903] *Gadus*.)

Mit dem Fortfall der lockeren Bindegewebsschicht wird auch der Name Basalmembran für die oberste Lage des geschichteten

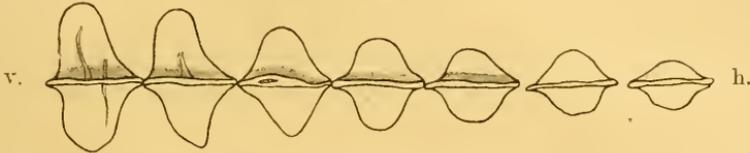


Abb. 18. Rumpfschuppen. Vergr. 54. Zeigt die fortschreitende Überlagerung (rechts jüngste, links älteste). Links ist vorn.

Coriums überflüssig. Diese Bezeichnung hat nur so lange Zweck, als die obere Schicht infolge des Auftretens einer lockeren Bindegewebsschicht histologisch als etwas Besonderes auftrat.

Während also die histologische Entwicklung der Stichlingschuppe auf einen hohen Entwicklungsgrad hindeutet, weist die morphologische Entwicklung, besonders die rhombische Form der jungen Schuppe, und das Auftreten einer Pulpa im Innern der Schwanzschuppe auf eine tiefe Stufe hin.



Abb. 19. Schwanzschuppen (links die jüngste, rechts die älteste). Vergr. 54. Links ist vorn.

Der Hautpanzer des Stichlings besteht aus einer Reihe von Schuppen, die die Seitenlinie entlang vom Kopf bis zur Schwanzflosse ziehen (Abb. 21). Die Schuppen sind segmental angeordnet, und zu jedem Muskelsegment gehört nur eine. Jede Schuppe bedeckt mit ihrem Hinterende das Vorderende der nächstfolgenden.

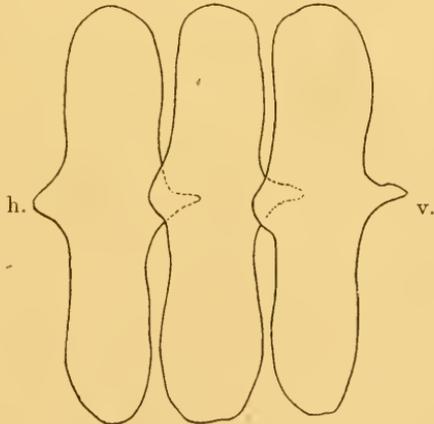


Abb. 20. Umriß dreier Rumpfschuppen. Der punktierte Teil wird von der vorhergehenden Schuppe bedeckt. Links ist hinten.

Bei der Entwicklung des Panzers werden zuerst die auf Abb. 21 mit 1—4 bezeichneten, dann einige zwischen der Schwanz- und dem Hinterende der Afterflosse gelegene Schuppen angelegt, und von

diesen beiden Stellen aus schreitet die weitere Anlage des Panzers fort. In ihren Jugendstadien liegen die Schuppen, wie Abb. 18 und 19, die eine Anzahl von Rumpf- resp. Schwanzschuppen darstellen,

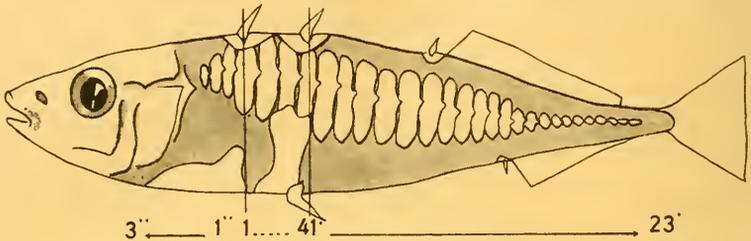


Abb. 21. *Gasterosteus aculeatus trachurus* mit drei Orientierungsschnitten; die Zahlen bezeichnen die Schuppen.

erkennen lassen, vollständig isoliert. Erst allmählich schieben sie sich in der oben angegebenen Weise übereinander. Abb. 20 zeigt die Überlagerung der Rumpf-, Abb. 12 die der Schwanzschuppen.

3. Variationen des fertigen Panzers.

Das Schuppenkleid des Stichelings ist je nach der Gegend, in der die Tiere vorkommen, verschieden. Das eine Extrem ist die volle Beschuppung (*G. aculeatus trachurus* Abb. 21), das andere die in Abb. 22 abgebildete Form mit nur vier Schuppen. Die höchste von

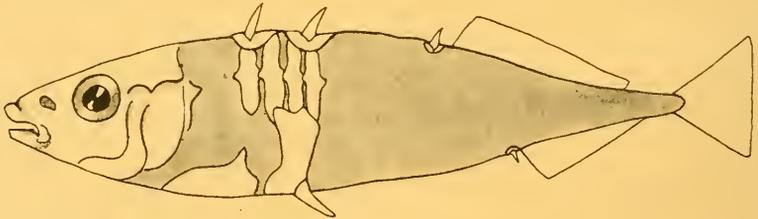


Abb. 22. *G. aculeatus leirus*

mir beobachtete Schuppenzahl war 30, die niedrigste, an einem einzigen Tiere unter 169 gefundene, drei.

Da sich bei kleineren Tieren die Zahl der Schuppen nicht immer ganz leicht ermitteln läßt, so wurden die Tiere in 50 proz. Schwefelsäure gebracht, wo sie etwa eine halbe Stunde blieben. Die Schuppen werden dadurch blendend weiß, während die Haut vollkommen durchsichtig und die Muskeln dunkelbraun werden. Die Schuppen heben sich dann sehr deutlich ab. Zur Neutralisierung der Schwefelsäure werden die Tiere dann in ammoniakalischen Alkohol übergeführt —

dabei scheidet sich ein Öl in reichlicher Menge ab — und schließlich in 80 proz. Alkohol konserviert.

Der leichteren Zählung der Schuppen wegen denken wir uns durch den vordersten und den mittleren Rückenstachel Transversalebene gelegt (Abb. 21) und bezeichnen die dadurch getroffenen Schuppen mit 1—4. Von 1 ab zählen wir nach vorn 1"—3", von 4 aus nach hinten 1' bis 23'. Eine Transversalebene durch den dritten Rückenstachel, die wir aber im folgenden nicht weiter brauchen, geht durch 6'.

Es wurde nun Material von verschiedenen Orten auf Zahl und Lage der Schuppen untersucht. Dabei wurden nur die Schuppen der linken Seite gezählt; kleine Schwankungen in der Beschuppung der Körperhälften gleichen sich dadurch aus, daß bald die linke, bald die rechte Seite stärker beschuppt ist; außerdem sind solche Asymmetrien nicht häufig, und es handelt sich dabei immer nur um eine oder zwei Schuppen.

Die Tiere waren stets länger als 2,5 cm, der Panzer also immer voll ausgebildet.

Das Material verteilte sich wie folgt. Es lagen vor: aus Königsberg 77, aus Ebermannstadt (Oberfranken) 40, aus Bergen 6, aus Artern (Thür.) 20, aus Gerstungen (Thür.) 20, aus der Isonzomündung 6 Exemplare.

Das Ergebnis der Zählung zeigen die Tabellen 1—7. In der oberen Reihe ist die Ordnungszahl der Schuppe angegeben.

Tabelle 1.
(Stichlinge aus Königsberg).

	3"—1"	1—4	1'	2'	3'	4'	5'	6'	7'	8'	9'	10'	11'—13'	14'	15'	16'	17'	18'	19'	20'	21'	22'	23'	
1	.	.	.																					
1																				
1																
1																
1																
1																
1																
1																
1																
1																
65
Sa.	77	77	77	75	74	74	73	70	68	68	67	66	65	67	67	70	73	73	75	76	76	77	77	
%	100	100	100	97	96	96	95	91	88	88	87	86	84	87	87	91	95	95	97	99	99	100	100	

Tabelle 2.
(Stichlinge aus Bergen).

	3''	2''	1''	1-4	1'	2'	3'	4'	23'
2
4
Sa.	6	4	6	6	6	6	4	4	4	4
%	67	100	100	100	100	67	67

Tabelle 3.

(Stichlinge aus Ebermannstadt [Oberfranken].)

	2''	1''	1-4	1'	2'	3'	4'	5'	6'	7'
3
2
4
13
2
9
3
2
1
1
Sa.	40	11	29	40	33	7	2	2	1	1
%	28	79	100	83	18	5	5	3	3	3

Tabelle 5.

(Stichlinge aus Gerstungen [Thür.].)

	2''	1''	1-4	1'
1
2
12
1
4
Sa.	20	5	19	20
%	25	95	100	85

Tabelle 4.

(Stichlinge aus Artern [Thür.].)

	2''	1''	1-4	1'	2'	3'
4
8
3
3
1
1
Sa.	20	8	20	20	13	2
%	40	100	100	65	10	5

Tabelle 6.

(Stichlinge aus der Isonzomündung.)

	1''	1-3	4
1	.	.	.
5	.	.	.
6	.	.	.
Sa.	12	6	12
%	50	100	92

Auf Tabelle 1—6 findet man in der linken Kolonne die Anzahl der Fälle, in denen die gleiche Art der Beschuppung auftrat, und die vorhandenen Schuppen sind durch Punkte bezeichnet. Zum Schluß ist dann für jede Schuppe berechnet, in wieviel Prozent der Fälle sie beobachtet wurde. Auf Tabelle 7 sind diese letzten Zahlen der leichteren Übersicht wegen noch einmal zusammengestellt.

Wir verschaffen uns jetzt einen Überblick über die mittlere Zahl der Schuppen für jeden Ort, indem wir die Prozentzahlen in den Horizontalreihen addieren und durch 100 dividieren. Dann erhalten wir die folgende Übersicht:

Herkunft:	mittlere Schuppenzahl:
Königsberg	28
Bergen	22
Oberfranken	7
Artern	6
Gerstungen	
Isonzomündung	4

Diese Tabelle zeigt uns die Unvollkommenheit des Materials; denn zwischen den Stichlingen aus Bergen mit 22 Schuppen und denen aus Oberfranken mit 7 ist kein Übergang vorhanden.

Wenn wir nun diese Übersicht mit der Tabelle vergleichen, so sehen wir zunächst, daß eine Form mit durchweg 30 Schuppen nicht vorhanden war. Bei 28 Schuppen besteht eine Neigung, die Schuppen 11'—13' zuerst zurückzubilden. Mit der Reduktion des Panzers auf 22 Schuppen (Bergen) ist die Wahrscheinlichkeit für die Ausbildung von Nr. 2'—23' nur noch 66,7, gleichzeitig ist sie für 3" auch nur noch 66,7. Beim Auftreten von 7 Schuppen (Form von Oberfranken) ist die Wahrscheinlichkeit für die Anlage von 7'—23' gleich Null, für 3" ebenfalls, 1" und 2" zeigen auch eine Neigung zur Reduktion, treten aber immer noch häufiger auf als 2'—6'. Die Tiere aus Artern und Gerstungen besitzen nur 6 Schuppen, deren Verteilung etwas verschieden ist. Die Form aus dem Isonzo endlich mit 4 Schuppen im Durchschnitt besitzt nur noch in 50 Prozent der Fälle die Schuppe 1", sonst nur noch 1—4 und als Seltenheit nur 1—3.

Rückblickend können wir feststellen, daß diejenigen Schuppen, die bei der Ontogenese des Hautpanzers zuerst angelegt werden (Nr. 1—4), bis zuletzt bei der Reduktion erhalten bleiben, und daß die zuletzt angelegten (Nr. 11'—13') zuerst wegfallen. Zu den bei der ontogenetischen Entwicklung eines *G. aculeatus trachurus* am

Tabelle 7.

	3'	2''	1''	1-3	4	1	2	3	4	5	6'	7	8	9	10'	11'-13'	14'	15'	16'	17'	18'	19'	20'	21'	22'	23'
Königsberg . .	100	100	100	100	100	100	97	96	96	95	91	88	88	87	86	84	87	87	91	95	95	97	99	99	100	100
Bergen	67	100	100	100	100	100	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67	67
Ebermannstadt			28	79	100	100	83	18	5	3	3	3														
Artern			40	100	100	100	65	10																		
Gerstungen . .			25	95	100	100	85																			
Isonzo			50	100	100	92																				

frühesten entwickelten Schuppen gehören Nr. 22' und 23'. Über ihre Stellung bei der Reduktion des ganzen Panzers gibt die Tabelle keinen genauen Anhalt; bei der Form aus Königsberg ist zwar die Wahrscheinlichkeit für die Anlage noch 100, bei der Abnahme der gesamten Schuppenzahl auf 22 dagegen (Form aus Bergen) ist die Wahrscheinlichkeit für ihre Erhaltung nur noch ebensogroß wie z. B. für 2'. Trotzdem glaube ich aus der Tabelle den Schluß ziehen zu können, daß die Schuppen bei der Reduktion des ganzen Panzers in umgekehrter Reihenfolge reduziert werden, wie sie bei der ontogenetischen Entwicklung eines Tieres angelegt werden. — Ein Grund für die verschieden weite Reduktion des Panzers an verschiedenen Lokalitäten läßt sich aus der Tabelle nicht ableiten. Dazu war das Material nicht groß genug, und dann war es auch nicht nach einem bestimmten Plan gesammelt.

Zusammenfassung.

Die jüngsten untersuchten Stiehlinge waren 1,2 cm lang. Die Epidermis (Abb. 1, *ep*) besteht bei diesen Tieren aus Zellen, die parallel zur Oberfläche der Haut ihre stärkste Ausdehnung zeigen. Das Corium (Abb. 1 *cor*₁, *cor*₂) zeigt zwei Schichten, eine obere straffe (*cor*₁) und eine darunterliegende, die Hohlräume besitzt (*cor*₂).

Die Schuppe entsteht in der oberen Coriumschicht. Ob die Skleroblasten ektodermalen Ursprungs sind oder im Corium entstehen, läßt sich bei *Gasterosteus* nicht entscheiden.

Als erste Anlage der Schuppe tritt eine Platte mit mehreren Öffnungen oder auch ein Kamm mit ringförmiger Öffnung für die Sinnesknospe auf (Abb. 9a, b).

Auf der Platte werden später Quer- und Längsrippen angelegt (Abb. 15—17), so daß eine vollkommene Felderteilung entsteht. An den Kreuzungsstellen der Längs- und Querrippen bilden sich endlich Höcker.

Die Schwanzschuppen unterscheiden sich von den Rumpfschuppen durch die stärkere Entwicklung des längsgerichteten Hautkammes und besitzen eine an die Plakoidschuppe erinnernde Pulpa.

Die ersten Schuppen entstehen nahe dem Kopfe, dann entstehen einige in der Schwanzgegend, und von diesen Zentren aus entwickeln sich die übrigen.

Die Anzahl der Schuppen wechselt je nach dem Aufenthaltsort. Die Neigung zur Rückbildung ist am größten für die in der ontogenetischen Entwicklung zuletzt angelegten, am kleinsten für die zuerst angelegten Schuppen. Ein Grund für die Reduktion des Panzers wurde nicht gefunden.

Literaturverzeichnis.

1. BROWN, A. W., Some Observations on the young Scales of the Cod, Haddock and Whiting before Shedding. Proc. R. Soc. Edinburgh, Vol. 24, 1903, S. 437—458.
2. BURKHARDT, R., Die Entwicklungsgeschichte der Verknöcherungen des Integuments und der Mundhöhle der Wirbeltiere. Kap. 4, Bd. 6 in O. HERTWIG, Handbuch d. Entwicklung der Wirbeltiere, 1902.
3. GRUNELIUS, A. v., Über die Entwicklung der Haut des Karpfens. Jena. Zeitschrift f. Naturw. Bd. 49, 1912, S. 119—148.
4. HARRISON, R. G., Ectodermal or mesodermal origin of the bones of Teleosts. Anat. Anz. Bd. 10, 1894, S. 138—143.
5. HASE, Albr., Studien über das Integument von Cyclopterus lumpus usw. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 47, 1911, S. 217—342.
6. HERTWIG, O., Über Bau und Entwicklung der Plakoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 8, 1874.
7. KASANZEFF, W., Über die Entstehung des Hautpanzers bei Syngnathus acus. Zool. Anz. Bd. 30, 1906, S. 854—861.
8. KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Fischechuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. Morph. Jahrb. Bd. 16, S. 97—285.
9. Ders., Über die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb. Bd. 21, 1894, S. 153—240.
10. Ders., Über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Verh. Anat. Gesellsch., 9. Vers., 1895, S. 122—134.
11. KWIETNIEWSKI, C., Ricerche intorno alla struttura istologica dell' integumento dei Selachii. Padova 1906. Zool. Jahresber. f. 1906, S. 105.
12. MACALLUM, A. B., in ABDERHALDEN, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden Bd. 5, 1912, S. 1128.
13. MAURER, F., Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. 1915, S. 273.

14. MERKEL, F., Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 38, 1909, S. 321—392.
15. NUSBAUM, J., Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere und zur Histogenese der Lederhaut und der Cycloid-schuppen der Knochenfische. Anat. Anz. Bd. 30, S. 297—310.
16. RABL, C., Über die Herkunft des Skeletts. Verh. Anat. Ges., 8. Vers., 1894, S. 169—170.
17. RÖSE, C., Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe der niederen Wirbeltiere. Anat. Anz. Bd. 14, 1897, S. 21—31, 33—69.
18. WEISKE, Über die Zusammensetzung von Fischschuppen und Fischknochen. Zeitschr. f. physikal. Chemie Bd. 7, 1883.

Nachdruck verboten.

Zur Ontogenie des Elefantengebisses.

Von Prof. Dr. ADLOFF.

Seinen Odontologischen Studien hat BOLK neuerdings ein drittes Heft folgen lassen, das die Ontogenie und Phylogenie des Elefantengebisses behandelt. Untersuchungen über die Entwicklung des Elefantengebisses fehlten bisher, da Embryonen dieser Tierform naturgemäß sehr selten zur Bearbeitung gelangen. Auch BOLK hatte nur ein Stadium zur Verfügung, so daß es nicht gelingen konnte, alle Einzelheiten der Entwicklung einwandfrei festzustellen. Immerhin ist das, was BOLK gefunden hat, so interessant, daß die Veröffentlichung auch dieses einen Stadiums durchaus erwünscht ist. Wenn ich daher einige Einwände zu machen gedenke, so betreffen dieselben nicht etwa die tatsächlichen Befunde, die nachzuprüfen mir jede Gelegenheit fehlt, sondern lediglich ihre Deutung und die aus ihnen gezogenen allgemeinen Schlüsse, gegen deren Richtigkeit ich allerdings die schwersten Bedenken anzuführen haben werde. Die Auffassung BOLKS über „die Probleme der Gebißentwicklung“ setze ich als bekannt voraus. Ich selbst halte dieselben für vollkommen verfehlt und habe insbesondere in einer ausführlichen Arbeit „Die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen; eine Kritik der Dimertheorie BOLKS“ sehr scharf gegen dieselbe Stellung genommen, und in einer weiteren Arbeit „Die Beziehungen zwischen Reptilien-, Beutler- und Plazentaliergebiß“ glaube ich auch die von BOLK über diese Frage geäußerten Ansichten widerlegt zu haben. Es ist mir nicht bekannt geworden, daß BOLK sich zu diesen Arbeiten geäußert hat, er hält jedenfalls auch heute noch mit einer wahrhaft imponierenden Nichtachtung jeglicher Einwände gegen seine

Theorie an dieser fest. Daher fühle ich mich verpflichtet, auch die neueste Arbeit BOLKS über die Entwicklung des Elefantengebisses, die ganz auf dem Boden dieser Anschauungen steht, nicht ohne Widerspruch zu lassen.

Was nun die tatsächlichen Befunde anbetrifft, so hat BOLK folgendes festgestellt: Beim Elefanten scheint es nicht zur Anlage eines gesonderten Schmelzorgans zu kommen, vielmehr scheint die Zahnleiste selbst die Anlage des Zahnes zu besorgen. Dieser zahnbildende Bezirk der Zahnleiste bildet im vorderen Teile der Anlage eines hinteren Molaren eine Doppelfalte, die weiter nach hinten sogar zu einer dreifachen Falte wird. Das hintere Ende der Anlage zeigt dann wieder einen gestreckten Verlauf. Es geht somit hieraus hervor, daß der Elefantenmolar nicht in toto zur Anlage gelangt, sondern daß sich der vordere Teil zuerst differenziert. BOLK hat dann die Papillen der Anlagen der vorderen Molaren in Wachs rekonstruiert. Diese Rekonstruktionen zeigen denn auch ganz deutlich die Anlage der von vorn nach hinten sich entwickelnden Molaren mit dem gemeinsamen Sockel und den einzelnen Lamellen, die bei den verschiedenen Zähnen in verschiedener Anzahl, aber noch nicht vollzählig entwickelt sind.

Bereits im zweiten Heft seiner odontologischen Studien hat BOLK ohne jede tatsächliche Unterlage über die Entstehung der Elefantenmolaren folgende Hypothese ausgesprochen: Er nimmt an, daß die Zähne der Multituberkulaten dadurch zustande gekommen sind, daß der linguale Zahnleistenrand eines gewöhnlichen „dimeren“ Zahnes nicht zur Ruhe gelangt, sondern eine größere Anzahl von Zahngenerationen weiterbildet, die dann miteinander verschmelzen. Weil aber für das hieraus entstehende Zahngebilde im Kiefer kein Platz gewesen wäre, wenn es seine bucco-linguale Stellung behalten hätte, da der Zuwachs der neuen Generationen ja an der lingualen Seite zustande kam, so drehte sich der Zahn um 90° mit dem ursprünglich lingualen Rande nach hinten und stellte sich so mit seiner Längsachse dem Kiefferrande parallel. BOLK glaubt nun, daß bei den Proboscidiern dieser bei den Multituberkulaten ursprüngliche Zustand neu erworben wurde. Der linguale Zahnleistenrand, der bei den ältesten Formen derselben nur zwei Zahngenerationen entstehen ließ — nach BOLK ist ja jeder Säugetierzahn aus der Verschmelzung resp. der Konzentration zweier trikonodonter Reptilienzähne entstanden —, erhält von neuem die Fähigkeit seiner reptilienartigen Vorfahren, eine größere Anzahl von Dentitionen entstehen zu lassen. Die latente Eigenschaft wird reaktiviert. Und wie bei den Multituberkulaten findet auch

beim Elefanten eine Drehung des Zahnes um 90° statt. Der vordere Rand des Elefantenzahnes entspricht dem buccalen, der hintere dem lingualen Rand eines gewöhnlichen Säugetiermolaren. „Ich homologisiere somit den Elefantenmolaren mit einer ganzen Zahnfamilie der Reptilien, jede Lamelle stellt eine Generation, ein Glied dieser Familie dar.“

Diese intuitiv ausgesprochene und, wie wir ohne weiteres zugeben müssen, sehr kühne Hypothese glaubt nun BOLK durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bewiesen zu haben. Wenn wir die tatsächlichen Beobachtungen BOLKS kurz durchgehen, soweit dieses an Hand der Schilderung und der beigegebenen Abbildungen möglich ist, so scheint zunächst hervorzugehen, daß in der Tat die Entwicklung der Zahnanlagen bei *Elephas* in anderer Weise zu verlaufen scheint als sonst bei Säugetieren. Allerdings muß nochmals bemerkt werden, daß das eine Stadium nicht genügt, um ein klares Bild von dem Verlauf der Entwicklung zu erhalten, daß es sich also nur um eine vorläufige Deutung handeln kann, deren eventuelle Korrektur und Vervollständigung durch die Untersuchung weiterer Stadien möglich ist.

Das bezieht sich zunächst und vor allen Dingen auf das Verhalten der Zahnleiste. Es war ja von vornherein zu erwarten, daß bei der Anlage der Elefantenmolaren sekundäre Abänderungen vorhanden sein würden. So kann es nicht weiter als auffallend bezeichnet werden, daß das Schmelzorgan des Elefanten noch während seiner Entwicklung von vorn nach hinten wächst. Es ist dieses auch kaum ein prinzipieller Unterschied gegenüber den anderen Säugetieren, denn auch bei diesen ist ein Wachstumsunterschied des vorderen Teiles der Anlage gegenüber dem hinteren Teile, wie auch BOLK zugibt, sehr wohl bemerkbar. Und ob es sich bei dem Elefanten überhaupt nicht um ein wohlabgegrenztes Schmelzorgan handelt, ob vielmehr die Zahnleiste selbst die Anlage des Zahnes besorgt, scheint mir aus den Untersuchungen BOLKS nicht einwandfrei hervorzugehen. Eine Anzahl seiner Abbildungen scheint mir gegen diese Annahme zu sprechen.

Sehr merkwürdig wäre es aber, wenn wirklich, wie BOLK glaubt, annehmen zu müssen, außer dem Wachstum des Schmelzorgans von vorn nach hinten, noch ein solches von lingual nach buccal stattfinden würde, so daß also der linguale Abschnitt dem buccalen gegenüber als der ältere zu bezeichnen wäre. Bekanntlich ist sonst gerade das Gegenteil der Fall! Die labial resp. buccal gelegene Anlage des Milchzahnes ist der lingual sich entwickelnden Ersatzzahnanlage gegenüber die ältere und es ist bekannt, daß labial der Milchzahnreihe

noch eine ältere Dentition zur Entwicklung gelangen und daß ebenso lingual der Ersatzzahnreihe wenigstens die Anlage einer ferneren jüngeren Dentition vorhanden sein kann. Hier findet also ein Wachstum von buccal nach lingual statt und auch BOLK hat in seinem sog. „dimeren“ Zahn den buccalen Teil als den älteren bezeichnet. Dieser Punkt bedarf also noch weiterer Aufklärung; die Untersuchungen BOLKS reichen hierzu nicht aus.

Das wären kurz die Befunde, die eine wesentliche und prinzipielle Abweichung von den bisherigen Feststellungen über das Verhalten der Zahnleiste bilden würden. Im übrigen haben die Untersuchungen BOLKS nichts Auffallendes ergeben. Insbesondere zeigen die Rekonstruktionen der vorderen Molaren aufs deutlichste, daß die Vergrößerung der ursprünglich vierhöckerigen Molaren am hinteren Ende zustande kommt. Die Drehung der Zahnanlagen um 90° mußte hier also bereits vollendet sein. Es geht aus der Arbeit BOLKS auch nicht klar hervor, ob es sich bei dieser Drehung um einen ontogenetischen oder um einen phylogenetischen Prozeß handeln soll. Ich nehme an, daß BOLK das erstere gemeint hat.

Als Beweis nun für diese stattgehabte Drehung kann BOLK nur ein Moment anführen: das Vorhandensein eines transversal verlaufenden sog. „Schmelzseptums“.

Dieses Schmelzseptum ist von BOLK entdeckt worden und soll die Anlage des Säugetierzahnes in zwei Hälften, eine buccale und eine linguale, teilen. Diese beiden Hälften repräsentieren je einen trikodonten Reptilienzahn und aus ihrer Verschmelzung soll der Säugetierzahn entstanden sein, der daher ein „dimeres“ Gebilde darstellt. Beim Elefanten fand nun BOLK, daß dieses Septum zwischen Lamellen vom lingualen zum buccalen Rande des Schmelzorgans verläuft. Es hat also einen transversalen Verlauf gegenüber dem sagittalen bei den anderen Säugetieren. Hierdurch ist nach BOLK der Beweis erbracht, daß die einzelnen Lamellen ebensoviele Zahnfamilien der Reptilien darstellen und daß der Elefantenmolar um 90° gedreht sein muß, weil das produktive Ende der Zahnleiste ursprünglich lingual liegt, die Entstehung neuer Dentitionen also an dieser Stelle zu erwarten ist, während die allmählich fortschreitende Komplikation des Elefantenmolaren in der Längsrichtung liegt. Die Beweisführung BOLKS ist nach jeder Richtung hin anfechtbar. Sie beweist etwas durch eine ganz hypothetische Annahme, die selbst erst bewiesen werden müßte. Ein Schmelzseptum im Sinne BOLKS gibt es gar nicht. Ich habe schon verschiedentlich darauf hingewiesen, daß dieses sog.

Schmelzseptum lediglich bedingt ist durch die Bildung der Schmelzpulpa, die zuerst oberhalb der Höcker stattfindet, auf welchen bekanntlich zuerst Schmelz abgelagert wird derart, daß zunächst die Spitzen der Höcker mit Schmelzkappen versehen werden, die dann allmählich nach unten wachsen und in den späteren Schmelzfurchen miteinander verschmelzen. So bleibt dann zwischen den Anlagen der Höcker in der Schmelzpulpa eine Stelle mit noch undifferenzierteren Zellen übrig, die aber allmählich auch verschwindet, je weiter die Entwicklung fortschreitet. So ist es denn auch nur natürlich, daß beim Elefanten, bei welchem die Schmelzlamellen durch tiefe Täler getrennt hintereinander liegen, die Bildung der Schmelzpulpa in diesen Tälern zuletzt eintritt und hier die mehr indifferenten Zellen des Schmelzorgans zuletzt in die charakteristischen Zellen der Schmelzpulpa umgewandelt werden. Auf diese Weise ist die Lage dieser Zone transversal zwischen den Lamellen absolut einwandfrei und ungezwungen erklärt. Ihre Bezeichnung als Schmelzseptum ist irreführend. Irreführend sind aber vor allem auch die schematischen Abbildungen BOLKS (Abb. 7 u. 22 b), die im Interesse seiner Hypothesen ein wirkliches Septum mit faseriger Struktur zeigen, wie es in Wirklichkeit niemals vorkommt.

Wenn also BOLK behauptet, daß durch die ontogenetische Beobachtung die Drehung der Elefantenmolaren tatsächlich festgestellt ist, so muß ich dieser Behauptung mit aller Entschiedenheit widersprechen. BOLK wenigstens hat auch nicht die Spur eines Beweises dafür beigebracht. Sein angeblicher Beweis beruht auf ganz hypothetischen Annahmen und Spekulationen.

Tatsache ist dagegen, daß für die Stammesgeschichte der Elefantenmolaren eine nahezu vollständige Entwicklungsreihe vorliegt, indem aus dem vierhöckerigen Molaren der Urform durch Hinzufügung neuer Höcker am hinteren Ende des Zahnes das heutige komplizierte Gebilde entsteht. BOLK glaubt nun, daß das CARABELLI'sche Höckerchen der Primaten in derselben Weise zustande gekommen ist, wie die Lamellen der Elefantenmolaren, indem es ebenfalls die Manifestation einer weiteren Zahngeneration der Reptilien darstellt. Auch diese Auffassung ist irrtümlich! Das CARABELLI'sche Höckerchen ist morphogenetisch dem vierten Höcker der Primatenmolaren vollständig gleichwertig. Beide entstehen aus dem Cingulum, einem uralten Bestandteil, der schon bei den ältesten Säugetieren vorhanden ist. Ihre allmähliche Differenzierung ist in solcher Deutlichkeit zu verfolgen, daß ein Zweifel an ihrer morphologischen Bedeutung gar nicht aufkommen kann.

Gesetzt aber den Fall, die zwei neuen Höcker, die z. B. bei

Palaeomastodon am hinteren Ende der Molaren neu auftreten, entsprächen wirklich einer dritten Dentition der Reptilien, also auch dem CARABELLI'schen Höckerchen, so würde in diesem Fall auch nicht der geringste Grund für eine Drehung der Molaren um 90° vorliegen, da ein solcher Molar ja ebenso wie die Molaren der Primaten mit dem CARABELLI'schen Höckerchen genügend Platz im Kiefer finden würde. Wir würden also bei dieser Form mit aller Bestimmtheit erwarten müssen, daß die beiden neuen Höcker noch auf der lingualen Seite der Molaren liegen würden. Das ist aber nicht der Fall und schon diese Tatsache beweist allein, daß die Annahme BOLKS falsch ist.

Auch auf einen anderen Einwand sei noch hingewiesen. Während BOLK in seinen ersten Arbeiten behauptete, daß der Säugetierzahn durch Verschmelzung zweier trikonodonter Reptilienzähne entstanden sei, nimmt er bekanntlich jetzt an, daß es sich nicht um eine direkte Verschmelzung, sondern nur um eine Konzentration, um das Ausbleiben einer räumlichen Sonderung der Produkte der Zahnleiste handelte. Trotzdem also eine echte Verschmelzung gar nicht in Frage kommt, soll das sog. Schmelzseptum noch heute die Trennungslinie zweier verschmolzener Reptilienzähne anzeigen. Und nicht allein das! Die einzelnen Höcker der heutigen Säugetierzähne werden mit den drei Spitzen der trikonodonten Reptilienzähne identifiziert, auch wenn die Paläontologie einwandfrei nachweist, daß ein Teil dieser Höcker im Laufe der Stammesgeschichte neu erworben ist. BOLK widerspricht sich also selbst! Denn wenn die Annahme BOLKS, daß nur eine Konzentration stattgefunden hat, richtig ist, dann kann doch ontogenetisch nicht eine Verschmelzung manifest werden, die stammesgeschichtlich niemals vor sich gegangen ist. Dieselben Widersprüche liegen aber bei seiner Erklärung der Ontogenie der Elefantenmolaren vor. Die Urform der Elefanten besitzt vierhöckerige Molaren. Der heutige Elefantenmahlzahn ist daher das Produkt einer progressiven Entwicklung. Daß diese progressive Entwicklung, die doch eine neue weitergehende Differenzierung bedeutet, nun in der Weise verlaufen sein soll, daß die einzelnen Zahnanlagen der Reptilien von neuem auftauchen, um miteinander und den funktionierenden Zähnen zu verschmelzen, daß die Entwicklung daher einen umgekehrten Verlauf nehmen würde, erscheint mir so undenkbar, so unvorstellbar, daß mir eine Diskussion hierüber zwecklos erscheint.

Die Hypothese BOLKS über die Ontogenie und Phylogenie der Elefantenmolaren halte ich für ebenso verfehlt wie seine Theorie

über die Entwicklung des Säugetiergebisses überhaupt. Nach wie vor stehe ich auf dem Standpunkt, daß Verschmelzungsprozesse, die entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen sind, in der Tat wohl eine Rolle gespielt haben bei der Herausbildung der heutigen Säugetierzähne aus den Zähnen reptilienartiger Vorfahren. Diese ursprüngliche Verschmelzung ist aber eine so vollkommene geworden, daß sie nur in besonderen Fällen gelegentlich ontogenetisch in vorübergehende Erscheinung tritt. Insbesondere kann keine Rede davon sein, daß der heutige Säugetierzahn oder einzelne Teile desselben mit den einzelnen Reptilienzähnen homologisiert oder daß gar einzelne Höcker mit den Zacken eines trikonodonten Reptilienzahnes direkt identifiziert werden können. Durch diese Verschmelzungsprozesse ist nur eine Grundlage geschaffen worden, von der aus dann die weitere Vervollkommnung des Gebisses durch Differenzierung erfolgte.

Durch welche Ursachen aber diese Differenzierung zustande kam, ist eine weitere Frage, die im Anschluß an die letzten Arbeiten AICHELS zu behandeln ich mir vorbehalte.

Greifswald, den 16. Dezember 1919.

Nachdruck verboten.

Über das interkinetische Ruhestadium der Präspematiden.
(Untersuchungen, ausgeführt mit Unterstützung aus der SAMSON-Stiftung der Bayrischen Akademie der Wissenschaften in München.)

Von H. STIEVE, Leipzig.

Mit 23 Abbildungen.

Die reifen Geschlechtszellen unterscheiden sich in erster Linie grundlegend dadurch von allen somatischen Zellen, daß in ihren Kernen die Zahl der Chromosomen und mit ihr die Gesamtmenge des Chromatins nur die Hälfte der für die betreffende Art gültigen Norm beträgt. Die Reduktion des Chromatins erfolgt durch zwei Teilungen, die sich am Ende der Gonocytogenese gewöhnlich sehr rasch nacheinander abspielen, und zwar im allgemeinen ohne daß im interkinetischen Stadium der bläschenförmige Ruhezustand des Kernes wiederhergestellt wird. Diese letztere Feststellung wird heute im allgemeinen für die Reifung der männlichen wie der weiblichen Keimzellen als Tatsache angenommen, obwohl sie, wie die folgenden Ausführungen zeigen werden, bedingungslos nur für die Eireifung zutrifft. Denn für die Samenentwicklung liegen eine ganze Reihe von Beobachtungen vor, welche einwandfrei zeigen, daß hier der Kern der Präspematiden zwischen den beiden Reifungsteilungen ganz ähnlich wie zwischen

zwei somatischen Mitosen in einen Ruhezustand eintritt, das heißt eine Membran und ein Kerngerüst ausbildet, in welchem die Chromosomen mehr oder weniger undeutlich werden. Die diesbezüglichen Untersuchungen sind zum Teil so gründlicher Art, die Darstellung eine so klare und durch gute Abbildungen belegt, daß an ihrer Richtigkeit wohl kein Zweifel bestehen kann, und es muß deshalb wundernehmen, daß die betreffenden Zellformen in der Literatur kaum beachtet werden. Kommt ihnen doch besonders in theoretischer Hinsicht eine hohe Bedeutung in Bezug auf die Frage der Reduktion zu.

Bei meinen Untersuchungen über die Samenentwicklung des Grottenolmes (*Proteus anguineus* LAUR.) (1918) wurde ich auf die Ruhekerne in den Prä spermatiden aufmerksam und fand bei meinem Suchen in der Literatur, daß ihre Anwesenheit schon bei einer ganz beträchtlichen Anzahl von Tierarten festgestellt ist, allerdings meist nur in kurzen Bemerkungen erwähnt wird. Im folgenden habe ich die diesbezüglichen Beobachtungen kurz zusammengestellt, meine Ausführungen machen keinen Anspruch auf Vollständigkeit, denn es ist bei der ungeheuren Menge der Arbeiten, welche die Spermatogenese behandeln, leicht möglich, daß mir die eine oder andere Mitteilung, in der die fragliche Kernform erwähnt wird, entgangen ist.

Die Prä spermatidenruhekerne wurden durch V. v. EBNER anlässlich seiner Untersuchungen über die Samenentwicklung der Ratte (1871) entdeckt. Er stellte fest, daß die Spermatocyten oder, wie er sich ausdrückt, die HENLE'schen Zellen sich zweimal sehr rasch nacheinander teilen, zwischen den beiden Mitosen erfolgt eine Rekonstruktion des Kernes. V. EBNER selbst legt auf diese Feststellung keinen besonderen Wert, und zwar wohl deshalb, weil zur Zeit seiner Untersuchungen die feineren Vorgänge, welche sich während der Reifungsteilungen abspielen, noch mehr oder weniger unbekannt waren. Es schien daher ganz selbstverständlich, daß nach der ersten Teilung der „HENLE'schen Zellen“, wie eben nach jeder Mitose, der Kern in das Ruhestadium eintrat. Auch in seiner späteren zusammenfassenden Arbeit über die Spermatogenese der Säuger (1888) weist EBNER wieder auf die Kernbildung in den Prä spermatiden hin und gibt auch einige Abbildungen der fraglichen Formen (Abb. 1), die trotz ihrer geringen Größe erkennen lassen, daß die Kernmembran voll ausgebildet ist und ein Nachweis einzelner Chromsomen so wie während der Mitose nicht mehr gelingt.



Abb. 1, Prä spermatide der Ratte, nach VON EBNER (1888), Taf. 15, Abb. 10. Vergr. 540 fach.

Die Spermatogenese der Ratte wurde in der Folgezeit noch mehrmals untersucht, zuerst von v. LENHOSSÉK (1898), welcher „nach eingehender Prüfung des sehr schwierigen Gegenstandes“ auch zu der Überzeugung kam, daß die HENLE'schen Zellen sich zweimal rasch nacheinander teilen. Er bestätigte also die v. EBNER'schen Beobachtungen. „Der überzeugendste Beweis für ihre Richtigkeit liegt für mich in der Tatsache, daß man in der Nähe dieser Mitosen, oft auch eingesprengt zwischen ihnen, eine spermatidenähnliche, ziemlich große besondere Zellform findet mit vollkommen ruhendem Kern, die man auf keine andere Weise erklären kann als indem man annimmt, daß sie die ruhende Zwischenform darstellt zwischen erster und zweiter, zwischen großer und kleiner Mitose.“ Auch er gibt Abbildungen

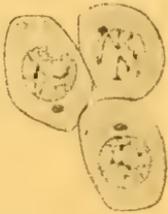


Abb. 2. Präspematide der Ratte, nach von LENHOSSÉK (1898), Taf. 12, Abb. 5. Vergr. Zeiss' Oc.3, Obj. D.

dieser Präspematiden (Abb. 2), aus denen deutlich zu ersehen ist, daß es sich um die Ausbildung vollkommener Ruhekerne handelt, in denen jeder Nachweis eines einzelnen Chromosoma unmöglich ist. Weiterhin meint LENHOSSÉK, man müsse die fraglichen Gebilde — wie dies ja später durch WALDEYER (1906) tatsächlich geschah — eigentlich als Spermatocyten zweiter Ordnung bezeichnen, zieht es aber vor, sie, „da sie sich schon mehr dem Spermatidentyp anschließen“, nach ihrem Entdecker v. EBNER'sche Zellen zu nennen.

Desgleichen fand RÉGAUD (1901) im Hoden der Ratte Präspematiden mit vollkommen ruhenden Kernen, auch er gibt zahlreiche Abbildungen von ihnen wieder, die sich im großen und ganzen mit den LENHOSSÉK'schen decken und deutlich den Unterschied gegenüber den Spermatocyten erster Ordnung und den jüngsten Spermatiden zeigen. Nach dieser Bestätigung der EBNER'schen Beobachtung durch zwei verschiedene Forscher am nämlichen Objekt kann, was die Ratte betrifft, wohl kein Zweifel mehr über das tatsächliche Vorkommen der Präspematidenruhekerne bestehen, sie werden in der Folgezeit auch hier und da in der Literatur erwähnt, so in den zusammenfassenden Referaten von WALDEYER (1906) und KORSCHULT-HEIDER (1903—1909).

In allerneuester Zeit hat DUESBERG (1908) abermals die Spermatogenese der Ratte untersucht und gleichfalls das Ruhestadium der Präspematiden nachgewiesen, das allerdings nur von sehr kurzer Dauer ist. Nach der ersten Reifungsteilung kommt es zur Bildung

einer Kernmembran, in ihrem Inneren entsteht ein Netzwerk, an dem keine einzelnen Chromosomen mehr nachweisbar sind (Abb. 3). Auffallend ist die beträchtliche Größe dieser PräspERMATIDEN; sie übertrifft diejenige der Spermatocyten erster Ordnung um mehr als das Doppelte, die der Spermatiden aber um das Drei- bis Vierfache. In

den früheren Arbeiten werden diese Größenunterschiede nicht ausdrücklich erwähnt.

Über andere Säugetierarten liegen nur spärliche Mitteilungen vor, welche die hier behandelte Frage betreffen, meist beschäftigten sich die Untersuchungen mit anderen Abschnitten der Samenentwicklung. Doch fand KIRILLOW (1912) beim Pferde, daß die Spermocyten nach der ersten Reifungsteilung „PräspERMIDEN (EBNER'sche Zellen)“ bilden. Er beschreibt diese zwar nicht näher, aus den schematischen Abbildungen, die er von



Abb. 3. PräspERMATIDE der Ratte, nach DUESBERG (1908), Taf. 10, Abb. 25. Vergr. Zeiss' Oc. 12, Hom.-Imm. 2 mm.

ihnen gibt, geht jedoch deutlich hervor, daß es sich auch hier um die Ausbildung vollkommener Ruhekern handelt. Desgleichen erwähnt sie SCHÖNFELD (1902) beim Stier und VAN MOLLE (1906) beim Eichkater, bei dem sie besonders schön zur Ausbildung kommen.

In der Spermatogenese der Monotremen findet BENDA (1906 a) folgende Verhältnisse: „Die Kerne der Tochterzellen rekonstruieren sich, es bildet sich eine Kernmembran und ein Liningerüst, in dessen Knoten die Chromosomen zuerst deutlich erkennbar sind. Der Kern geht aber in ein völliges Ruhestadium über und erhält einen Nukleolus und unregelmäßige Chromatinbrocken. Wir finden also auch bei den Monotremen das Stadium der Spermocyten zweiter Ordnung (EBNER'sche Zelle, PräspERMIDE WALDEYER) in typischer Ausbildung“ (Abb. 4). Über die Dauer dieses Ruhezustandes spricht BENDA sich nicht aus, als neuer Befund gegenüber den Beobachtungen an der Ratte kommt hier die Ausbildung des Nukleolus hinzu, welcher das Bild des Ruhekernes vervollständigt.



Abb. 4. PräspERMATIDE von Ornithorhynchus, nach BENDA (1906 a), Taf. 61, Abb. 10, C. 18. Vergr. 1500 fach.

Auch bei Marsupialiern kommt das betreffende Stadium nach den Angaben BENDAS (1906 b) auf das beste zur Ausbildung (Abb. 5). Die betreffenden PräspERMATIDEN zeigen ganz deutlich den Bau ruhender Zellen, die Kernmembran ist gut ausgebildet.

im Netzwerk des Kernes finden sich zwar einzelne größere Chromatinbrocken, jedoch keine scharf umschriebenen Chromosomen. Zur Ausbildung eines Nukleolus scheint es jedoch hier nicht zu kommen, wenigstens wird nichts davon erwähnt.

Wohl aber beobachtet JORDAN (1911—12) beim Opossum (*Didelphys virginiana*), also gleichfalls einem Beutler, während des Ruhestadiums der Prä spermatiden in etwa der Hälfte der Fälle das Auftreten eines Chromatinnukleolus, der stets gegenüber der Centrosphäre gelegen ist. Auch hier ist, soweit dies aus den sehr schematisierten Zeichnungen JORDANS hervorgeht (Abb. 6 und 7) die Kernrekonstruktion eine



Abb. 5.

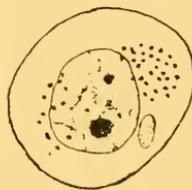


Abb. 6.

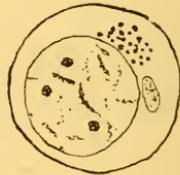


Abb. 7.

Abb. 5. Prä spermatide von *Perameles*, nach BENDA (1906 b), Taf. 64, Abb. 30/1. Vergr. 1500 fach.

Abb. 6 u. 7. Prä spermatiden von *Didelphys virginiana*, nach JORDAN (1911), Taf. 2, Abb. 39 u. 40. Vergr. 1500 fach.

vollkommene, nur an einzelnen Stellen sind die Chromosomen noch als Züge dichter gelagerter Chromatinknoten zu erkennen.

Weitere Angaben über das Vorkommen der interkinetischen Ruhekerne der Prä spermatiden bei Säugetieren finden sich in der Literatur nicht, es erscheint aber bemerkenswert, daß in keiner Arbeit über die Spermatogenese der Mammalier das Vorkommen dieses Stadiums bestritten wird, über sein regelmäßiges Auftreten bei Säugetieren kann also wohl kein Zweifel bestehen.

Weit spärlicher sind die diesbezüglichen Beobachtungen über Sauropsiden, deren Spermatogenese wohl wegen der äußerst geringen Größe der Zellelemente nur sehr selten untersucht wurde. Die ausführlichste Arbeit stammt von SCHÖNEBERG (1913), sie behandelt die Samenbildung bei Enten. Auch bei ihnen kommt es zwischen den beiden Reifungsteilungen zur vollständigen Rekonstruktion des Kernes. „Sobald sich in den Spermiocytentelophasen die Kernmembran gebildet hat, beginnt die am Centrosom gelagerte Chromatinmasse, sich in den

jungen Präpermidenkernen zu verteilen. Zunächst durchziehen nur einige Fäden den Kern, so daß ähnliche Bilder wie bei der Spermiozytensynapsis entstehen. Dann verschwindet die chromatische Substanz, bis sie nur aus einigen gröberen Brocken besteht, von denen dünne Fäden auslaufen. Die Kerne unterscheiden sich nur durch die geringere Größe von den entsprechenden Stadien der Spermiozytengeneration“ (Abb. 8, 9, 10). Außerdem beschreibt noch GUYER (1909) ein Ruhestadium der Prä-spermatiden mit vollkommener Rekonstruktion des Kernes und Unkenntlichwerden der Einzelchromosomen beim Haushahn.

Weitere Mitteilungen über die Spermatogenese der Vögel liegen

nicht vor, doch konnte ich selbst im Hoden der Dohle (*Colaeus monedula collaris* DRMD.) gleichfalls Prä-spermatiden mit voll ausgebildeten Kernen auffinden (Abb. 11 u. 12). Sie liegen zwischen den beiden Reifungsteilungen, sind kleiner als die Spermatozyten, wenigstens am Ende ihrer Wachstumsperiode, jedoch fast doppelt so groß



Abb. 8. Abb. 9. Abb. 10.

Abb. 8, 9 u. 10. Prä-spermatiden der Ente, nach SCHÖNEBERG (1913), Taf. 15, Abb. 138, 139 u. 140. Vergr. 1280fach.

als die Spermiden, eine Verwechslung mit diesen beiden Formen ist schon aus diesem Grunde ausgeschlossen. Der Kern ist groß, blasig, die Kernmembran deutlich ausgebildet, an ihrer



Abb. 11.

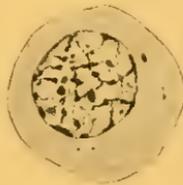


Abb. 12.

Abb. 11. u. 12. Prä-spermatiden der Dohle. Vergr. Zeiss' Hom.-Imm. 2 mm, n. A. 1,30, Comp.-Oc. 18.

Innenseite finden sich zahlreiche Chromatinklumpen. Der klare Kernsaft ist von einem feinen, ziemlich dichten Lingerüst durchsetzt, an dem das Chromatin allenthalben in mehr oder weniger großen Brocken mit unregelmäßiger, rauher Oberfläche angelagert ist. Hier und da finden sich etwas größere Chromatinklumpen, die dann meist ganz glatt erscheinen. Nukleolen konnte ich nicht nachweisen, doch will ich ihr Vorkommen in den Prä-spermatidenkernen bei der Dohle nicht ohne weiteres bestreiten, da ich lediglich Präparate untersuchte, die nach der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylinmethode gefärbt waren, an denen also eine Unterscheidung der einzelnen Kernbestandteile in Bezug auf ihre chemische Zusammensetzung nicht möglich war.

Die Feststellung der Prä spermatidenruhekerne bei drei so entfernten Ordnungen (Gallinaceen, Natatores, Passeres) läßt wohl den Schluß zu, daß auch bei den Vögeln, ebenso wie bei den Säugetieren, ganz allgemein in der Samenentwicklung nach der ersten Reifungsteilung eine Rekonstruktion des Kernes erfolgt. Was die Spermatogenese der Reptilien betrifft, so liegen keinerlei Beobachtungen über die hier behandelte Frage vor, ganz im Gegensatz zu den Amphibien, die ja wegen der beträchtlichen Größe der Zellelemente besonders günstige Objekte für histologische Untersuchungen darstellen.

Bei *Salamandra maculosa* stellte zunächst MEVES (1897) fest, daß sich die zweite Reifungsteilung unmittelbar an die erste anschließt,

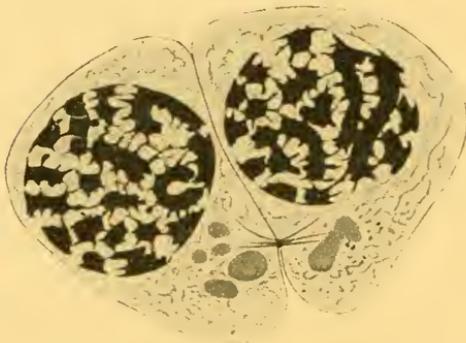


Abb. 13. Prä spermatide von *Salamandra maculosa*, nach MEVES (1897). Vergr. Zeiss' Hom.-Imm. 2 mm, n. A. 1,40, Comp.-Oc. 8, Tubuslänge 17,5 cm.

ohne daß der Kern in ein eigentliches Ruhestadium eintritt; er gibt aber in seiner Abbildung 71 (Abb. 13) ein Stadium der Prä spermatiden wieder, in dem die Kerne ganz gut ausgebildet, von einer Membran umgeben, die Chromosomen durch Linienbrücken verbunden sind. Die einzelnen Chromatinelemente sind zwar deutlich zu erkennen und gut voneinander abgrenzbar, eine gewisse Auflockerung ihrer Substanz hat je-

doch zweifellos auch hier stattgefunden, als deren Folge die Oberfläche der Chromosomen zackig, unregelmäßig und höckerig erscheint und nicht mehr so glatt wie während der Mitose selbst.

Im Gegensatz dazu stellt JANSSENS (1901) ein interkinetisches Ruhestadium bei Tritonen fest, allerdings nicht bei allen untersuchten Individuen in der gleichen Ausbildung. Er macht vielmehr die wichtige Beobachtung, daß im Frühling, wenn die Zellvermehrung im Hoden noch sehr langsam vor sich geht, stets zwischen den beiden Reifungsteilungen ein vollkommener Ruhekern ausgebildet wird, in dem die Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden eine vollständige ist, so daß jeder Nachweis einzelner Chromosomen mißlingt. Beim Wiedererscheinen zeigen die Chromosomen genau die nämliche Form, Zahl und Lagerung wie vor ihrem Undeutlichwerden. Im Sommer

dagegen, wenn die Zellvermehrung in den Testikeln sehr lebhaft vor sich geht folgen sich die beiden Reifungsteilungen so rasch nacheinander, daß es in der Interkinese nicht mehr zur Ausbildung richtiger Kerne kommt. In ganz ähnlichem Sinne äußert sich CHAMPY (1913), auch er stellt fest, daß bei Urodelen im allgemeinen auf die erste Reifungsteilung ein Ruhestadium folgen kann, jedoch nicht unbedingt folgen muß. Sein Auftreten und die Dauer seines Bestehens ist von mannigfachen Umständen abhängig, beide unterliegen starken individuellen und generellen Schwankungen. Im Vorfrühling dauert das Stadium gewöhnlich länger, die Masse der Chromosomen verteilt sich vollkommen im Kern, wobei der Kernsaft dunkler gefärbt wird. Zum völligen Verschwinden der Chromosomen kommt es jedoch bei Salamandra und Triton niemals, ihre Substanz verdichtet sich vielmehr nach einer anfänglichen Auflockerung bald wieder, sie rücken in die zweite Reifungsteilung ein, wo die Trennung in einem Längsspalt erfolgt, der schon vor dem Ruhestadium deutlich erkennbar war. Zur nämlichen Auffassung kommt auch TERNI (1911) auf Grund seiner Untersuchungen an *Geotriton fuscus*, bei dem in der Interkinese gleichfalls nur eine sehr starke Auflockerung der Chromosomen stattfindet, die jedoch niemals zu ihrem völligen Verschwinden führt.

Andere Verhältnisse zeigen die Anuren (*Bombinator*, *Alytes*, *Rana*). Bei ihnen kommt es nach CHAMPY zur völligen Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden und dadurch zum vollkommenen Verschwinden der Einzelchromosomen. Häufig treten sogar Nukleolen

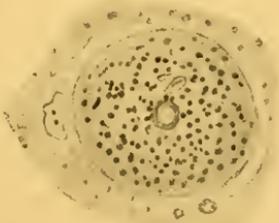


Abb. 14.

Abb. 14. Präspematide von *Alytes*, nach CHAMPY (1913), Taf. 9, Abb. 221.

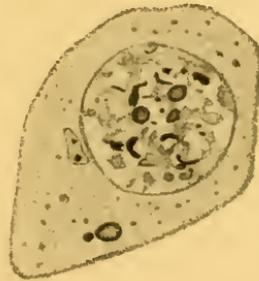


Abb. 15.

Abb. 15. Präspematide von *Bombinator*, nach CHAMPY (1913), Taf. 7, Abb. 155.

auf und vervollständigen das Bild der Ruhekerne. Abb. 14 zeigt eine Präspematide von *Alytes* nach CHAMPY, sie macht allerdings einen stark schematisierten Eindruck. Im Kern ist ein deutlicher

Nukleolus zu erkennen, das Chromatin ist tropfenförmig im Kernsaft verteilt, die Lininbrücken, welche der Autor beschreibt, sind auf der Abbildung nicht zu erkennen, der Kern macht vielmehr einen Eindruck ähnlich der von v. WINIWARTER als Noyau pous-siéroid beschriebenen Form. Dagegen zeigt die Präspematide von Bombinator (Abb. 15) ganz deutliches Liningergüst und drei Nukleolen, einzelne Chromosomen sind auch hier nicht nachweisbar. Im Beginn der zweiten Reifungsteilung erfolgt die Rekonstruktion der Chromosomen nicht unmittelbar, sondern es bildet sich zunächst ein Monospirem mit meist gut erkennbarem Längsspalt aus, das häufig eine Orientierung gegen die Sphäre zu, ähnlich wie im „Bukettstadium“, zeigt.

Im Gegensatz zu den eben beschriebenen Mitteilungen bestreitet LEVY (1915) auf Grund seiner an *Rana esculenta* ausgeführten Untersuchungen aufs bestimmteste die Ausbildung eines Ruhekernes in den Präspematiden und meint, CHAMPY habe ganz junge Spermatozyten mit den fraglichen Zellen verwechselt. Auch KING (1907) läßt die Chromosomen der ersten Reifungsteilungen bei *Bufo lentiginosus* unmittelbar in die zweite Teilung eintreten.

Beim Olm (*Proteus anguineus* LAUR.) kommt es nach der ersten Reifungsteilung, wie ich schon früher (1918) mitgeteilt habe, in den Präspematiden stets zur Ausbildung eines Kernes. Nach einem anfänglichen starken Zusammenrücken in den Tochterzellen erfolgt die Auflockerung der Chromosomen. Sie sind durch Lininbrücken verbunden, ihre Oberfläche wird rauh und höckerig, dabei verlagern sie sich etwas gegeneinander, die kürzeren kommen mehr in die Mitte der Zelle zu liegen, die längeren an die Peripherie. Während sich dann die Tochterzellen voneinander abschnüren, entsteht die Kernmembran. Nunmehr strecken sich die Chromosomen noch etwas in die Länge, behalten dabei aber ihre frühere gegenseitige Lagerung bei, nämlich so, daß ihre freien Enden gegen die Oberfläche des Kernes zu sehen. Später erfolgt dann eine Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden (Abb. 16, 17, 18). Anfangs sind die einzelnen Chromosomen noch als größere Klumpen von länglicher Gestalt mit unregelmäßig gezackter Oberfläche zu erkennen (Abb. 16, 18), ungefähr in der Art, wie sie MEVES bei *Salamandra maculosa* beobachtet hat, später aber erfolgt eine vollkommene Verteilung des Chromatins auf die Lininbrücken und nur die dichtere Lagerung der Klumpen und Brocken deutet gewöhnlich noch die Bezirke der

einzelnen Chromosomen an (Abb. 17). In besonderen, allerdings seltenen Fällen (Abb. 19) kann die Verteilung jedoch eine so vollkommene sein, daß der ganze Kern gleichmäßiges Aussehen zeigt und kaum mehr eine Abgrenzung der einzelnen Chromosomenbezirke gegeneinander möglich ist. In diesem Falle ist dann das Bild des Ruhekernes ein vollkommenes. Zur Ausbildung von Nukleolen kommt es beim Olm in den Prä spermatiden niemals. Die Lage der fraglichen Zellen im Hoden, zwischen den beiden Reifungsteilungen schützt hier schon ohne weiteres vor einer Verwechslung mit Spermatocyten, von den Prä spermatiden unterscheidet sie außerdem noch ihre beträchtliche Größe.

Auch in der Spermatogenese der Fische ist das hier besprochene Stadium schon beschrieben worden, so besonders von A. und K. E.



Abb. 16.

Abb. 17.

Abb. 18.

Abb. 19.

Abb. 16, 17, 18 u. 19. Prä spermatiden vom Olm in verschiedenen Graden der Ausbildung. Vergr. Zeiss' Hom.-Imm. 2 mm, n. A. 1,30, Comp.-Oc. 8.

SCHREINER (1905) bei *Myxine glutinosa*. Hier kommt es in den Spermatocyten zweiter Ordnung erst verhältnismäßig spät zur Ausbildung einer Kernmembran, die Chromosomen liegen zunächst meist unmittelbar unter der Oberfläche des Kernes und sind durch achromatische Fäden verbunden, die gewöhnlich auch in der Folge ganz chromatinfrei bleiben. Häufig vereinigen sich mehrere Chromosomen zu unregelmäßigen Klumpen oder Bändern, sie werden mehr oder weniger stark aufgelockert, ihre Oberfläche wird unregelmäßig, höckerig, in ihrem Inneren entstehen Spalten und Löcher, kurz es kommt auch hier zur Ausbildung von Ruhekernen, in denen der Nachweis der Einzelchromosomen unmöglich ist. Der Grad der Entwicklung ist vom Alter der Kerne abhängig.

Bei Elasmobranchiern fand MOORE (1896) das interkinetische Ruhestadium, ohne es jedoch ausführlicher zu beschreiben. RAWITZ

(1899) weist sehr deutlich darauf hin, daß bei *Scyllium canicula* L. ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie sie v. EBNER für die Ratte schildert. „Denn es setzt auf die Teilung der Zellen der I. Ordnung nicht unmittelbar die der II. Ordnung ein, sondern es folgt ein mehr oder weniger langes Stadium der Ruhe.“ Die Spermatozyten zweiter Ordnung unterscheiden sich von denen erster Ordnung schon ganz allgemein durch die geringere Größe. Im Kern, dessen Membran sehr deutlich ausgebildet ist, liegen die „Chromatinteile“, sie stellen kleine, unregelmäßige Brocken und Klumpen dar, die untereinander von sehr verschiedener Größe sind. Ein Liniengerüst ist nicht vorhanden.

Bei der Mehrzahl der niederen Tiere scheinen die Chromosomen der ersten Teilung unmittelbar in die zweite einzutreten, wenigstens erwähnen die meisten Untersucher nichts von der Anwesenheit eines interkinetischen Ruhestadiums, einige betonen ausdrücklich sein Fehlen, hauptsächlich MONTGOMERY (1911) für Hemipteren, FOOT und STROBELL (1907) für *Anasa tristis*, DIVAZ (1915) für *Naucoris*, OETTINGER (1909) für Myriopoden und besonders SCHLEIP (1907) für *Planaria* und RAPPÉPORT (1917) für Süßwassertricladen.

Andere Beobachter beschreiben auch bei Evertebraten die Bildung einer Kernmembran in den Präspematiden, innerhalb welcher die Chromosomen gut und deutlich voneinander isoliert bleiben, also ungefähr in der Art, wie es MEVES bei *Salamandra maculosa* schildert.

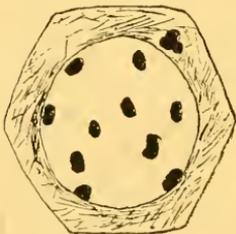


Abb. 20.

Abb. 20. Präspematide von *Forficula auriculata*, nach ZWEIGER (1906), Abb. 15.

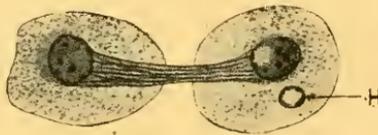


Abb. 21.

Abb. 21. Präspematide von *Gryllus domesticus*, nach GUTHERZ (1906), Abb. 6. H = Heterochromosom.

Dabei können die Chromosomen durch Lininbrücken verbunden sein oder aber völlig frei im Kernsaft liegen und keinerlei Auflockerung erfahren (Abb. 20). BAUMGARTNER (1904) bezeichnet diesen

Zustand der Präspematiden sehr treffend als „Semiresting stage“. Beachtenswert ist hier eine Beobachtung, welche GUTHERZ (1906) mitteilt, daß nämlich bei *Gryllus domesticus* das Heterochromosom von einer be-

sonderen Membran umgeben wird, isoliert vom übrigen Kern, in welchem die Chromosomen, deutlich getrennt voneinander, ohne Ausbildung eines richtigen Reticulum gelegen sind (Abb. 21). Nach BUCHNER (1909) entsteht in den Präspmatiden von *Oidipoda* eine Kernmembran, es kommt zur Bildung eines Kernreticulum, in dem man allerdings leicht die Einzelchromosomen, häufig sogar recht deutlich ihren Längsspalt erkennen kann (Abb. 22). Auch hier dauert der fragliche Zustand nicht lange, die seitlichen Ausläufer werden bald wieder eingezogen, dadurch wird die völlige Rekonstruktion der Chromosomen bewirkt. Ähnliche Verhältnisse schildert GÉRARD (1909) für *Stenobothrus biguttulus* und OTTE (1906) für *Locusta viridissima*, bei welcher letzterer Art die Ausbildung des Kernes wieder eine ganz verschiedene sein kann. SOKOLOFF (1914) findet bei *Polyxenos* zwischen den beiden Reifungsteilungen kein eigentliches Ruhestadium, da alle acht Chromosomen unverändert bleiben, andererseits vollzieht sich aber doch eine gewisse Kernrekonstruktion, in der Art, wie sie auch ZWEIGER (1906) für *Forficula auriculata* schildert, da eine deutliche Membran ausgebildet wird.

Im Gegensatz dazu steht aber eine ganze Reihe von Untersuchungen, welche auch bei Evertibraten die Ausbildung der Präspmatidenruhekerné in der gleichen Weise wie bei Säugtieren und Vögeln sicherstellen. So beschreibt ARNOLD (1909) das interkinetische Ruhestadium für Planarien und betont seine Anschauung ausdrücklich gegenüber SCHLEIP. NORDENSKJÖLD (1909) findet, daß in der Spermatogenese von *Ixodes reduvius* in den Präspmatiden ein Ruhekern ausgebildet wird, mit Membran, Liningerüst und vollkommener Verteilung des Chromatins auf die Lininfäden, so daß keine Spur von Einzelchromosomen mehr zu erkennen ist. Im klaren Kernsaft entsteht ein großer Nukleolus. „Die Spermatocten zweiter Ordnung unterscheiden sich kaum anders als durch geringere Größe von denjenigen erster Ordnung.“ NORDENSKJÖLD kommt also zur nämlichen Feststellung wie SCHÖNEBERG. BÖHMIG (1908) beobachtet, daß bei *Procerodes* sich die zweite Teilung „auffallenderweise“ nicht unmittelbar an die erste anschließt, sondern von ihr durch ein Ruhestadium getrennt ist, während dessen es zur Ausbildung eines Kernes mit starker Verklumpung und Auflockerung der Chromosomen kommt.

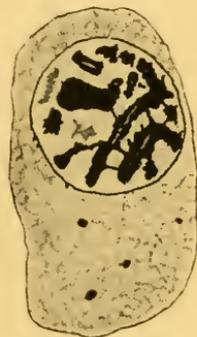


Abb. 22. Präspmatide von *Oidipoda*, nach BUCHNER (1909), Taf. 18, Abb. 61. Vergr. 1000 fach.

Sehr wichtig sind schließlich noch die Beobachtungen von MEVES (1907) über die Spermiogenese der Honigbiene. Auch er findet in den Präspematiden, die sich durch ihre eigentümliche Form und ganz besonders durch die Anwesenheit des ausgestoßenen Richtungkörpers grundlegend von den Spermatocyten erster Ordnung und den Spematiden unterscheiden, also jegliche Verwechslung ausschließen, gleichfalls die Ausbildung eines Ruhestadiums. „Der Kern ist meist länglich, mit abgerundeten oder zugespitzten Enden, seine Kontur häufig etwas eingebuchtet . . . Die Chromosomen, welche sich an einer Stelle des Kernes zu einem Komplex vereinigt hatten, scheinen in eine Art

Gerüst übergegangen zu sein“ (Abb. 23). Ähnliche Verhältnisse fanden auch MEVES und DUESBERG (1908) in den Präspematiden der Hornisse. Hier verlieren nach der ersten Teilung die Chromosomen „meistens das Aussehen von Doppelkugeln“. Sie sammeln sich als der Hauptsache nach rundliche Körper in derjenigen Hälfte des Kernes, welche den Centriolen zunächst liegt, an einer Stelle. Zu Beginn der zweiten Mitose verteilen sich dann die Chromosomen, „welche bis dahin zu einem Komplex zusammengehäuft waren“, auf einen größeren Raum. Bemerkenswert sind dabei die nicht unerheblichen Unterschiede in der Ausbildung des interkinetischen Ruhestadiums der Präspematiden, die sich bei der Biene und Hornisse, trotz der nahen Verwandtschaft der beiden Arten und trotz der vom nämlichen Unter-

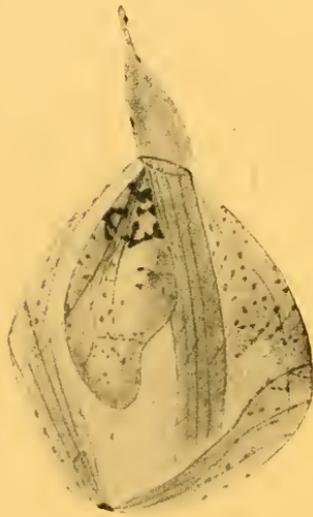


Abb. 23. Präspematide von *Apis mellifica* nach MEVES (1907), Taf. 23, Abb. 42. Vergr. Zeiss' Hom.-Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 18.

sucher einwandfrei festgestellten Übereinstimmung der sonstigen Reifungsvorgänge finden. Bei der Biene verschwinden die Chromosomen vollkommen im Kernkomplex, bei der Hornisse sind sie trotz der Veränderungen in der äußeren Form, die sie durchzumachen haben, stets noch nachweisbar.

Schließlich möchte ich noch darauf hinweisen, daß bei *Ascaris megaloccephala* die Chromosomen der ersten Teilung unmittelbar in die zweite übertreten; bei der äußerst eingehenden Bearbeitung, die gerade dieses Objekt durch die verschiedensten Forscher erfahren hat, kann

wohl an der Richtigkeit der Beobachtung kein Zweifel bestehen. Dagegen sind bei *Ascaris canis* nach den Untersuchungen von MARCUS (1906) in der Interkinese der Spermatoocyten die Chromosomen „durch achromatische Substanz verknüpft“, sie erscheinen zwar deutlich mit glatter Oberfläche, bilden aber trotz des Fehlens einer Kernmembran auf Grund ihrer Vereinigung ein dem Kern entsprechendes und vom Protoplasma in seiner Gesamtheit deutlich abgesetztes Ganzes.

Auch im Pflanzenreich kann es bei der Pollenbildung zwischen den beiden Reifungsteilungen häufig zu einer mehr oder weniger vollständigen Kernrekonstruktion kommen (STRASBURGER 1900).

Die vorige Zusammenstellung, die, wie schon erwähnt, keinen Anspruch auf Vollständigkeit macht, sondern nur einige besonders bezeichnende Beispiele herausgreift, zeigt nun folgendes: In der Spermato-genese kann, so wie in der Oogenese, die erste Reifungsteilung unmittelbar von der zweiten gefolgt sein, ohne daß in den Präspematiden der bläschenförmige Zustand des Kernes hergestellt wird, ja ohne daß es überhaupt zu irgendwelchen Veränderungen an den Chromosomen kommt. Diese letztere Erscheinung findet sich hauptsächlich bei Evertebraten und scheint bei Wirbeltieren äußerst selten zu sein (KING? LEVY?). In vielen Fällen kommt es jedoch in den Präspematiden zur Ausbildung eines Kernes, in welchem die Chromosomen deutlich isoliert voneinander liegen oder aber durch Linienbrücken verbunden sind und eine mehr oder weniger starke Auflockerung erfahren. Bei sehr vielen Arten bildet sich in den Präspematiden ein richtiger Ruhekern aus, in welchem jeder Nachweis eines Einzelchromosoma unmöglich ist, in einigen wenigen Fällen entstehen sogar ein oder mehrere Nukleolen.

Das Auftreten des Ruhestadiums an sich ist ebenso wie der Grad seiner Ausbildung verschieden nach den einzelnen Spezies, es kommen sehr beträchtliche Unterschiede selbst bei ganz nahe verwandten Arten vor, es unterliegt aber auch starken individuellen Schwankungen, ja es ist sogar, scheinbar in erster Linie bei den Amphibien, abhängig von der umgebenden Temperatur und Jahreszeit, da nämlich die Kernrekonstruktion hier im Frühjahr eine vollkommene, im Sommer dagegen nur eine teilweise ist. Stellen wir die Erscheinungen nach den einzelnen Tierklassen zusammen, so können wir sagen, daß bei Säugetieren die Ausbildung eines vollkommenen Ruhekernes mit deutlicher Membran, Liningergüst und vollständiger Verteilung des Chromatins auf die Fäden des Netzwerkes Regel ist. Dies ergeben ganz überein-

stimmend alle an Individuen der verschiedensten Klassen der Mammalier ausgeführten Untersuchungen, die von keiner Seite widerlegt oder auch nur bestritten sind. Das nämliche trifft auch für die Vögel zu, obwohl wir hier nur über eine sehr geringe Zahl von Beobachtungen verfügen. Für die Reptilien fehlt es noch an diesbezüglichen Mitteilungen. Bei Amphibien ist das Ruhestadium für die meisten Arten zweifellos nachgewiesen, allerdings in sehr verschiedener Ausbildung. Hier bleiben die Chromosomen häufig im Präspmatidenkern gut isoliert erkennbar, insbesondere bei den Urodelen, wo es sich mit Ausnahme der Tritonen und des Olmes stets nur um ein Halb-ruhestadium (BAUMGARTNER) handelt. Bei Anuren widersprechen sich die Mitteilungen. Ein Teil der Forscher, so besonders CHAMPY, konnte bei den verschiedensten Arten die vollkommenste Rekonstruktion des Präspmatidenkernes mit Nukleolenbildung beobachten, wohingegen ein anderer Teil, besonders KING und LEVY, sein Auftreten auf das bestimmteste bestreitet und meint, die gegenteiligen Befunde beruhten nur auf Täuschung, indem junge Stadien der Spmatiden erster Ordnung mit den Präspmatiden verwechselt worden seien. Wenn nun auch die Seriation der einzelnen Entwicklungsstadien bei Anuren wesentlich schwieriger ist als bei Urodelen, so erscheint es doch zweifelhaft, ob ein allem Anschein nach so gründlicher Untersucher wie CHAMPY sich in dieser Weise hat täuschen lassen, besonders da ja der bestrittene Zustand bei anderen Arten zweifellos festgestellt ist. Wahrscheinlicher ist es vielmehr, daß LEVY und KING die Präspmatiden übersehen bzw. nur Sommerhoden untersucht haben, in denen es, wie die Mitteilungen von JANSSENS und CHAMPY übereinstimmend zeigen, nicht zur völligen Ausbildung der Ruhekerne kommt. Die Untersuchungsergebnisse sind offenbar in hohem Maße abhängig von der Jahreszeit, in der sie vorgenommen werden, zur Beobachtung der Reifungsteilungen werden ja gewöhnlich Sommerhoden benutzt, in denen die massenhaft vorhandenen Mitosen das Studium der Reifungsvorgänge erleichtern, aber das Auffinden der interkinetischen Ruheformen erschweren bzw. unmöglich machen.

Bei Fischen ist das Ruhestadium festgestellt, und zwar bei Selachiern in der vollen Ausbildung; auch bei Myxine ist der Nachweis von Einzelchromosomen in den Präspmatiden oft nicht möglich.

Bei niederen Tieren fehlt das Stadium in vielen Fällen vollkommen, in anderen bildet sich nur die Kernmembran aus, ohne daß irgendwelche Veränderungen an den Chromosomen vor sich gehen.

Diese erfahren aber auch in vielen Fällen eine stärkere Auflockerung, doch nur verhältnismäßig selten bildet sich, wie z. B. bei der Biene, ein vollkommenes Kerngerüst aus, in dem jedér Nachweis von Einzelchromosomen unmöglich ist. Auch bei Evertebraten ist die Ausbildung der Kerne bei einer und derselben Art nicht immer gleich, sondern anscheinend stark von äußeren Umständen abhängig, wie besonders die Untersuchungen von OTTE (1906) lehren, der bei *Locusta viridissima* fand, daß die Chromosomen der ersten Reifungsteilung zwar unmittelbar in die zweite Reifungsteilung eintreten können, jedoch gewöhnlich in den Präspematiden mehr oder weniger tiefgreifende Umwandlungen durchmachen. Die starken individuellen Verschiedenheiten erklären wohl am einfachsten die entgegengesetzten Befunde zweier Forscher über eine und dieselbe Art. Es ist hier allerdings auch mit der Tatsache zu rechnen, daß keineswegs in jedem einzelnen der untersuchten Hoden alle Stadien der Spermatogenese gleichzeitig vorhanden sein müssen. Bei Pflanzen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei wirbellosen Tieren.

Je weiter wir also in der Tierreihe nach abwärts gehen, desto unvollkommener ist im allgemeinen die Kernrekonstruktion in den Präspematiden. Bei Säugetieren und Vögeln finden wir regelmäßig die Ausbildung eines Kernes, bei Amphibien und Fischen häufig nur Halbruhestadien, deren Entwicklungsgrad von äußeren Umständen abhängt; bei Evertebraten fehlt das Stadium häufig ganz, oft kommt es nur zum Entstehen der Kernmembran, und nur in Ausnahmefällen zur richtigen, vollkommenen Kernrekonstruktion. Die Ausbildung des Ruhekernes ist also eine Erscheinung, die sich im Verlauf der Entwicklung vervollkommnet bzw. gefestigt hat. Von welchen Umständen sie im allgemeinen bedingt wird, vermögen wir nicht zu entscheiden, wir können nur sagen, daß scheinbar bei einigen poikilothermen Tieren (bes. den Amphibien) der Grad der Ausbildung von der umgebenden Temperatur und den durch sie hervorgerufenen Veränderungen im Stoffwechsel abhängig ist. Im Frühjahr vollziehen sich die Teilungen im Hoden langsam, im Sommer dagegen rasch nacheinander. Dementsprechend ist die Interkinese im letzteren Falle kürzer, denn es fehlt hier gewissermaßen die Zeit zur völligen Rekonstruktion des Kernes. Im Gegensatz dazu vollziehen sich allerdings, soweit wir dies beurteilen können, bei allen Warmblütern die Teilungen sehr rasch nacheinander, und trotzdem kommt es hier stets zur völligen Rekonstruktion des Kernes.

Aber wenn wir auch über die Ursachen des Auftretens der Ruherne zwischen den beiden Reifungsteilungen überhaupt und über ihre mehr oder weniger vollkommene Ausbildung im besonderen keine Schlüsse ziehen können, das eine dürfen wir doch mit Bestimmtheit behaupten: auf den Ablauf der Reifungsvorgänge im allgemeinen und ganz speziell auf die Reduktion als solche kann die Ausbildung des Ruhestadiums nicht den geringsten Einfluß haben. Denn so verschieden auch bisher die Ergebnisse der Beobachtungen über die Vorgänge der Reifung bei den einzelnen Arten sein mögen, in dem einen Punkte stimmen doch alle Untersucher überein, daß nämlich durch die beiden Reifungsteilungen die Gesamtzahl der Chromosomen beim männlichen und weiblichen Geschlecht auf die Hälfte der Norm reduziert und dadurch die reife Geschlechtszelle auf die Amphimixis vorbereitet bzw. erst zu ihr befähigt wird. Demnach muß sich auch trotz aller äußeren Verschiedenheiten, die wir bis jetzt kennen, der Vorgang der Reduktion bei allen Lebewesen in seinen Grundzügen in den gleichen Bahnen abspielen, und ein Stadium wie das hier erörterte, das in vereinzelt Fällen in den Reifungsprozeß eingeschoben ist, in anderen aber nicht, kann auf die ordnungsgemäße Entwicklung der Geschlechtszellen nicht den geringsten Einfluß ausüben.

Von diesem Gesichtspunkte aus ist es wohl nicht möglich, den Vorgang der Reduktion als solchen mit dem Ausfall der Kernrekonstruktion zwischen den beiden Reifungsteilungen zu erklären. Denn ganz abgesehen davon, daß, wie schon RÜCKERT (1894) und BOVERI auseinandersetzen, durch die rasche Aufeinanderfolge der Mitosen lediglich die Halbierung der Chromatinmasse, nicht aber die der Chromosomenzahl bewirkt werden könnte, trifft die betreffende, zuerst wohl von OSKAR HERTWIG aufgestellte Hypothese ja nur auf die Eientwicklung, nicht aber bedingungslos auf die Samenentwicklung zu, da hier eben in einer ganzen Anzahl von Fällen der bläschenförmige Zustand des Kernes zwischen den beiden Teilungen tatsächlich hergestellt wird. Da wir aber für die Reifung der beiden Arten von Geschlechtszellen zweifellos die nämlichen ursächlichen Momente annehmen müssen, sie führen ja in beiden Fällen zum gleichen Endergebnis, so kann eine Erklärung, die in ihren Voraussetzungen lediglich auf das eine Geschlecht anwendbar ist, keine Gültigkeit haben. Es mag übrigens dahingestellt bleiben, ob nicht auch in der Eientwicklung im einen oder anderen Falle ein interkinetisches Ruhestadium auftritt, unsere Kenntnisse über die Reifungsteilungen der

weiblichen Geschlechtszellen sind insbesondere bei höheren Tieren, also bei Säugern und Vögeln, bei denen ein solches Stadium in erster Linie zu erwarten wäre, noch so lückenhaft, daß wir auf sie keine allzu weitgehenden Schlüsse aufbauen dürfen.

Bemerkenswert ist dabei übrigens die Ansicht, die RAWITZ (1899) über die Reduktion äußert. Anlässlich seiner Untersuchungen über die Spermatogenese stellte er den Satz auf: „Eine Reduktionsteilung, wie sie vor Beginn der Spermatogenese bei anderen Tieren vielfach beschrieben worden ist, kommt bei Selachiern nicht vor.“ Und weiter folgert er, weil eben hier die Reduktionsteilung fehlt und sich trotzdem in den reifen Spermien nur die halbe Zahl der Chromosomen findet, so müsse die Reduktion auf andere Weise vor sich gehen, und verlegt sie deshalb in das interkinetische Ruhestadium. Während seiner Ausbildung soll eine beträchtliche Verminderung des Chromatins erfolgen, die dann später die Halbierung der Chromosomenzahl zur Folge hat. RAWITZ erklärt also das Fehlen der Reduktionsteilung mit dem Auftreten des Ruhestadiums zwischen den beiden Reifungsteilungen, O. HERTWIG dagegen die Reduktion mit dem Ausfall des interkinetischen Ruhestadiums. Dieser letztere nimmt an, daß in der Interkinese im allgemeinen die Ergänzung des Chromatins auf die Norm erfolgt, ein Schluß, zu dem er auf Grund der Beobachtungen bei somatischen Teilungen, soweit es sich nur um die Masse, nicht um die Zahl der Chromosomen handelt, berechtigt ist; RAWITZ dagegen, daß im gleichen Zeitabschnitt die Chromatinmenge und -Zahl halbiert wird. Allerdings bedürfen seine Untersuchungsergebnisse wohl der Nachprüfung, denn es erscheint nicht wahrscheinlich, daß sich gerade bei Selachiern die Samenentwicklung in einer von allen übrigen Tierarten so grundverschiedenen Art und Weise vollzieht, um so mehr, da ja die Untersuchungen von RÜCKERT (1892) gezeigt haben, daß sich die Eientwicklung der Selachier nicht in grundlegender Weise von der anderer Lebewesen unterscheidet.

Jedenfalls muß also die Reduktion der Chromosomen bei der Reifung der Geschlechtszellen durch ganz andere Umstände veranlaßt sein und nicht durch die Ausbildung bzw. das Fehlen des interkinetischen Ruhestadiums, denn sie erfolgt ja vollkommen unabhängig von seiner Anwesenheit.

Nachdem aber die Ausbildung eines Ruhekernes mit mehr oder weniger starkem Undeutlichwerden der Chromosomen zwischen den beiden Reifungsteilungen auf den Vorgang der Reduktion an sich in

bleiben, ihre Kontinuität ist wahrscheinlich, obwohl schon hier die Möglichkeit bestände, daß auf dem Wege der Linienbrücken ein Substanzenaustausch stattfindet. Im letzten Falle schließlich erfolgt eine völlige Verteilung des Chromatins, so daß der Nachweis einzelner Chromosomen, also auch der ihrer Kontinuität, nicht mehr gelingt. Und alle diese nur graduell, nicht prinzipiell voneinander verschiedenen und durch zahlreiche Zwischenstadien verbundenen Vorgänge führen schließlich zum nämlichen Endergebnis, nämlich zur Rekonstruktion morphologisch vollkommen identischer Gebilde wie vorher.

Im einen Fall hätten wir es also in der zweiten Reifungsteilung mit den nämlichen Chromosomen zu tun wie in der ersten, im andern Falle aber mit vollkommen neuen Gebilden. Und wo ist die Grenze zwischen den beiden Möglichkeiten? Auf keinen Fall ist sie scharf, da ja häufig selbst bei völligem Zerfall die dichte Lagerung der Chromatinbrocken an einzelnen Stellen noch die Existenz der Einzelchromosomen andeutet, an anderen nicht mehr. Und wie verhält es sich bei denjenigen Arten, wo die Ausbildung des Ruhestadiums je nach der Jahreszeit oder aus anderen uns unbekanntem Gründen eine ganz verschiedene ist, müssen wir für sie zwei verschiedene Samenentwicklungen annehmen, solche mit und ohne Kontinuität der Chromosomen?

Denn selbst wenn wir in den Chromosomen nur taktische Verbände zu erblicken haben, dann müssen wir doch im Auge behalten, daß eben diese Verbände schon in der ersten Reifungsteilung geordnet und so auf die zweite vorbereitet werden, ein Vorgang, der vollkommen zwecklos wäre, wenn im Zwischenstadium wieder eine völlige Auflösung erfolgte. Denn, um im Vergleich zu bleiben, so hätte es keinen Sinn, schwierige Truppenverschiebungen in zwei Etappen vorzunehmen, deren erste die Vorbereitung auf die zweite darstellt, wenn in einer zwischengeschobenen Ruhepause die einzelnen Formationen sich auflösen, auseinandergehen und sich dann wieder in anderer Zusammensetzung vereinigen.

Es erscheint auch wesentlich, daß selbst MEVES, der im übrigen die Kontinuität der Chromosomen während des Kernruhestadiums bestreitet, sie läßt sich ja auch, wenigstens solange uns nicht andere Untersuchungsmethoden zur Verfügung stehen, nicht direkt beweisen. für den besprochenen Fall eine Ausnahme gelten läßt. Er schildert die Prophase der zweiten Reifungsteilung in der Spermatogenese der Honigbiene wie folgt: „Der Chromatinkomplex liegt zunächst neben

der Samenentwicklung ohne jeden Einfluß sein muß, das vereinzelt Auftreten bei einigen Tierarten und der verschiedene Grad der Ausbildung bei derselben Art je nach der Jahreszeit beweisen dies ja zur Genüge, so kann der betreffende Zustand auch die Kontinuität der Chromosomen nicht unterbrechen, selbst wenn uns der Nachweis der Einzelindividuen im Kern eine zeitlang nicht gelingt. Alle Untersucher mit Ausnahme von CHAMPY betonen ja ganz ausdrücklich, daß die Chromosomen in den Prophasen der zweiten Reifungsteilung in der gleichen Zahl, Form und Lagerung wieder aus dem Kerngerüst entstehen, wie vor ihrem Unsichtbarwerden. Wir finden hier also die nämlichen Erscheinungen, welche BOVERI und RABL ursprünglich dazu geführt haben, ihre Theorie der Kontinuität der Chromosomen aufzustellen. Unmittelbar beweisen können wir die Identität der Gebilde vor und nach dem Ruhestadium allerdings auch hier nicht, es bleibt vielmehr immer noch die Möglichkeit bestehen, daß der Kern der Präspmatiden die Fähigkeit besitzt, die Chromosomen in der gleichen Weise wie vor ihrem Undeutlichwerden wieder neu zu bilden. Viel Wahrscheinlichkeit hat eine solche Annahme allerdings nicht für sich, denn darüber kann trotz der erheblichen Verschiedenheiten, die in der Auffassung der Reifungsteilungen herrschen, doch kein Zweifel bestehen, daß die erste Teilung nichts anderes ist als eine sinngemäße Vorbereitung für die zweite. Wenn nun alle diese Veränderungen, welche der Kern bzw. die als Chromosomen bezeichneten Gebilde während der langen Dauer der Prophasen der ersten Teilung in den Spermatocyten und Oocyten durchlaufen, durch das Ruhestadium wieder hinfällig gemacht würden, da hier eben ein Zerfall der vorher peinlichst geordneten und sinngemäß verteilten Chromosomen stattfindet, dann könnte ja die erste Reifungsteilung an sich ohne weiteres ausfallen und die Reduktion nur durch eine einzige Mitose vollzogen werden.

Zudem weist wieder die verschiedene Ausbildung der Kerne deutlich darauf hin, daß wir es stets mit im Grunde genommen dem gleichen, nur dem Grade nach verschiedenen Vorgang zu tun haben. Im einen Fall treten die Chromosomen unmittelbar in die nächste Teilung ein, ihre Kontinuität ist beweisbar. In anderen Fällen bildet sich eine Kernmembran um die Chromosomen aus, ohne daß an ihnen selbst irgendwelche Veränderungen vorgehen. Auch hier kann die Kontinuität nicht bestritten werden. In wieder anderen Fällen erfolgt eine beträchtliche Auflockerung der durch Linienbrücken verbundenen Chromosomen, ihr Längsspalt kann dabei verschwinden oder erhalten

der Halbspindel. Er zerlegt sich in regelmäßig gespaltene Partikel, welche sich ihrerseits, so viel ich sehen kann, direkt zu den Doppelkugeln umwandeln, welche gegen Ende der ersten Reifungsteilungen in die Bildung des Komplexes eingegangen waren. Demnach darf angenommen werden, was sich auf Grund der vorliegenden Bilder bezweifeln ließe, daß die Doppelkugeln zwischen den beiden Reifungsteilungen ihre Individualität bewahren.“

In diesem Falle ist also die Kontinuität der Chromosomen sicher nicht an ihre mikroskopische Nachweisbarkeit geknüpft, sie stellt nur eine logische Forderung dar, deren Richtigkeit sich aus dem ganzen Ablauf der Reifungsvorgänge ergibt. Denn ein Zellstadium, welches sich nur bei einzelnen Arten in die Reifung eingeschoben findet, kann auf den Ablauf des ganzen Prozesses, also auch auf die Kontinuität der Chromosomen, nicht von grundlegendem Einfluß sein.

Erwähnte Arbeiten.

- ARNOLD, G. (1908), The nucleolus and microchromosomes in the spermatogenesis of *hydrophilus piceus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 2.
- BAUMGARTNER, W. I. (1904), Some new evidences for the individuality of the chromosomes. Biol. Bull. Bd. 8.
- BENDA, C. (1906), a) Die Spermiogenese der Monotremen. SEMON'sche Forschungsexpedition III/2.
- BENDA, C. (1906), b) Die Spermiogenese der Marsupialier. Ebenda.
- BÖHMIG, L. (1908), Zur Spermiogenese der Triclade *Procerodes Gerlachii* sp. Arch. de Biol. Bd. 23.
- BUCHNER, P. (1909), Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Orogenese der Orthopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- BUDER, I. (1917), Die Spermatogenese von *Deilephia euphorbia* L. Arch. f. Zellforsch. Bd. 14.
- CHAMPY, CH. (1913), Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. Arch. de Zool. expérimentale et générale. Bd. 52.
- DIVAZ, N. (1915), Die Spermatogenese von *Naucoris cimicoides*. Zool. Anz. Bd. 45.
- DUESBERG, J. (1908), Les divisions des Spermatoctyes chez le Rat. (*Mus decumanus* Pall.) Variété albinos. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
- EBNER, V. v. (1871), Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden. Rollets Untersuchungen aus dem Institut für Histologie und Physiologie. Graz.
- EBNER, V. v. (1888), Zur Spermatogenese bei den Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31.
- FOOT, K. und STOBELL (1907), Chromosomes in the Spermatogenesis of *Anas tristis*. The American Journ. of Anat. Bd. 7.

- GERARD, P. (1909), Recherches sur la Spermatogénèse chez *Stenobothrus biguttulus* L. Arch. Biol. Bd. 24.
- GUTHERZ, S. (1906), Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69.
- GUYER, B. M. F. (1909), The spermatogenesis of the Domestic chicken. (*Gallus gallus dom.*) Anat. Anz. Bd. 34.
- JANSENS, F. A. (1901), La Spermatogénèse chez les Tritons. La Cellule Bd. 19.
- JORDAN, E. O. (1911/1912), The Spermatogenesis of the Opossum (*Didelphys virginiana*) with special reference to the accessory chromosome and the Chondriosomes. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.
- KING, H. (1907), The spermatogenesis of *Bufo lentiginosus*. Amer. Journ. of Anat.
- KIRILLOW (1912), Die Spermio-genese beim Pferde. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79.
- KORSCHULT, E. (1903—1909) und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.
- LENHOSSÉK, M. v. (1898), Untersuchungen über die Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.
- LEVY, F. (1915), Studien zur Zeugungslehre. IV. Über die Chromatinverhältnisse in der Spermatocytogenese von *Rana esculenta*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 86.
- MARCUS, H. (1906), Ei und Samenreife bei *Ascaris canis*. (WERNER.) (*Askaris mystax*.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 68.
- MEVES, F. (1897), Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48.
- MEVES, F. (1907), Die Spermatozytenteilungen bei der Honigbiene nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70.
- MEVES, F. und DUESBERG (1908), Die Spermatozytenteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71.
- MOLLÉ, I., VAN (1906), La Spermio-génèse dans l'écreuil. La Cellule Bd. 23.
- MONTGOMERY, F. H. (1911), Spermatogenesis of an Hemiptera *Euchistus*. Journ. of Morph. Bd. 22.
- MOORE, J. E. S. (1896), On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of elasmobranchs. Quart. Journ. mikr. Bd. 38.
- NORDENSKJÖLD, E. (1909), Zur Spermatogenese von *Ixodes redivivus*. Zool. Anz. Bd. 34.
- OTTE, H. (1906), Samenreifung und Samenbildung von *Locusta viridissima*. I. Die Samenreifung. Zool. Anz. Bd. 30.
- OETTINGER (1909), Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden Samenreifung und Samenbildung bei *Pachyculus varius*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 3.
- RAPPÉPORT (1917), Zur Spermatogenese der Süßwasser-Trichaden. Arch. f. Zellforsch. Bd. 14.
- RAWITZ, B. (1899), Die Teilung der Hodenzellen und die Spermatogenese bei *Seyllium canicula* L. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 61.
- RÉGAUD, CL. (1901), Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les Mammifères. Arch. D'Anat. mikr. Bd. 4.
- RÜCKERT, J. (1892), Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Schachieren. Anat. Anz. Bd. 7.

- RÜCKERT, J. (1894), Die Chromatinreduktion bei der Reifung der Sexualzellen. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 3.
- SCHLEIP, W. (1907), Die Samenreifung bei den Planarien. *Zool. Jahrb.* Bd. 14.
- SCHÖNEBERG, K. (1913), Die Samenbildung bei den Enten. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 83.
- SCHOENFELD (1902) La spermatogénèse chez le taureau et chez les Mammifères en général. *Arch. de Biol.* Bd. 18.
- SCHREINER, A. u. K. E. (1905), Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von *Myxine glutinosa*. *Arch. de Biol.* Bd. 21.
- SOKOLOFF (1914), Über die Spermatogenese bei *Polyxenus*. *Zool. Anz.* Bd. 44.
- STIEVE, H. (1918), Die Spermatogenese des Grottenolmes. *Anat. Anz.* Bd. 51.
- STRASBURGER, B. (1900), Über Reduktionsteilungen, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildung im Pflanzenreich. Jena 1900.
- TERNI (1911), La spermatogenesi di *geotriton fuscus*. *Arch. Ital. di Anat. Embr.* Bd. 10.
- WALDEYER, W. (1906), Die Geschlechtszellen. In OSKAR HERTWIGS Handbuch der Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere.
- ZWEIGER, H. (1906), Die Spermatogenese von *Forficula auriculata*. *Zool. Anz.* Bd. 30.

(Eingegangen am 18. März 1919.)

Bücherbesprechungen.

Abhandlungen zur theoretischen Biologie, herausgegeben von Dr. **Julius Schaxel**, Professor an der Universität Jena. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin W 35, Schöneberger Ufer 12a. 1919. Heft 1: Über die Darstellung allgemeiner Biologie, von **JULIUS SCHAXEL**. Heft 3: Der Begriff der organischen Form, von **HANS DRIESCH**. Preis geh. 5,60 M.

SCHAXELS Abhandlung schließt sich inhaltlich im wesentlichen dem kürzlich an dieser Stelle referierten kleinen Werk an, weshalb von einer Beurteilung des Standpunktes, den der Verfasser einnimmt, abgesehen werden kann. Im Gegensatz zu der mehr kritisch gearteten früheren Darstellung wird hier eine systematische Darstellung gegeben, die durchweg als zweckentsprechend bezeichnet werden kann, insofern sie dem Leser zunächst den Begriff des Wortes Biologie klar macht, und zwar historisch und inhaltlich, sowie mit Rücksicht auf die Bedeutung, die das „Lebendige“ in den einzelnen Theorien und Spezialzweigen der Naturwissenschaft einnimmt. Daran schließt sich zweitens eine Übersicht über die literarischen Darstellungen der Biologie und ihrer Hauptgebiete. Die Ungleichartigkeit in der Auffassung vom Lebendigen und die widerspruchsvolle Behandlung in den Handbüchern wird hervorgehoben. Bei den Lehrbüchern tritt nach dem Verfasser besonders deutlich hervor, daß Biologie nichts Einheitliches darstelle, weil die „Allgemeinen Teile“ im wesentlichen nur Zusammenstellungen geben und mit ihren Gedanken die systematisch angeordneten Abschnitte nicht durchdringen

können. Von allgemein biologischen Darstellungen finden ERNST HAECKELS Lebenswunder, PAUL KAMMEBERS Allgemeine Biologie, ferner die Werke von JOHANNSEN, OSKAR HERTWIG und VERWORN Besprechung. Bei ihnen allen wird als Mangel empfunden, daß es sich mehr um künstliche Vereinheitlichung des Mannigfaltigen handle, als um die Entwicklung des Mannigfaltigen aus einem einheitlichen Prinzip heraus. Zum Schluß wird, ähnlich wie in dem früheren Werke, die Fragestellung an sich bei biologischen Darstellungen geprüft. Hier sei kurz auf die interessante Behandlung des Problems des Lebens hingewiesen, das ja auch früher bereits vom Verfasser erörtert worden ist, hier aber noch eingehendere Erörterung findet. „Wer die Biologie mit der lebendigen Substanz beginnt, hat später Mühe, das Individuum unterzubringen.“ Nach dem Verfasser liegen die Aufgaben der Erforschung des Lebens auf drei Gebieten: Morphologie des Einzelwesens (es ist ein spezifisch bestimmtes Gebilde), Physiologie des Einzelwesens (es zeigt ein spezifisch bestimmtes Verhalten) und Beziehungen der Einzelwesen zueinander (sie stehen in spezifisch bestimmten Beziehungen, nacheinander, beieinander). Die erste und vornehmste Aufgabe der kritischen Biologie wird darin erblickt, die „ungleichartigen gedanklichen Gebilde“ in ein geordnetes Gefüge von Begriffen überzuführen. Ein kurzes Referat der inhaltreichen Arbeit ist schwierig; sie wird zweifellos ihren Leserkreis finden. Die Spannung auf die praktischen Ergebnisse dieser mühsamen und verdienstvollen kritischen Untersuchungen wächst.

Auch die Abhandlung von DRIESCH kann im einzelnen nicht referiert werden; sie gibt in kurzer Form eine Zusammenstellung der bekannten Anschauungen des Verfassers. Als neu sei der Versuch hervorgehoben, den Begriff der Individualität oder Ganzheit (d. h. also die Beziehung „das Ganze — die Teile“) logisch zu begründen und damit zu der Berechtigung zu gelangen, mit diesem Begriff als einem naturwissenschaftlich exakten zu arbeiten. DRIESCH sucht dies dadurch möglich zu machen, daß er die KANTsche Kategorientafel an einer Stelle um eine Kategorie erweitert. Da KANT drei Formen der Urteile (kategorische, hypothetische und disjunktive) in Beziehung zu den Kategorien der Substantialität, Kausalität und Wechselwirkung setzt, so meint DRIESCH, daß er nun auch eine vierte Form des Urteils mit einer vierten Relation verknüpfen könne. Als diese vierte Form des Urteils sieht er die „Definition“ an („vollständig konjunktives Urteil, welches einen Begriff der Gesamtheit seiner Merkmale zuordnet“). Auf diese vierte elementare Urteilsform würde dann die Kategorie „Individualität“ ganz ebenso gut oder schlecht zu beziehen sein, wie sich etwa die Kategorie „Kausalität“ auf das hypothetische Urteil beziehen läßt. Wenn DRIESCH dies anfänglich nur als einen Versuch bezeichnet (S. 41), so rechnet er später mit dieser Möglichkeit als einer Sicherheit (S. 57). Ob dieser wichtige Schritt wirklich erlaubt ist, wäre natürlich erst von philosophischer Seite zu prüfen. Es möchte mir scheinen, als ob die „Definition“ doch nicht eigentlich eine neue, vierte Form der möglichen Urteile, sondern nur eine andere Form des kategorischen Urteils ist, womit der Schritt von DRIESCH seine Berechtigung verlieren würde. Dieser Schritt führt ihn zur Aufstellung der „Ganzheitskausalität“ und zur Einführung eines „unräumlichen Faktors“, der

den zureichenden Grund für die Ganzheitsentwicklung abgeben soll. Eine wichtige Rolle spielt die Erörterung des Kausalitätsbegriffes, den er entwickelt einmal als *Einheitskausalität* und dann als *Ganzheitskausalität*. Letztere macht ein Werden begreiflich, bei dem der spätere Zustand einen größeren Reichtum an Verschiedenheiten der Beziehungen, besitzt als der Ausgangszustand. Um diese Ganzheitskausalität begreiflich zu machen, ist eben die Setzung eines unraumhaften Faktors, der den zureichenden Grund abgibt (*Entelechie*), notwendig. Von der Entelechie aus begründet er auch seine Auffassung, daß zur Erklärung der MENDEL'schen Vererbungserscheinungen die Annahme materieller Vererbungsträger nicht ausreichend sei. In den Schlußbetrachtungen leitet DRIESCH zu metaphysischen Fragen über. Das Bindeglied zwischen diesen und den biologischen Fragen bildet wiederum die Entelechie. Sie ist als substantielle Entelechie das sich eigentlich Entwickelnde, dessen zwei Wesensseiten durch das Begriffspaar *Actus* und *potentia* bezeichnet werden. „Als *potentia* ist sie die beharrliche Substanz der Form, aber ihrem *actus* nach, welcher sich an der Materie betätigt, verändert sie sich im Sinne einer Entwicklung vom Typus nicht maschineller Evolution.“ Wie kommt Entelechie zur Materie? Und weshalb läßt sich Entelechie überhaupt mit der Materie ein? DRIESCH wirft diese Fragen auf, um dem Leser die Wahrheit vor Augen zu führen, daß jedes wissenschaftliche Problem zu den höchsten wissenschaftlichen Fragen überhaupt hinführe, daß alle Probleme letztthin ein Problem sind.

So wahr das ist, so notwendig ist es, die scharfe Scheidelinie zwischen wissenschaftlichen Problemen und möglichen Fragen der Philosophie stets klar hervortreten zu lassen.

Prof. LUBOSCH, Würzburg.

Cécile und Oskar Vogt, Allgemeinere Ergebnisse unserer Hirnforschung. Ergänzungsheft 1 zum Journal für Psychologie und Neurologie, Band 25, Seite 277—461. 5 Tafeln, zahlreiche Abbildungen. Leipzig, Johann Ambrosius Barth. 1919. Preis geheftet M. 40,—.

Eine inhaltreiche und sehr wertvolle Gabe bringen C. und O. VOGT ihrem Lehrer AUGUST FOREL zum 70. Geburtstag dar mit der hier vorliegenden Zusammenfassung der allgemeineren Ergebnisse ihrer Hirnforschung. Das Werk gliedert sich in 4 Hauptabschnitte. Der erste von diesen behandelt Ziele und Wege der von C. und O. VOGT ausgeführten Untersuchungen am Gehirn. Als Ziele werden folgende drei Punkte aufgestellt: 1. Tieferes Eindringen in das Hirngeschehen. 2. Aufdecken von Beziehungen zwischen Hirnprozessen und Bewußtseinserscheinungen. 3. Anbahnung einer empirischen Lösung des Leib-Seele-Problems.

Diese drei Ziele glauben C. und O. VOGT am besten zu fördern durch einen weiteren Ausbau der Lokalisationslehre am Großhirn. Eine Vertiefung dieser Lehre wird in erster Linie durch hirnanatomische Studien angestrebt. Die verschiedenen Methoden hirnanatomischer Forschungsweise, die für die Lehre von der Lokalisation Bedeutung haben könnten, werden von C. und O. VOGT in einer Übersicht zusammengestellt und im Einzelnen kritisch beleuchtet. Für die Erreichung des erstrebten Zieles kommt auf Grund der angestellten Erwägungen in erster Linie die Architektonik der Großhirnrinde

in Betracht. „Die Lehre von jenen örtlichen Veränderungen des strukturellen Gesamtbildes, welche durch schon bei schwachen Vergrößerungen klar zu erkennende Modifikationen in der Anordnung, der Zahl und der groben Form der in spezifisch gefärbten Präparaten sichtbaren strukturellen Elemente zustande kommt.“ Sie zerfällt in zwei Hauptabteilungen, die Cytoarchitektonik, die Lehre von der Anordnung der Ganglienzellen und die Myeloarchitektonik, die Art der Verteilung der markhaltigen Nervenfasern. Der erste Teil schließt mit einem näheren Eingehen auf die Ursachen, weshalb das menschliche Gehirn das Hauptstudienobjekt zur Lösung der ins Auge gefaßten Fragen sein muß und inwiefern auch das tierische Gehirn bei diesen Arbeiten berücksichtigt werden soll.

Der zweite Hauptteil behandelt das Wesen der topischen architektonischen Differenzen des Cortex cerebri, und zwar mit ausschließlicher Berücksichtigung des Menschen. In der Einleitung zu diesem Abschnitt wird ausgeführt, daß nach der Architektonik die Hirnrinde in zwei Hauptabschnitte zerfällt, die sich in wesentlichen Punkten ihres Aufbaues unterscheiden, nämlich die Isocortex und Allocortex. Die letztere entspricht dem Rhinencephalon mit Ausschluß des Gyrus cinguli. Der Hauptteil der Hirnrinde ist also Isocortex. Von dieser allein wird Näheres berichtet. In zwei gesonderten Abschnitten werden die cytoarchitektonischen und die myeloarchitektonischen Unterschiede an verschiedenen Stellen des Isocortex ausführlich geschildert und durch zahlreiche Abbildungen erläutert. Im Anhang wird der Einfluß der Hirnfurchen auf das architektonische Rindenbild besprochen und in einer Schlußbetrachtung auf die wissenschaftliche Bedeutung der vorstehenden Feststellungen hingewiesen. Unter diesen ist als besonders bedeutungsvoll die Erkenntnis des Zerfalles der Hirnrinde in eine Anzahl nebeneinander gelagerter, jedesmal die ganze Dicke des Rindenquerschnitts umfassender Felder hervorzuheben.

Auf letztere wird im 3. Hauptabschnitt des Buches näher eingegangen. Der Hauptzweck dieses Abschnittes ist eine eingehende Darstellung der Existenz der architektonischen Rindenfelderung und ihrer Gestaltung. Zum Gegenstand der Beschreibung wird nur die Cytoarchitektonik bei Cercopithecinen gemacht. Den Anlaß zu dieser Beschreibung gibt der Wunsch, Abbildungen zu ersparen. Es kann dies um so leichter geschehen, als die cytoarchitektonischen Befunde am Menschen und die myeloarchitektonischen Ergebnisse an Tier und Mensch zu den gleichen allgemeinen Feststellungen geführt haben. Im ersten Kapitel werden die allgemeinen Befunde, die allgemeinen Merkmale der architektonischen Rindenfelder beschrieben. Es wird hier festgestellt, daß die Zahl der Felder eine unerwartet große ist und diese sich in einer unvorgesehen scharfen Begrenzung voneinander abheben. Bis jetzt ist es gelungen, in der menschlichen Großhirnhemisphäre 200 architektonische Rindenfelder zu unterscheiden. In einem zweiten Kapitel werden spezielle Befunde mitgeteilt, und zwar wird die Felderung derjenigen Rindengebiete bei den Cercopithecinen genauer geschildert, welche zu experimentellen Untersuchungen, über die später berichtet wird, die Grundlage abgegeben haben. Das dritte Kapitel ist den Beziehungen der architektonischen Rindenfelderung zu anderen Rindengliederungen, einerseits durch Furchen, anderer-

seits durch Myelogenese, gewidmet. Das Ergebnis der Erörterungen ist, daß die Furchung der Großhirnoberfläche keinen sicheren Schluß auf die genaue Lage oder die Ausdehnung irgendeines architektonischen Rindenfeldes zuläßt. Sie besitzt nur den Wert größter topographischer Hinweise. Auch die Myelogenese geht mit der architektonischen Gliederung der Großhirnrinde keineswegs parallel. Diese Befunde sind geeignet, in der Annahme zu bestärken, daß die einzelnen Rindenfelder physiologische Elementarorgane darstellen.

Der vierte Hauptabschnitt handelt von der physiologischen Bedeutung der architektonischen Rindenfelderung auf Grund neuer Rindenreizungen. Der aus den anatomischen Beobachtungen gezogene Schluß über die Bedeutung der architektonischen Rindenfelder wurde ausgedehnten experimentellen Prüfungen unterworfen. Hier wird nur über die Ergebnisse der elektrischen Reizmethode berichtet, die sich als besonders wirkungsvoll erwies. Es zeigte sich, daß jedem Rindenfeld eine besondere Reizreaktion zukommt. Danach muß jedem Einzelfeld der weitgehenden arealen Gliederung eine Sonderfunktion zugesprochen und in künftigen neuen Abgrenzungen architektonischer Felder Hinweise auf neue physiologische Sonderfunktionen erblickt werden. C. und O. Voet betonen also die Berechtigung, beim Menschen 200 Sonderfunktionen anzunehmen und jede derselben in ein Rindenfeld zu lokalisieren, welches aus einer großen Zahl von Schichten in einer ihm eigenen Art zusammengesetzt ist. Sie weisen darauf hin, daß die architektonischen Rindendifferenzen als Hauptursache unseres so äußerst komplizierten Seelenlebens anzusprechen sind und fahren folgendermaßen fort: „Man vergegenwärtige sich nur einmal, wie unendlich viel psychische Variationen durch das verschiedenartigste Zusammenspiel von 200 funktionell verschiedenen Rindenstellen zustandekommen können, welche weitgehende Grundlage für individuelle Variationen des Seelenlebens durch eine ungleiche Ausbildung dieser 200 Zentren und eine differente Gestaltung ihres Zusammenwirkens gegeben ist und welche Fülle klinischer Bilder durch ungleiche Kombinationen der beschädigten Felder und der einzelnen erkrankten Schichten in diesen möglich sind und man wird sehr bald mit uns die architektonischen Rindendifferenzen als die Hauptursache der Kompliziertheit unseres Seelenlebens und seiner individuellen Variationen anerkennen.“

Das grundlegende, mit anschaulichen Abbildungen reich ausgestattete Buch muß bei Forschern, Lehrern der Anatomie und Ärzten die größte Beachtung finden.

H. v. E.

Lipschütz, Alexander. Die Pubertätsdrüse und ihre Wirkungen. Bern, Ernst Bircher. 1919. Preis: 40 M. + Teuerungszuschlag.

Ein sehr umfangreiches Material von biologischen, physiologischen und anatomischen Beobachtungen ist in dem Buch von Lipschütz in kritischer Weise verarbeitet. Wie der Verfasser in der Einleitung seines Werkes ausführt, ist das wissenschaftliche Ziel seiner Arbeit der Versuch, auf Grund der Untersuchungsergebnisse des letzten Jahrzehnts die Lehre von der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung der Geschlechtsmerkmale umzugestalten. Den Kern seiner Auffassung bildet die Hypothese der asexuellen

embryonalen Form, wonach „ein asexuelles Soma erst durch die zur Differenzierung gelangte Geschlechtsdrüse in männlicher oder weiblicher Richtung gestaltet wird“. LIPSCHÜTZ glaubt, daß man mit dieser Hypothese zu einem Verständnis der großen Mannigfaltigkeit in den Erscheinungen des Geschlechtsdimorphismus bei den Wirbeltieren in normalen und pathologischen Zuständen gelangen könne. Er nimmt allerdings nicht das Verdienst für sich in Anspruch, als erster diese Hypothese aufgestellt zu haben, die dem Morphologen keineswegs überraschend erscheint (vgl. z. B. THOMSEN, Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31). Bei näherer Bearbeitung des vorliegenden Erfahrungsmaterials ergab sich, daß für die Umgestaltung des Soma durch das innere Sekret der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse nicht allein Qualität und Quantität dieses Sekrets ausschlaggebend sind, sondern daß außerdem noch die Wachstumsintensität der einzelnen Organe und Organanlagen entscheidend mitwirkt. Zugleich mit der Darstellung seiner Auffassung von den Geschlechtsmerkmalen bemüht sich der Verfasser, ein Forschungsprogramm zu geben und darauf hinzuweisen, wo und wie noch neue Versuche weitere Aufklärung bringen können. Außerdem ließ er sich durch didaktische Gesichtspunkte leiten, um die Lehre von der ontogenetischen Entwicklung der Geschlechtsmerkmale in lehrbuchmäßig-systematischer Form darzustellen.

Im Anschluß an STEINACH bezeichnet LIPSCHÜTZ den innersekretorischen Teil der Geschlechtsdrüse als Pubertätsdrüse. Er geht auch kurz auf das histologische Verhalten und die Entwicklung dieser Drüse ein, welche beim Manne durch die Zwischenzellen des Hodens dargestellt wird. Beim Weibe wird der Ausgangspunkt der inneren Sekretion in einem Zellenmaterial gefunden, das teilweise vom Epithel der Membrana granulosa, teilweise von der bindegewebigen Theca interna her stammt. Es entsteht sowohl aus atresierenden wie aus geborstenen Follikeln. Die periodisch wiederkehrende Schwellung des Uterus und die periodisch wiederkehrende Steigerung der Erregbarkeit der sexuellen Reflexe in der Menstruation und in der Brunst zeigen an, daß ein neuer Schub von innersekretorischen Drüsenzellen erfolgt ist. Die Darstellung beruht im wesentlichen auf der Literatur der neuesten Zeit. Leider sind die Titel der herangezogenen Arbeiten nur in zerstreuten Fußnoten aufgeführt und nicht am Schluß des Buches in einer Übersicht zusammengestellt. Zahlreiche Abbildungen, der großen Mehrzahl nach aus anderen Schriften entnommen, sind dem gut ausgestatteten Werk beigegeben.

H. v. E.

Broesike, G. Repetitorium anatomicum. Berlin und Leipzig, Vereinigung wissenschaftlicher Verleger, Walter de Gruyter u. Co. 1919. Preis geh. 20 M.

Der ältere Studierende der Medizin, der beim Herannahen des Examens seine Kenntnisse auf ihre Vollständigkeit überprüfen und das Fehlende ergänzen will, empfindet es oft sehr schwierig, aus den umfangreichen Lehrbüchern sich das in kurzer Zeit herauszusuchen, was für ihn besonders wichtig und für das Examen und das spätere Leben unerlässlich ist. Darin will ihm BROESIKE mit seinem Repetitorium zu Hilfe kommen. Er hat in dem kleinen Werk alles das zusammengestellt, was seiner Ansicht nach ein Examinator von seinem Prüfling verlangen dürfte und was der praktische Arzt notwendig wissen muß. Die Kenntnis der Grundlagen der Anatomie

ist vorausgesetzt. Es werden wesentlich Tatsachen geschildert und wissenschaftliche Zusammenhänge nicht berührt. Die Darstellung ist klar und übersichtlich. Das Buch wird dem Studierenden vielfach gute Dienste leisten, viel besser vor allem als diejenigen Kompendien, die in gedrängtester Form einen nicht durchgearbeiteten Auszug aus Lehrbüchern mit allen, auch weniger wichtigen Einzelheiten liefern. Eine Anzahl schematisch gehaltener, meist farbiger Abbildungen erläutert den Text in geschickter Weise. Allerdings sind nicht alle Abbildungen, ganz abgesehen von geringen technischen Unvollkommenheiten, die an den Schwierigkeiten unserer Zeit liegen, befriedigend ausgefallen. So z. B. erregt es Bedenken, daß auf Abbildung 31 die Pleuragrenze rechts weiter nach abwärts reicht als links, daß auf Abbildung 52 die Brustwarze auf der dritten Rippe sitzt.

H. v. E.

v. **Bardeleben, K.**, Die Anatomie des Menschen. Teil 2: Das Skelet, 3. Aufl., 1919. Teil 3: Muskel- und Gefäßsystem, 3. Aufl., 1919. Teil 5: Nervensystem und Sinnesorgane. 3. Aufl., 1919. Aus Natur- und Geisteswelt, Verlag B. G. Teubner. Nr. 419, 420, 422. Preis für das Heftchen geb. 2,75 M., kart. 1,75 M. und Teuerungszuschlag.

Durch die jetzt vorliegenden drei Bändchen findet die bereits früher angezeigte (A. A. Bd. 52, Nr. 5) Neuauflage der volkstümlichen Anatomie K. v. BARDELEBENS ihren Abschluß. Auch in den neuen Heftchen ist an vielen Stellen die bessernde Hand angelegt worden. Der Umfang hat sich dadurch um ein Geringes vermehrt. Besonderer Wert wurde darauf gelegt, den Bedürfnissen des Mediziners entgegenzukommen durch Einsetzung der lateinischen Bezeichnungen und erweiterte Darstellung einzelner Abschnitte, wie z. B. der Schädelknochen. Trotzdem dürften die Heftchen für den Mediziner nur eine sehr beschränkte Verwendbarkeit besitzen. Die Abbildungen sind im wesentlichen dieselben geblieben. Einzelne sind durch starke Verkleinerung der Originale oder durch das Fehlen von Farben etwas undeutlich. Ihre Wiedergabe und der Druck sind gut.

Böhm und Oppel, Taschenbuch der mikroskopischen Technik. Achte umgearbeitete und erweiterte Auflage von BENNO ROMEIS. München und Berlin, R. Oldenbourg. 1919. Preis geh. 15,— M., geb. 16,50 M. + 20% Zuschlag.

Die Umarbeitung des vielbenutzten Taschenbuches von BÖHM und OPPEL durch B. ROMEIS, einen Schüler des ersteren, hat in der neuen Auflage mancherlei Veränderungen gebracht, die nicht nur dem Fortschreiten der mikroskopischen Technik Rechnung tragen, sondern auch durch erhöhte Übersichtlichkeit eine Verbesserung des Buches bewirken. Eine Reihe von Abschnitten sind umgearbeitet und erweitert, andere neu aufgenommen worden, wie z. B. über den Nachweis von Fermenten, von anorganischen Substanzen, Untersuchung der Pigmente. Der in der 7. Auflage zuerst beigefügte Abschnitt von OPPEL über experimentelle entwicklungsmechanische Technik wurde wieder fortgelassen, da er nach einer Neubearbeitung, die dem heutigen Stand des Wissens entspräche, zu viel Raum einnehmen würde. Trotzdem wurde der Umfang des Buches um fast 50 Seiten vermehrt. Der Preis hat leider eine recht beträchtliche Steigerung erfahren. Möge dieser Umstand

kein Hindernis dafür sein, daß die mit viel Fleiß und Umsicht bearbeitete neue Auflage dem Studierenden und Forscher ebenso wertvolle Dienste leiste wie die vorausgegangenen.

Brückner, A., Cytologische Studien am menschlichen Auge. Berlin, Julius Springer. 1919. Preis gebettet 28 M.

Die Untersuchungen BRÜCKNERS sind zuerst in GRAEFFS Arch. f. Ophthalmol. Bd. 100 veröffentlicht und werden als Sonderdruck aus diesem selbständig herausgegeben, weil ein Teil der gewonnenen Ergebnisse allgemeineres Interesse besitzt. Ein reiches Material erkrankter menschlicher Augen — meist handelte es sich um perforierende Verletzungen des Augapfels, die zu akuten und chronischen entzündlichen Prozessen geführt hatten — wurde verarbeitet, um die in den Exsudaten vorkommenden Zellen in ihren Formen zu erforschen und ihre Identität mit den Elementen des Blutes oder bestimmten Gewebezellen zu ergründen. Zu diesem Zweck wurden teils Ausstrichpräparate von Punktaten aus der vorderen Kammer und dem Glaskörper, teils Schnitte hergestellt. Aus der Vergleichung beider ergab sich, daß zuverlässige zahlenmäßige Angaben über die Häufigkeit des Vorkommens der einzelnen Zellarten bei den verschiedenen Formen und Stadien der einzelnen Erkrankungen nicht zu erzielen waren. Die Darstellung gliedert sich in 5 Hauptabschnitte. Im ersten Kapitel wird die Cytologie der Augenbinnenräume besprochen, d. h. eine eingehende Beschreibung der in der Vorderkammer und im Glaskörper beobachteten Zellen gegeben. Das zweite Kapitel handelt von dem Vorkommen der einzelnen Zellarten bei den verschiedenen Krankheiten und Krankheitsstadien. In dem besonders wichtigen dritten Kapitel wird die Herkunft der Zellen in den Binnenräumen des Auges besprochen. Die Bedeutung der cytologischen Untersuchungen am Auge für die Beurteilung der entsprechenden Befunde des Liquor cerebrospinalis und der Flüssigkeiten in den übrigen Körperhöhlen schildert das 4. Kapitel. Im 5. Kapitel werden die allgemeinen Ergebnisse für die allgemeine Entzündungslehre, für die Ophthalmologie und für methodologische Fragen zusammengestellt. Die Abhandlung ist reich ausgestattet mit zum großen Teil farbigen Abbildungen auf 12 Tafeln.

H. v. E.

Anatomische Gesellschaft.

Für die 29. Tagung in Jena angemeldete Vorträge und Demonstrationen:

3. Herr IVAR BROMAN: Über rätselhafte Epidermisverdickungen beim menschlichen Embryo.
4. Herr VOGT: a) Zur Morphologie und Mechanik der Darmdrehung.
b) Demonstration: Projektion von Photographien zum gleichen Thema.
5. Herr H. BRAUS: Über Cytoarchitektonik des embryonalen Rückenmarks (auf Grund von Experimenten).
6. Herr AICHEL: Zur Modellierung der Stirngegend.

Ein Antrag an das Verkehrsministerium auf Fahrpreisermäßigung ist abschlägig beschieden.

Gasthöfe in Jena: Zum Schwarzen Bären, Viktoria, Kaiserhof, Ölmühle, besonders nahe der Anatomie: Deutsches Haus, Sonne, Weimarer Hof, einfacher: Stern, Adler.

Es ist geplant, zu gegebener Zeit billigere Privatquartiere zu suchen. Bestellungen werden an den Unterzeichneten erbeten.

Der Ort des Begrüßungsabends kann erst später bestimmt und bekannt gegeben werden, wenn sich die Zahl der Teilnehmer einigermaßen übersehen läßt.

Der Schriftführer:

i. V.: H. v. EGGELING.

Personalia.

Erlangen. Prof. HERMANN ist am 29. Februar d. J. plötzlich verschieden. Nachruf folgt.

Heidelberg. Geheimer Rat MAX FÜRBRINGER ist am 6. März d. J. verstorben. Nachruf folgt.

Gießen. Geh. Med.-Rat Prof. HANS STRAHL ist am 13. März d. J. verschieden. Nachruf folgt.

Das Badische Ministerium des Kultus und Unterrichtes ernannte die beiden Prosektoren am anatomischen Institut der Universität, Prof. Dr. ELZE und Prof. Dr. PETERSEN, zu Abteilungsvorstehern mit Beamteneigenschaft.

INHALT. Aufsätze. Fritz Roth, Über den Bau und die Entwicklung des Hautpanzers von *Gasterosteus aculeatus*. Mit 22 Abbildungen. S. 513—534. — Adloff, Zur Ontogenie des Elefantengebisses. S. 534—540. — Stieve, H., Über das interkinetische Ruhestadium der Präspematiden. Mit 23 Abbildungen. S. 540—562. — Bücherbesprechungen. JULIUS SCHAXEL, S. 562—564. — CÉCILE u. OSKAR VOGT, S. 564—566. — LIPSCHÜTZ, ALEXANDER, S. 566—567. — BRÖSIKE, G., S. 567—568. — v. BARDELEBEN, K., S. 568. — BÖHM u. OPPEL, S. 568—569. — BRÜCKNER, A., S. 569. — Anatomische Gesellschaft, S. 569—570. — **Personalia**, S. 570.

Dieser Doppelnummer liegen Titel und Inhaltsverzeichnis zu Band 52 bei.

Abgeschlossen am 29. März 1920.

Literatur 1918/1919^{1 2)}.

Von Prof. Dr. OTTO HAMANN, Oberbibliothekar an der Königl. Bibliothek
in Berlin.

1. Lehr- und Handbücher. Bilderwerke.

- von **Bardeleben, Karl**, Die Anatomie des Menschen. 1. Teil: Zelle und Gewebe. Entwicklungsgeschichte. Der ganze Körper. 3. verb. Aufl. 12.—17. Taus. 70 Fig. Leipzig, Teubner. IV. 114 S. 8°. Aus Natur und Geisteswelt Bd. 418.
- Born, Paul**, Compendium der Anatomie des Menschen. Ein Repetitorium der Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte. 16.—20. unveränd. Aufl. Freiburg i. Br., Speyer & Kaerner. 400 S. 8°. 8 M.
- Corning, H. K.**, Lehrbuch der topographischen Anatomie für Studierende und Ärzte. 8. u. 9. Aufl. 677 Fig. Wiesbaden, Bergmann. XVI, 817 S. 8°. 30 M.
- Gray, Henry**, Anatomy: descriptive and applied. Ed. by Robert Howden. 20. edit. London, Longmans, Green and Co. 1324 S. 8°. 37 s.
- Kaestner, Sandor**, Kurzes Repetitorium der vergleichenden Embryologie. 2. vollst. umgearb. Aufl. Leipzig, Barth. 1919. 93 S. 8°. 3,50 M. Breitensteins Repetitorien N. 16. 3,50 M.

2. Zeit- und Gesellschaftsschriften.

- Archiv für Anatomie und Physiologie.** Hrsg. v. WILHELM v. WALDEYER u. MAX RUBNER. Jg. 1918. Anat. Abt. H. 1. 3 Taf. u. 36 Fig. Leipzig, Veit & Co.
Inhalt: BÖKER, Die Entwicklung der Trachea bei *Lacerta agilis*. — MAGNUS-SOHN, Geschlechtslose Zwillinge. Eine gewöhnliche Form von Hermaphroditismus beim Rinde.
- Archiv für mikroskopische Anatomie.** 1. Abt. f. vergleich. u. exper. Histol. u. Entwicklungsgesch. 2. Abt. für Zeugungs- und Vererbungslehre. Hrsg. v. O. HERTWIG u. W. VON WALDEYER-HARTZ. Bd. 91, H. 3/4. 15 Taf. u. 51 Fig. Bonn, Cohen.
Inhalt: Abt. 2. BUCHNER, Vergleichende Eistudien 1. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereueies. — HERTWIG, Kreuzungsversuche an Amphibien. — MEVES, Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien.
- Archiv für mikroskopische Anatomie.** 1. Abt. f. vergleich. u. exper. Histol. u. Entwicklungsgeschichte. 2. Abt. f. Zeugungs- u. Vererbungslehre. Hrsg. v. O. HERTWIG u. W. VON WALDEYER-HARTZ. Bd. 92, H. 1/2. 10 Taf. u. 27 Fig. Bonn, Cohen.
Inhalt: Abt. 1. SCHREINER, Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. — Abt. 2. GUTHERZ,

1) Wünsche und Berichtigungen für die Literatur sind zu richten an Prof. HAMANN, Berlin NW, Staatsbibliothek.

2) Den im Jahre 1919 erschienenen Abhandlungen ist die Jahreszahl 1919 zugefügt.

Zur Lehre vom Ursprung der tierischen Keimzellen. — MEVES, Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände. — STIEVE, Die Entwicklung des Eierstockeies der Dohle (*Colacus monedula*). Ein Beitrag zur Frage nach den physiologischerweise im Ovar stattfindenden Rückbildungsvorgängen.

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Hrsg. v. WILHELM ROUX.
Bd. 44, 1918, H. 1. 6 Taf. u. 27 Fig. Berlin, Springer.

Inhalt: SPEK, Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. — HARTMANN, Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. — LIPSCHÜTZ, Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der experimentellen Maskulierung. — LIPSCHÜTZ, Prinzipielles zur Lehre von der Pubertätsdrüse.

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Hrsg. v. WILHELM ROUX.
Bd. 44, 1918, H. 2. 6 Taf. u. 25 Fig. Berlin, Springer.

Inhalt: SPEK, Die amöboiden Bewegungen und Strömungen in den Eizellen einiger Nematoden während der Vereinigung der Vorkerne. — PATZELT, Über verschiedene Mißbildungen beim Frosch, zugleich ein Beitrag zur Histologie und Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates. — PLATE, Vererbungsstudien an Mäusen. — KONOPACKI, Untersuchungen über die Einwirkung verdünnten Seewassers auf verschiedene Entwicklungsstadien der Echinoiden (*Strongylocentrotus lividus*). — LIPSCHÜTZ, Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen.

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Hrsg. v. WILHELM ROUX.
Bd. 44, H. 3/4. 6 Taf. u. 13 Fig. Berlin, Springer.

Inhalt: BOVERI, Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer u. partiell-merogonischer Seeigelbasterde. — MILEWSKI, Über Torniers experimentelle Untersuchungen über das Entstehen pathologischer Verbindungen bei Tieren sowie weiteres über experimentelles Erzielen von monströsen Goldfischarten. — GODLEWSKI, Der Eireifungsprozeß im Lichte der Untersuchung der Kernplasmarelation bei Echinodermenkeimen. — STIEVE, Über experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes. — HARTMANN, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß höherer Temperatur auf Morphologie und Cytologie der Algen. — JOKL, Über ein natürlich entstandenes Lentoid. — FISCHEL, Zur Frage der Bildungsursache des Auges. — ROUX, Nekrolog Walter Gebhardt †.

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Hrsg. v. WILHELM ROUX.
Bd. 45, 1919, H. 1/2. 11 Taf. u. 12 Fig. Berlin, Springer.

Inhalt: ROUX, Dietrich Barfurth zum siebzigsten Geburtstage. — PRZIBRAM, Tierische Regeneration als Wachstumsbeschleunigung. — PRZIBRAM, Fangbeine als Regenerate (zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen, 9. Mitt., u. Homoeosis bei Arthropoden, 4. Mitt.). — PRZIBRAM, Fußglieder an Käferfühlern (zugleich: Homoeosis bei Arthropoden, 5. Mitt.). — PRZIBRAM, Regeneration beim Hautflügler *Cimbex axillaris* Panz. (zugleich: Homoeosis bei Arthropoden, 6. Mitt.). — PRZIBRAM und BRECHER, Ursachen tierischer Farbkleidung. 1. Versuche an Extrakten. — PRZIBRAM, Ursachen tierischer Farbkleidung. 2. Theorie. — PRZIBRAM und DEMBOWSKI, Konservierung der Tyrosinase durch Luftabschluß (zugleich: Ursachen tierischer Farbkleidung 3). — BRECHER, Die Puppenfärbungen des Kohlweißlings, *Pieris brassicae* L. 4. Teil: Wirkung sichtbarer und unsichtbarer Strahlen. — KAMMERER, Vererbung erzwungener Formveränderungen. 1. Mitt. Die Brunftschwiele des *Alytes*-Männchens aus „Wassereiern“ (zugleich: Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, 5. Mitt.).

Anatomische Hefte. Beiträge und Referate zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Hrsg. v. FR. MERKEL u. R. BONNET. Abt. 1: Arb. a. anat. Inst. H. 168/169 (Bd. 56, H. 1/2). 11 Taf. u. 91 Fig. Wiesbaden, Bergmann.

Inhalt: FORSTER, Zur Anatomie der primären Peritoneumfalten des Cäcalapparates und der Recessus ileo-caecales. — BARTH, Über die funktionelle Struktur des Oberkieferapparates bei Neuweltaffen. — CORDS, Über die Herkunft des Ohrknorpels der Monotremen. — LUBAN, Über eigentümliche Vorgänge in den Flimmerzellen des menschlichen Uteruskörpers. — VEIT, Kopfganglienleisten bei einem menschlichen Embryo von 8 Somitenpaaren.

Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie. Hrsg. v. EUGEN FISCHER. Bd. 21, H. 1. 4 Taf. u. 4 Fig. Stuttgart, Schweizerbart, 1919.

Inhalt: BOLK, Über prämatüre Obliteration der Nähte am Menschenschädel. — FORSTER, Zur Morphologie der Muskeln des Thorax. 4. Teil, 2. Abschnitt. — GRUNEWALD, Über Torsionserscheinungen an den langen Röhrenknochen des Menschen.

3. Methoden der Untersuchung und Aufbewahrung.

Bruckner, G., 1. Malaria-Schnellfärbung. 2. Behelfs-Brutschrank. Dtsch. med. Wehnshr. Jg. 45, 1919, N. 4, S. 101—103. 2 Fig.

Brunswig, H., Notiz zur Färbung nach MAY-GRUNEWALD. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, H. 1, S. 44.

Carageiadès, H., Deux colorants neutres pour la méthode panoptique, de préparation facile et rapide. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 18, S. 925—928.

Gymernek, L., Färben makroskopisch-anatomischer Präparate. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, H. 1, S. 45—49.

Jonesco-Mahaiessti, C., Technique de la coloration du sang et des Protozoaires, par le mélange panchromatique de bleu éosine. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 21, S. 1090—1092.

Klopstock, M., u. Kowarsky, A., Praktikum der klinischen, chemischen, mikroskopischen und bakteriologischen Untersuchungsmethoden. 5. umgearb. Aufl. 24 Taf. u. 36 Fig. Wien, Urban & Schwarzenberg. XI, 502 S. 8°. 15 M.

Liesegang, Raphael Ed., Ersatz des Kanadabalsams bei histologischen Präparaten. Münch. med. Wochenschr. Jg. 65, N. 47, S. 1327.

Monouélian, Y., Technique rapide pour l'imprégnation des organismes spirales dans les coupes. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 14, S. 759—760.

Mawas, J., De l'emploi du brome pour la dépigmentation des coupes histologiques. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 14, S. 767—769.

Mayer, Paul, Über die Reinheit unserer Farbstoffe. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 34, H. 4, S. 305—328.

von Rohr, Moritz, Die optischen Instrumente (Lupe, Mikroskop, Fernrohr, fotogr. Objektiv u. ihnen verwandte Instrumente). 89 Abb. 3. verm. u. verb. Aufl. Leipzig u. Berlin, Teubner. VI, 137 S. 8°. (Aus Natur u. Geisteswelt. Bdeh. 88.) 1,20 M.

Rondeau du Noyer, Nouveau lut pour préparations microscopiques. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 14, S. 711—742.

Rupp, Carl, Ein Stativ zum Aufstellen und Photographieren wissenschaftlicher Präparate. 2 Taf. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 34, H. 4, S. 330—333.

- Schaffer, Josef**, Veränderungen an Gewebeelementen durch einseitige Wirkung der Fixierungsflüssigkeit und Allgemeines über Fixierung. 14 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 14/15, S. 353—398.
- Schmidt, W. J.**, Über die Methoden zur mikroskopischen Untersuchung der Farbzellen und Pigmente in der Haut der Wirbeltiere. 3 Taf. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 35, H. 1, S. 1—43.
- Szombathy, Koloman**, Neue Methode zum Aufkleben von Paraffinschnitten. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd 34, H. 4, S. 334—336.
- Wetzel**, Versuche zur Theorie der histologischen Fixierung. Sitzungsber. Ges. Beförd. ges. Naturwissensch. Marburg. 1917, N. 4, S. 33—34.

4. Allgemeines. (Topographie, Physiologie, Geschichte etc.)

- Disselhorst, Rudolph**, Die Lebensdauer domestizierter und wildlebender Tiere. Kühn-Archiv Bd. 7, S. 169—189.
- Fischel, A.**, CARL RABL †. Mit Bildnis. Anat. Anz. Bd. 51, N. 2/3, S. 54—79.
- Haecker, V.**, Über Regelmäßigkeiten im Auftreten erblicher Normaleigenschaften. Anomalien und Krankheiten beim Menschen. Med. Klinik Jg. 14, N. 40. S. 977—982.
- Hetwig, Oskar**, Das Werden der Organismen. Zur Widerlegung von DARWIN'S Zufallstheorie durch das Gesez in der Entwicklung. 2. verm. u. verb. Aufl. 115 Fig. Jena, Fischer. XVIII. 680 S. 8°. 24 M.
- Lubosch, Wilhelm**, Der Akademiestreit zwischen GEOFFREY ST.-HILAIRE und CUVIER im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken. Biol. Zentralbl. Bd. 38, N. 9, S. 357—384; 10, S. 397—455.
- Meves, Friedrich**, Die Plastosomentheorie der Vererbung. Eine Antwort auf verschiedene Einwände. 18 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92, Abt. 2, H. 1/2. S. 41—136.
- Roux, W.**, WALTER GEBHARDT †. Anat. Anz. Bd. 51, N. 2/3, S. 79—80.
- Roux, W.**, Nekrolog. WALTER GEBHARDT †. Arch. für Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 2/3, S. 652—655.
- Roux, W.**, DIETRICH BARFURTH zum siebzigsten Geburtstage. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 45, 1919, H. 1, S. 1—5.
- Roux, Wilhelm**, Hat die Betriebsseele das Vermögen zu direkten Gestaltungswirkungen? Gibt es eine besondere Gestaltungsseele? Anfrage an die Psychiater. Arch. f. Psych. u. Nervenkr. Bd. 44, H. 2/3 (Festschr. f. ANTON). S. 782—789.
- Schiefferdecker, P.**, Betrachtungen über die „Konstitution“. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionsl. Bd. 4, H. 4, S. 200—224.
- Schlaginhaufen, Otto**, GEORG RUGE 1852—1919. Separatabdruck aus der Neuen Zürcher Zeitung N. 165, 3. Febr. 1919. 10 S. 8°.
- Siebert, Harald**, Zur Frage der Linkshändigkeit. Berlin. klin. Wochenschr. Jg. 55, 1918, N. 51, S. 1220—1222.
- Sieglbauer, Felix**, Die normale Anatomie in ihrer Entwicklung und in ihren Beziehungen zur praktischen Medizin. Antrittsvorlesung. Leipzig, Thieme. 24 S. 8°. 1,20 M.
- Spielmeier, W.**, KORBINIAN BRODMANN (gest. am 22. August 1918). Münch. med. Wehnschr. Jg. 65, N. 41, S. 1138—1139.

- v. Waldeyer-Hartz, KARL VON BARDELEBEN †. 1 Bildnistafel. Anat. Anz. Bd. 51, 1919, N. 21/24, S. VII—XII.
- Weber, Max. In memoriam GEORG RUGE. Nederl. Tijdschr. voor Geneeskunde. Jg. 63, 1919, Eerste Helft, N. 6, S. 436—437.
- Wiedersheim, A., HERBERT VON BERENBERG-GOSSLER †. Anat. Anz. Bd. 51, N. 12, S. 318—320.

5. Zellen- und Gewebelehre.

- Bordage, Edmond, Sur la constitution du réticulum des trophocytes d'origine musculaire chez les insectes métaboles. 4 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 9, S. 459—461.
- Doflein, F., Beiträge zur Kenntnis von Bau und Teilung der Protozoenkerne. 2 Fig. Zool. Anz. Bd. 49, N. 11/13, S. 289—306.
- Doflein, F., Teilung und Tod der Einzelligen. Bemerkg. z. d. Aufsatz v. W. WEDEKIND. Zool. Anz. Bd. 49, N. 11/13, S. 306—314.
- Doflein, F., Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. 10. Über *Polytomella agilis* Arago, nebst Bemerkungen über die Kernteilung bei den Protozoen und den Stoffwechsel der Zuckerflagellaten. 9 Taf. u. 32 Fig. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 41, 1919, H. 1, S. 1—112.
- Dubreuil, Georges, Une espèce nouvelle de cellules conjonctives: les cellules vésiculo-hyalines et le tissu vésiculo-hyalin. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 14, S. 780—781.
- Ernst, Paul, Lebenserscheinungen als Maßstab für die Protoplasmastruktur. Verh. d. nat.-med. Ver. Heidelberg, N.-F., Bd. 13, 1914, H. 1, S. 244—256.
- Forsgren, Erik, Zur Kenntnis der Histologie der Leberzellen und der Gallensekretion. 4 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 12, S. 309—314.
- van Goor, A. C. J., Die Cytologie von *Noctiluca miliaris* im Lichte der neueren Theorien über den Kernbau der Protisten. 2 Taf. Arch. f. Protistenkunde Bd. 39, H. 2, S. 147—208.
- Guilliermond, A., Sur la plasmolyse des cellules épidermiques des pétales de tulpe. 12 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 8, S. 427—431.
- Gutherz, S., Zum Geschlechtschromosomen-Problem bei den Vertebraten. Beobachtungen aus der Oogenese der Hauskatze. (Vorl. Mitt.) 10 Fig. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde Berlin 1918, N. 8, S. 289—298.
- Hartmann, Otto, Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. (Experimente an Amphibien.) 5 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 1, S. 114—195
- van Herwerden, M. A., Over eenige nieuwe opvattingen in de celleer. *Genetica*, Deel 1, 1919, Afl. 2, S. 130—133.
- Holmgren, Emil, Die Trochospongien spinaler Ganglienzellen. 2 Taf. u. 2 Fig. Arkiv för zool. Bd. 9, 1915, N. 15, 26 S.
- Jirešová, Marie, Über die Entwicklung der Hautdrüsen und ihrer Sekrete bei den Amphibien. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 11, S. 280—288.
- Joseph, H., Auffällige Zellformen in der Niere von *Mustelus* und im Skleralknorpel von *Syngnathus*. 1 Taf. Wien, Hölder. 22 S. 8°. 1,30 M. Sitzungsber. d. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. 1. Bd. 127.

- Ishikawa, Mitsuharu**, A List of the Number of Chromosomes. 32 Fig. Tokyo botan. Mag. Vol. 30, 1916, S. 404—448.
- Keller, Rud.**, Die Elektrizität der Zelle. 2 Taf. u. Fig. Wien, Braumüller IV, 263 S. 8°. 10 M.
- Klieneberger, Emmy**, Über die Größe und Beschaffenheit der Zellkerne mit besonderer Berücksichtigung der Systematik. 1 Taf. u. 3 Fig. Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. 35, Abt. 1, H. 2, S. 219—278.
- Kollmann, Max**, Sur la généralité de la présence de la Kératine dans les épithéliums pavimenteux stratifiés. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 19, S. 963—964.
- Kolmer, Walther**, Über Kristalloide in Nervenzellen der menschlichen Netzhaut. 4 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 12, S. 314—317.
- Kraus, Mauritius**, Über die leimgebende Natur der Fasern in der Zahnpulpa. Wien, Hölder. 15 S. 8°. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl., Abt. 3, Bd. 126.
- Kuczynski, Max H.**, Über die Teilungsvorgänge verschiedener Trichomonaden und ihre Organisation im allgemeinen. 7 Taf. Arch. f. Protistenk. Bd. 39, H. 2, S. 107—146.
- Ladreyf, F.**, Sur la régénération épithéliale. Compt. rend. Acad. Sc. T. 167, N. 5, S. 210—212.
- Laguesse, E.**, La structure lamellaire dans le tissu conjonctif lache et dans le cordon ombilical chez les Mammifères et chez l'Homme. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 22, S. 1126—1127.
- Luban, Salman**, Über eigentümliche Vorgänge in den Flimmerzellen des menschlichen Uteruskörpers. 2 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, H. 168/169 (Bd. 56, H. 1/2), S. 269—303.
- Meves, Friedrich**, Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. 2 Taf. u. 18 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91, Abt. 2, H. 3/4, S. 272—311.
- Meyer, Arthur**, Der Bau der Protoplasten der Zelle und das Wesen der Chondriosomen und der Allinante. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. 1916, N. 3 (ersch. 1917), S. 45—51.
- Pappenheim, A.**, Morphologische Hämatologie (Forts.). Folia haematol. Bd. 23, H. 2, S. 657—720.
- Roulet, E. L.**, Granulations mitochondriales dans les thrombocytes de la Grenouille. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 14, S. 779—780.
- Schaffer, Josef, Veränderungen an Gewebeelementen durch einseitige Wirkung der Fixierungsflüssigkeit und Allgemeines über Fixierung. (S. Kap. 3.)
- Schilling, Viktor**, Die Lösung der Blutplättchenfrage und ihre Ergebnisse für Klinik und Pathologie. 5 Fig. Deutsche med. Wochenschr. Jg. 44, N. 49, S. 1354—1359.
- Schmidt, W. J.**, Über Riesenepithel- und -drüsenzellen in der Epidermis des Laubfrosches. 9 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, 1919, N. 21/24, S. 535—547.
- Schmidt, W. J.**, Über Chromatophorenvereinigung bei Amphibien, insbesondere bei Froschlarven. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 19/20, S. 493—501.
- Schmidt, W. J.**, Zur Kenntnis der lipochromführenden Farbzellen in der Haut nach Untersuchungen an Salamandra maculata. Dermatol. Zeitschr. Bd. 25, H. 5, S. 324—328.

- Schreiner, K. E.**, Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. 3 Taf. u. 6 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92, Abt. 1, H. 1/2, S. 1—63.
- Schulze, Paul**, Die Bedeutung der interstitiellen Zellen für die Lebensvorgänge bei Hydra. 12 Fig. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde 1918, N. 7, S. 252—277.
- Spek, Josef**, Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung. Vorl. Bericht. Biol. Zentralbl. Bd. 39, 1919, N. 1, S. 23—34.
- Spek, Josef**, Oberflächenspannungsdifferenzen als eine Ursache der Zellteilung. 25 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 1, S. 1—113.
- Stieve, H.**, Die Spermatogenese des Grottenolmes. 11 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 13, S. 321—349.
- Winge, Ø.**, Studier over Planteriget's Chromosomtal og Chromosomernes Betydning. 1 Taf. u. 46 Fig. Diss. København 1917. 143 S.

6. Bewegungsapparat.

a) Skelet.

- Adams, Eugen**, Über die Stellung des Obergesichtes zur Schädelbasis beim Kinde und Erwachsenen unter Berücksichtigung der Rassenprognathie. 5 Taf. u. 20 Fig. Deutsche Zahnheilk. H. 40, 22 S.
- Adloff**, Die Beziehungen zwischen Reptilien-, Beutler- und Plazentaliergebiß. 7 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 4/6, S. 129—142.
- Aichel**, Über Kieferwachstum. 3 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 19/20, S. 502—510.
- Aichel, Otto**, Kausale Studie zum ontogenetischen und phylogenetischen Geschehen am Kiefer unter besonderer Berücksichtigung von Elephas und Manatus. 5 Taf. Abh. Pr. Akad. Wiss. Berlin, Phys.-math. Kl., Jg. 1918, N. 3, 109 S. 7 M.
- Åkerlund, Åke**, Entwicklungsreihen in Röntgenbildern von Hand, Fuß und Ellenbogen im Mädchen- und Knabenalter. 28 Taf. Hamburg, Gräfe & Sillem. 40 S. 4^o. = Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen. Bd. 33.
- Bandonin, Marcel**, Découverte d'un procédé sûr pour reconnaître le sexe des axis humains à tout âge. Compt. rend. Acad. Sc. T. 167, N. 18, S. 652—653.
- Bandonin, Marcel**, De l'aplatissement de la partie supérieure du corps de l'humérus chez les enfants de la pierre poli. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, 1919, N. 2, S. 129—131.
- Bolk, L.**, Über praemature Obliteration der Nähte am Menschenschädel. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 21, H. 1, S. 1—22.
- ***Cragg, E., and Drinkwater, H.**, Hereditary Absence of Phalanges through five Generations. Journ. of Genetics Vol. 6, 1916.
- ***Drinkwater, H.**, A second Brachydaetylous Family. 5 Taf. u. 3 Fig. Journ. of Genetics Vol. 4, 1914—1915 S. 323.
- Ebstein, Erich**, Zur Polydaktylie in einem süd-arabischen Herrscher-geschlecht. Die Naturwissenschaften Jg. 4, 1915, H. 40, S. 603—604.
- Frey, Hedwig**, Beitrag zum Umbildungsprozeß des Brustkorbes. 16 Fig. Vierteljahrsschr. Nat. Ges. Zürich Jg. 63, H. 1/2, S. 34—98.
- Grunewald, Julius**, Über Torsionserscheinungen an den langen Röhrenknochen des Menschen. 4 Taf. u. 4 Fig. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 21, H. 1, S. 103—150.

- de Jonge Cohen, Th. E.**, Die Morphogenese der oberen Prämolaren. 1 Taf. u. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 2/3, S. 33—48.
- Kajava, Yrjö**, Bidrag till kännedomen om emaljorganets senare öden vid tandens utveckling. 3 Fig. (Beitr. z. Kenntnis d. späteren Schicksale d. Schmelzorgans bei d. Zahnentwicklung. Finska läkaresällsk. Handling. Bd. 59, 1917. S. 73—89.
- Knopfli, Walter**, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulter skelettes bei den Vögeln. 7 Taf u. 87 Fig. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 55, 1919, H. 4, S. 577—720.
- König, Fritz**, Über Anbau und Umbau des Knochens durch funktionelle Anpassung. Sitzungsber. Ges. Beförd. ges. Naturwiss. Marburg 1917. N. 5. S. 35—45.
- Krauß, A.**, Polydaktylie auf Sardinien. Die Naturwissenschaften Jg. 4, 1916. H. 47, S. 723.
- Lebedinsky, N. G.**, Über den Einfluß der Ernährungsweise auf die allgemeine Form des Unterkiefers der Vögel. Zool. Anz. Bd. 50, N. 2, S. 36—41.
- Luxembourg, Heinrich**, Über angeborenen Mangel der beiden Kniescheiben. 1 Fig. Zeitschr. f. orthopäd. Chir. Bd. 38, H. 3/4, S. 559—564.
- Masmonteil, Fernand**, Morphologie du squelette antibrachial. Compt. rend. Acad. Sc. T. 167, N. 10, S. 378—381.
- Matschie, Paul**, Eine merkwürdige Bildung an dem unteren Eckzahne eines Wildbebers. 1 Fig. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde Berlin 1918, N. 8, S. 304—306.
- Moral, Hans**, Eine seltene Zahnmißbildung (dens in dente). 1 Taf. Österr.-ung. Vierteljahrsschr. f. Zahnheilk. Jg. 34, H. 1/2, S. 1—11.
- Moreau, L.**, L'architecture du calcanéum en stéréodiographie. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, 1919, N. 3, S. 185—188.
- Pamperl, Robert**, Foramina parietalia permagna. 10 Fig. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 148, 1919, H. 1/2, S. 91—110.
- Pohle, Hermann**, Über Gebißunregelmäßigkeiten. 3. 1 Taf. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde 1918, N. 9/10, S. 346—352.
- Retterer, Ed.**, Des caractères distinctifs de la main humaine et de la patte du chien et du lion. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 13, S. 702—705.
- Retterer, Ed., et Neuville, H.**, Du tarse des paupières des Oiseaux. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 15, S. 791—794.
- Retterer, Ed.**, Des sésamoïdes de la main humaine. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 16, S. 829—832.
- Retterer, Ed., et Neuville, H.**, Des proportions de la main de quelques Singes. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 18, S. 933—936.
- Retterer, Ed.**, D'où vient l'os enchondral? Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 42. S. 1248—1251.
- Schlaginhaufen, Otto**, Hygienisches und Anthropologisches über Schädel aus der Südsee. Corresp.-Bl. f. Schweizer Ärzte 1918, N. 52, Sitzung 8. Febr. 1918.
- Schlaginhaufen, Otto**, Schädel eines an Gundu erkrankten Melanesiers. 2 Taf. u. 1 Fig. Mitt. Geogr.-Ethnogr. Ges. Zürich 1917/18, 20 S.
- Schultz, Adolf**, Anthropologische Untersuchungen an der Schädelbasis. 15 Fig. Arch. f. Anthropol. N. F. Bd. 16, H. 1/4, S. 1—103.

- Schuseik, Olga**, Zur Verknöcherung der menschlichen Phalangen mit besonderer Berücksichtigung der Endphalanx. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 4/6, S. 118—129.
- Weekenstroo, H. J.**, Onderzoekingen betreffende de veranderingen aan de tanden van het paard op verschillende leeftijden en hun waarde voor de leeftijdsbepaling. Proefschrift Doctor in de veerartsnijkunde Utrecht 1918. 128 S. 8^o.

b) Bänder, Gelenke, Muskeln, Mechanik.

- Barth, Mathilde**, Über die funktionelle Struktur des Oberkieferapparates bei Neuweltaffen. 2 Taf. u. 19 Fig. Anat. Hefte, Abt. 1, H. 168/169 (Bd. 56, H. 1/2). S. 171—242.
- Chaîne, J.**, Contribution à la phylogénie des muscles. Compt. rend. Acad. Sc. T. 167, N. 18, S. 649—651.
- Chaîne, J.**, Considérations sur la constitution du système musculaire général des Vertébrés. Compt. rend. Acad. Sc. T. 167, N. 25, S. 1006—1009.
- Cords, Elisabeth**, Der Musculus transversus mandibulae. 3 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 4/6, S. 107—117.
- Dietz, P. A.**, Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleostier. 1. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Acanthopterygier. 45 Fig. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel Bd. 22, 1914, N. 4, S. 99—162.
- Forster, A.**, Zur Morphogenese der Inscriptio tendinea des M. semitendinosus. 10 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 7, S. 145—164.
- Forster, A.**, Zur Morphologie der Muskeln des Thorax. 4. Teil. 2. Abschnitt. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 21, H. 1, S. 23—102.
- Frey, Hedwig**, Der aufrechte Gang des Menschen und seine Beziehungen zur hinteren Muskulatur des Unterschenkels. 11 (20) Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 11, S. 257—272.
- Heidenhain, Martin**, Die Entdeckung der Noniusfelder der quergestreiften Muskelfaser. 1 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 2/3, S. 49—53.
- Huber, Ernst**, Über die Morphologie des M. procērus nasi des Menschen. 6 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 12, S. 302—308.
- Huber, Ernst**, Überreste des Sphincter colli profundi beim Menschen. 4 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 19/20, S. 480—492.
- Kajava, Yrjö**, Jämförande anatomiska undersökningar öfver Musculus palmaris brevis. En trampdynemuskel hos människan. 9 Fig. (Vergl. anat. Stud. üb. M. palm. br. Ein Tretballenmuskel beim Menschen.) Finska läkaresällsk. Handling. Bd. 59, 1917, N. 6, S. 733—771.
- Kajava, Yrjö**, En ärftlig defekt i den stora bröstmuskeln. 2 Fig. (Erblicher Defekt des großen Brustmuskels.) Finska läkaresällskap. Handling. Bd. 57, 1915, N. 11, S. 1421—1433.
- Kajava, Yrjö**, Die kurzen Muskeln und die langen Beugemuskeln der Säugetierhand. 2. Insectivora und Edentata. Vergleichend-anatomische Untersuchungen. 14 Fig. Suomalaisen Tiedeakatemia Toimituksia, Sarja A, Nid. 9, N. 1. Ann. Acad. scient. Fennicae, Ser. A, T. 9, N. 1, 1916, 177 S.
- Kajava, Yrjö**, Die kurzen Muskeln und die langen Beugemuskeln der Säugetierhand. 3. Rodentia und Carnivora. 17 Fig. Suomalaisen Tiedeakatemia Toimituksia. Sarja A, Nid. 11, N. 7. Ann. Acad. scient. Fennicae, Ser. A, T. 11, N. 7, 227 S.

- de Moulin, Frederik Willem Karel.** Over de ontwikkeling, den bouw en de betekenis der Menisci bij de huisdieren. Proefschr. ter verkrijging van den graad van Doctor in de veeartsenijkunde Utrecht 3 Taf. Zeist, Vonk & Co. 136 S. 8°.
- Ramström, M.,** Untersuchungen über die Innervation des Caput mediale tricipitis brachii. 3 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 16, S. 420—432.
- Retterer, Ed.,** Des bouches fibro-cartilagineuses de la gaine tendineuse des doigts du Chien. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 8, S. 403—406.
- Retterer, Ed.,** Des gaines digitales péritendineuses de l'homme. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 9, S. 464—467.
- Retterer, Ed.,** Connexions des tendons du perforé et du perforant du chien et leur structure fibro-cartilagineuse. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 10, S. 521—524.
- Retterer, Ed., et Neuville, H.,** Des articulations métacarpo-phalangiennes de quelques Singes. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 19, S. 960—963.
- Retterer, Ed., et Neuville, H.,** Des articulations métacarpo-phalangiennes de quelques Carnivores et Ongulés. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 21, S. 1104—1107.
- Ruge, W.,** Rückwirkungen des frei beweglichen Zustandes der oberen Gliedmaßen auf Organe des Rumpfes. Anat. Anz. Bd. 51, N. 4/6, S. 81—106.
- Schiefferdecker, P.,** Untersuchung einer Anzahl von Kaumuskeln des Menschen und einiger Säugetiere in bezug auf ihren Bau und ihre Kernverhältnisse nebst einer Korrektur meiner Herzarbeit (1916). 36 Fig. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 173, 1919, H. 4/6, S. 265—384.
- Weber, A.,** Signification du muscle stylo-hyöïdien profond. Compt. rend. Soc. biol. T. 81, N. 16, S. 816—817.

7. Gefäßsystem.

- Baum, Hermann,** Lassen sich aus dem anatomischen Verhalten des Lymphgefäßsystems einer Tierart Schlüsse auf dasjenige anderer Tierarten ziehen? Unterschiede im Lymphgefäßsystem zwischen Rind und Hund. Anat. Anz. Bd. 51, N. 16, S. 401—420.
- Broman, Ivar,** Über die Vasa vitellina beim Pferde. 6 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 19/20, S. 465—480.
- Buschendorff, Carla,** Beitrag zur Kenntnis der Persistenz eines doppelten Aortenbogens und seine klinische Bedeutung. 3 Fig. Zentralbl. f. Herz- u. Gefäßkrankh. Jg. 9, 1917, N. 15, S. 165—171.
- Elze, C.,** Die venösen Wundernetze der Pars laryngea pharyngis. 1 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 8, S. 205—207.
- Elze, C. u. Beck, K.,** Die venösen Wundernetze des Hypopharynx. 2 Taf. Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftwege Bd. 77, H. 2/3, S. 185—194.
- Forster, A.,** Zur Topographie der Einmündung der Vena azygos beim Menschen. 6 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 9/10, S. 239—254.
- Kajava, Yrjö,** Tre fall af variationer i aortabågen och dess stora grenar. 5 Fig. (Drei Variationen des Aortenbogens und seiner Hauptäste.) Finska läkarsällsk. Handlg. Bd. 56, 1914, S. 674—684.
- Schauder, W.,** Makroskopische Darstellung des atrioventrikularen Verbindungs-bündels im Herzen des Pferdes. 3 Taf. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 44, H. 5/6, S. 372—380.

8. Integument.

- Dieden, Hermann.** Die Innervation der Schweißdrüsen. Dtsche med. Wehnschr. Jg. 44, N. 38, S. 1048—1050.
- Fuchs, Josef.** Über Trichosen, besonders die der Julia Pastrana. Diss. med. Bonn 1918. 8°.
- Jirešová, Marie.** Über die Entwicklung der Hautdrüsen und ihrer Sekrete bei den Amphibien. (S. Kap. 5.)
- Pinkus.** Pigment der Haut. Referat. Med. Klinik. Jg. 14, N. 39, S. 967—968.
- Rosén, N.** Wie wachsen die Ktenoidschuppen? 1 Taf. u. 3 Fig. Arkiv för zool. Bd. 9, 1915, N. 20, 6 S.
- Rubeli, O.** Besonderheiten im Ausführungsgangsystem der Milchdrüsen des Rindes. Mitt. naturf. Ges. Bern 1915, Sitzungsber., S. 31—33.
- Schmidt, W. J.** Über die Beziehungen der glatten Muskelzellen in der Haut vom Laubfrosch zum Epithel. 7 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 12, S. 289—302.
- Schmidt, W. J.** Über Riesenepithel- und -drüsenzellen in der Epidermis des Laubfrosches. (S. Kap. 5.)
- Schmidt, W. J.** Zur Kenntnis der lipochromführenden Farbzellen in der Haut nach Untersuchungen an Salamandra maculata. (S. Kap. 5.)
- v. Schumacher, Siegmund.** Bau der äußeren Haut eines Fetus von Hippopotamus amphibius L. 3 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 7, S. 165—173.

9. Darmsystem.

- Schulte-Veenbur,** Situs inversus totalis. Dtsche med. Wehnschr. Jg. 44, N. 50, S. 1393—1394.

a) Atmungsorgane.

- Böker, Hans,** Die Entwicklung der Trachea bei *Lacerta agilis*. 3 Taf. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918, Anat. Abt., H. 1, S. 1—28.
- Kajava, Yrjö,** Der untere Kehlkopfnerve und der N. recurrens in zwei menschlichen Varietäten. 3 Fig. Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societet. Förhandl. Bd. 57, 1914—1915, Afd. A, N. 27, 15 S.
- Weber, A.,** Déplacement de la première ébauche pulmonaire chez l'embryon de poulet sous l'influence de l'élévation de la température d'incubation. Compt. rend. Soc. biol. T. 81, N. 16, S. 812—813.
- Weber, A.,** Relations entre les formations branchiales et les ébauches pulmonaires chez les embryons de *Chelydra serpentina*. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 16, S. 814—815.

b) Verdauungsorgane.

- Donker, P.,** Über die Beteiligung des N. vagus an der Innervation des Darmes. 2 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 8, S. 195—200.
- Elze, C.,** Die venösen Wundernetze der Pars laryngea pharyngis. (S. Kap. 7.)
- Elze, C., und Beck, K.,** Die venösen Wundernetze des Hypopharynx. (S. Kap. 7.)
- Forsgren, Erik,** Zur Kenntnis der Histologie der Leberzellen und der Gallensekretion. (S. Kap. 5)
- Forster, A.,** Zur Anatomie der primären Peritoneumfalten des Cäcalapparates und der Recessus ileo-caecales. 68 Fig. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung: Mammalia. Anat. Hefte, Abt. 1, H. 168/169 (Bd. 56, H. 1/2), S. 1—170.

- Heitzmann, Stephan.** Ausgedehnte Regenerationserscheinungen der Leber bei einem Fall von Sublimatvergiftung mit besonderer Berücksichtigung der Mitosen und Amitosen. Diss. med. Heidelberg 1918. 8°.
- Kotzareff, A.** Imperforation de l'oesophage. 7 Fig. Ann. de gynécol. et d'obstétr. Année 43, Sér. 2, T. 13, N. 4, S. 203—216.
- Paschkis, Karl.** Über das Fehlen von Papillae vallatae in der Zunge von Hippopotamus amphibius. 2 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 17/18, S. 446—454.
- Stieve, H.** Der Sphincter ani pylori des menschlichen Magens. 2 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, 1919, N. 21/24, S. 513—534.
- Strandberg, Aine** †, Beitrag zur Kenntnis des CHIEVITZ'schen Organs. 12 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 8, S. 177—195.
- Weber, A.** Développement du foie et du pancréas chez Chelydra serpentina. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 16, S. 815.

10. Harn- und Geschlechtsorgane.

a) Harnorgane.

- Joseph, H.** Auffällige Zellformen in der Niere von Mustelus und im Skleralknorpel von Syngnathus. (S. Kap. 5.)
- Kaudern, Walter.** Über die Glandulae vesiculares bei Chiromys madagascariensis. 4 Fig. Arkiv för zool. Bd. 9, 1915, N. 7, 5 S.
- Oehlecker, F.** Eine angeborene Anomalie der Niere und des Ureters unter dem klinischen Bilde eines perityphlitischen Abszesses. 1 Fig. Zeitschr. f. urol. Chir. Bd. 3, 1917, S. 147—152.

b) Geschlechtsorgane.

- Borell, H.** Untersuchungen über die Bildung des Corpus luteum und der Follikelatresie bei Tieren mit Hilfe der vitalen Färbung. 2 Taf. Beitr. z. pathol. Anat. Bd. 65, 1919, H. 1, S. 108—119.
- Buchner, Paul.** Vergleichende Eistudien I. Die akzessorischen Kerne des Hymenoptereneies. 10 Taf. u. 31 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91, Abt. 2, H. 2/3, S. 1—202.
- Grosser, Otto.** Ovulation und Implantation und die Funktion der Tube beim Menschen. 3 Fig. Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 173, H. 1/3, S. 297—327.
- Gutherz, S.** Zur Lehre vom Ursprung der tierischen Keimzellen. 2 Taf. u. 1 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92, Abt. 2, H. 1/2, S. 1—40.
- Kaudern, Walter.** Studien über die männlichen Geschlechtsorgane von Edentaten I. Xenarthra. 24 Fig. Arkiv för zool. Bd. 9, 1915, N. 12, 53 S.
- Khomova, Marie.** Über die Dotterbildung bei Clepsinen. 10 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 17/18, S. 433—446.
- Lipschütz, Alexander.** Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der experimentellen Maskulierung. 1 Taf. u. 2 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 1, S. 196—206.
- Lipschütz, Alexander.** Prinzipielles zur Lehre von der Pubertätsdrüse. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 1, S. 207—212.
- Lipschütz, Alexander.** Die Gestaltung der Geschlechtsmerkmale durch die Pubertätsdrüsen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 2, S. 396—410.
- Luban, Salman.** Über eigentümliche Vorgänge in den Flimmerzellen des menschlichen Uteruskörpers. (S. Kap. 5.)

- Magnussohn, H.**, Geschlechtslose Zwillinge. Eine gewöhnliche Form von Hermaphroditismus beim Rinde. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918, Anat. Abt. H. 1, S. 29—62.
- Meyes, Friedrich**, Zur Kenntnis des Baues pflanzlicher Spermien. (S. Kap. 5.)
- Meyer-Rüegg**, Die Vorgänge in der Uterusschleimhaut während der Menstruation. Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 173, H. 1/3, S. 274—296.
- Stieve, H.**, Die Entwicklung des Eierstockeies der Dohle (*Colaeus monedula*). Ein Beitrag zur Frage nach den physiologischerweise im Ovar stattfindenden Rückbildungsvorgängen. 5 Taf. u. 2 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92, Abt. 2. H. 1/2, S. 137—288.

11. Nervensystem und Sinnesorgane.

a) Nervensystem (zentrales, peripheres, sympathisches).

- Donker, P.**, Über die Beteiligung des N. vagus an der Innervation des Darmes. (S. Kap. 9b.)
- v. Hofmann, Lotar**, Ein Fall von gemeinsamem Durchtritt zweier Spinalnerven durch die Duralwand. 1 Fig. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionsl. Bd. 4, H. 4, S. 181—183.
- Holmgren, Nils**, Zur Frage der Epiphysen-Innervation bei Teleostiern. 6 Fig. Folia neuro-biol. Bd. 11, N. 1, S. 1—15.
- Kajava, Yrjö**, Der untere Kehlkopfnerve und der N. recurrens in zwei menschlichen Varietäten. (S. Kap. 9a.)
- Laignel-Lavastine**, Note morphologique sur le ganglion de Wrisberg. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 19, S. 975—977.
- Parker, G. H.**, Some Underlying Principles in the Structure of the Nervous System. 6 Fig. Science N. S. Vol. 47, S. 151—162.
- Probst, M.**, Zur Kenntnis der Entwicklungshemmungen des Gehirnes. 2 Taf. u. 5 Fig. Arch. f. Psych. u. Nervenkr. Bd. 59, H. 2/3, S. 632—651.
- Ramström, M.**, Untersuchungen über die Innervation des Caput mediale tricipitis brachii. (S. Kap. 6b.)
- Schwartz, L.**, Über die Entwicklung der Kopfganglien und des Kopfsympathicus bei der Forelle. 2 Taf. Folia neuro-biol. Bd. 11, N. 1, S. 37—59.
- Spiegel, E. A.**, Das Ganglion psalterii. 4 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 17/18, S. 454—462.
- Veit, Otto**, Kopfganglienleisten bei einem menschlichen Embryo von 8 Somitenpaaren. 4 Taf. u. 4 Fig. Anat. Hefte, Abt. 1, H. 168/169 (Bd. 56, H. 1/2), S. 305—320.

b) Sinnesorgane.

- Cords, Elisabeth**, Über die Herkunft des Ohrknorpels der Monotremen. 3 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, H. 168/169 (Bd. 56, H. 1/2), S. 243—267.
- ten Doesschate, G.**, Über die Retina von Walembryonen. 4 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 8, S. 200—205.
- Fejér, Julius**, Über Pigmentation, markhaltige Nervenfasern des Schnervenkopfes. 2 Fig. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 61, S. 448—454.
- Haren, P.**, Mißbildung des äußeren Ohres mit kongenitaler Akustikus- und Fazialislähmung. 1 Fig. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 77, H. 2/3, S. 158—166.

- Holmgren, Emil, Die Trochospongien spinaler Ganglienzellen. (S. Kap. 5.)
- Holmgren, Nils, Zur Innervation der Parietalorgane von *Petromyzon fluviatilis*. 1 Fig. Zool. Anz. Bd. 50, N. 3/4, S. 91—100.
- Jokl, Alexander, Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierauges. 16 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, 1918, N. 9/10, S. 209—239.
- Jokl, Alexander, Über ein natürlich entstandenes Lentoid. 1 Fig. Arch. f. Entwicklungsmeeh. d. Organ. Bd. 44, H. 2/3, S. 643—651.
- Koepe, Leonhard, Die Mikroskopie des lebenden Augenhintergrundes mit starken Vergrößerungen im fokalen Licht der GULLSTRAND'sehen Nernstspaltlampe. 2. Mitt. Die Histologie des lebenden normalen Augenhintergrundes und einiger seiner angeborenen Anomalien im Bilde der Nernstspaltlampe. Gräfes Arch. f. Ophthalmol. Bd. 79, 1918, H. 4, S. 346—381.
- Koepe, Leonhard, Die Lösung der Streitfrage, ob das lebende Netzhautzentrum eine gelbe Farbe besitzt oder nicht. München. med. Wehnschr. Jg. 65, N. 43, S. 1175.
- Kolmer, Walther, Über Kristalloide in Nervenzellen der menschlichen Netzhaut. (S. Kap. 5.)
- Oort, H., Über die Verästelung des Nervus octavus bei Säugetieren. (Modell des Utriculus und Sacculus des Kaninchens.) 7 Fig. Anat. Anz. Bd. 51, N. 11, S. 272—280.
- Retterer, Ed., Structure et développement du cartilage du pavillon de l'oreille. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 14, S. 769—772.
- Winkler, C., Sur l'innervation des canaux semi-circulaires dans le labyrinthe du rat nouveau-né. 5 Fig. Arch. Néerland. de physiol. de l'homme T. 2, Livr. 4, (Livre jubil. C. A. PEKELHARING), S. 556—561.

12. Schilddrüse, Epithelkörperchen, Hypophyse, Epiphyse, Thymus, Nebenniere, Gl. carotica.

(Organe der inneren Absonderung.)

- Dustin, A. P., Nouvelle contribution à l'étude du thymus des Reptiles. 4 Taf. Arch. de zool. expér. et gén. T. 54, 1914, Fasc. 1, S. 1—56.
- Nußbaum, Friedrich Hermann, Drei Nebennieren bei herz- und kopflosen Mißgeburten. Diss. med. Bonn 1918. 8^o.

13 a. Entwicklungsgeschichte.

- Böker, Hans, Die Entwicklung der Trachea bei *Lacerta agilis*. (S. Kap. 9a.)
- Broman, Ivar, Über die Vasa vitellina beim Pferde. (S. Kap. 7.)
- Godlewski, Emil jun., Der Eireifungsprozeß im Lichte der Untersuchung der Kernplasmarelation bei Echinodermenkeimen. Arch. f. Entwicklungsmeeh. d. Organ. Bd. 44, H. 3/4, S. 499—529.
- Jolly, J., Stade d'apparition des premiers îlots sanguins dans l'oeuf du Cobaye. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 21, S. 1092—1094.
- Jolly, J., Formation des cordons mésoblastiques et différenciation des premières cellules sanguines dans l'oeuf du Cobaye. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, N. 21, S. 1095—1097.
- Kaestner, Sandor, Kurzes Repetitorium der vergleichenden Embryologie. (S. Kap. 1.)

- Knopfli, Walter, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Brustschulter skelettes bei den Vögeln. (S. Kap. 6a.)
- Retterer, Ed., Structure et développement du cartilage du pavillon de l'oreille. (S. Kap. 11b)
- v. Schumacher, Siegmund, Bau der äußeren Haut eines Fetus von Hippopotamus amphibius L. (S. Kap. 8.)
- Stieve, H., Die Spermatogenese des Grottenolmes. (S. Kap. 5.)
- Strandberg, Aine †, Beitrag zur Kenntnis des CHEIVITZ'schen Organs. (S. Kap. 9b.)
- Veit, Otto, Kopfganglienleisten bei einem menschlichen Embryo von 8 Somitenpaaren. (S. Kap. 11a.)
- Weber, A., Déplacement de la première ébauche pulmonaire chez l'embryon de poulet sous l'influence de l'élévation de la température d'incubation. (S. Kap. 9a.)
- Weber, A., Développement du foie et du pancréas chez Chelydra serpentina. (S. Kap. 9b.)

13b. Experimentelle Morphologie und Entwicklungsgeschichte.

- Boveri, Theodor †, Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigelbastarde. 3 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 14, H. 3/4, S. 417—471.
- Brecher, Leonore, Die Puppenfärbung des Kohlweißlings, *Pieris brassicae* L. Vierter Teil: Wirkung sichtbarer und unsichtbarer Strahlen. 5 Taf. u. 2 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 273—322.
- Buchner, Paul, Über totale Degeneration bei chilostomen Bryozoen. 5 Fig. Biol. Zentralbl. Bd. 38, N. 11, S. 457—461.
- Ciecierski, Anton, Verpflanzung von Keimdrüsen auf Individuen des anderen Geschlechtes. Diss. med. Leipzig 1918. 8°.
- Harrison, J. W. H., Studies in the Hybrid *Bistoninae* (Lepidopt.). 4 Taf. Journ. of Genetics Vol. 6, 1916, S. 95—161.
- Hartmann, Otto, Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß höherer Temperatur auf Morphologie und Cytologie der Algen. 3 Taf. u. 2 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 2/3, S. 589—642.
- Hartmann, Otto, Über den Einfluß der Temperatur auf Größe und Beschaffenheit von Zelle und Kern im Zusammenhange mit der Beeinflussung von Funktion, Wachstum und Differenzierung der Zellen und Organe. (S. Kap. 5.)
- Hertwig, Günther, Kreuzungsversuche an Amphibien: I. Wahre und falsche Bastarde. 3 Taf. u. 2 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91, Abt. 2, H. 2/3, S. 203 bis 271.
- Hertwig, Paula, Keimesschädigung durch physikalische und chemische Eingriffe. Sammelreferat. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre Bd. 19, H. 1/2, S. 79—88.
- Jokl, Alexander, Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierauges. (S. Kap. 11b.)
- Lipschütz, Alexander, Umwandlung der Clitoris in ein penisartiges Organ bei der experimentellen Maskulierung. (S. Kap. 10b.)
- Plate, L., Vererbungsstudien an Mäusen. 1 Taf. u. 5 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 2, S. 291—336.

14. Mißbildungen.

- *Cragg, E., and Drinkwater, H., Hereditary Absence of Phalanges through five Generations. (S. Kap. 6a.)
- *Drinkwater, H., A second Braehydactylos Family. (S. Kap. 6a.)
- Ebstein, Erich, Zur Polydaktylie in einem südarabischen Herrschergeschlecht. (S. Kap. 6a.)
- Haren, P., Mißbildung des äußeren Ohres mit kongenitaler Akustikus- und Fazialislähmung. (S. Kap. 11b.)
- Kajava, Yrjö, Ett monstruöst foster med sakralparasit och abdominalfissur jämte många andra missbildningar. 5 Fig. (Eine monstruöse Frucht mit Sakralparasit u. Abdominalfissur nebst sonstigen vielen Mißbildungen. Finska läkaresällsk. Handling. Bd. 59, 1917, S. 210—249.)
- Kajava, Yrjö, Arrhinencephalioista. 6 Fig. Helsingissä 1918. Lindbergin Kirjapaino O.-Y. 23 S. 8^o.
- Kotzareff, A., Imperforation de l'oesophage. (S. Kap. 9b.)
- Krauß, A., Polydaktylie auf Sardinien. (S. Kap. 6a.)
- Luxembourg, Heinrich, Über angeborenen Mangel der beiden Kniescheiben. (S. Kap. 6a.)
- Moral, Hans, Eine seltene Zahnmißbildung (dens in dente). (S. Kap. 6a.)
- Oehlecker, F., Eine angeborene Anomalie der Niere und des Ureters unter dem klinischen Bilde eines perityphlitischen Abszesses. (S. Kap. 10a.)
- Probst, M., Zur Kenntnis der Entwicklungshemmungen des Gehirnes. (S. Kap. 11a.)

15. Physische Anthropologie.

- Baudouin, Marcel, De l'aplatissement de la partie supérieure du corps de l'humérus chez les enfants de la pierre poli. (S. Kap. 6a.)
- Schlaginhaufen, Otto, Hygienisches und Anthropologisches über Schädel aus der Südsee. (S. Kap. 6a.)
- Schlaginhaufen, Otto, Schädel eines an Gundu erkrankten Melanesiers. (S. Kap. 6a.)
- Schultz, Adolf, Anthropologische Untersuchungen an der Schädelbasis. (S. Kap. 6a.)

16. Wirbeltiere.

- Matschie, Paul, Eine merkwürdige Bildung an dem unteren Eckzahn eines Wildebers. (S. Kap. 6a.)
- Retterer, Ed., et Neuville, H., Des proportions de la main de quelques Singes. (S. Kap. 6a.)
- Rosén, N., Wie wachsen die Ktenoidschuppen? (S. Kap. 8.)
- Weekenstroo, H. J., Onderzoekingen betreffende de veranderingen aan de tanden van het paard op verschillende leeftijden en hun waarde voor de leeftijdsbepaling. (S. Kap. 6a.)

Abgeschlossen am 1. April 1919.

Literatur 1918/1919^{1 2}).

Von Prof. Dr. OTTO HAMANN, Oberbibliothekar an der Staatsbibliothek
in Berlin.

1. Lehr- und Handbücher. Bilderwerke.

- Kurzes Repetitorium der topographischen Anatomie als Vademecum für die Prüfungen und für die Praxis. 3. verb. Aufl. Leipzig, Barth. VI, 136 S. 8°. 4,80 M. Breitensteins Repetitorien N. 37b.
- Martin, Paul, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. 3: Vergleichende Anatomie des Bewegungsapparates der Haussäuger und des Menschen und Anatomie der Hauswiederkäuer. 2. vollst. umgearb. Aufl. 298 Fig. Stuttgart, Schickhardt & Ebner. X, 525 S. 8°. 24 M.

2. Zeit- und Gesellschaftsschriften.

Archiv für mikroskopische Anatomie. 1. Abt. f. vergl. u. exper. Histologie u. Entwicklungsgeschichte. 2. Abt. f. Zeugungs- u. Vererbungslehre. Hrsg. v. O. HERTWIG u. W. VON WALDEYER-HARTZ. Bd. 93, H. 1. 6 Taf. u. 4 Fig. Bonn, Cohen.

Inhalt: Abt. 1. WEILL, Über die leukozytären Elemente der Darmschleimhaut der Säugetiere. — WEILL, Über das regelmäßige Vorkommen von Myelozyten in der Milz des erwachsenen Menschen. — SCHMIDT, Über die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch. — SCHMIDT, Über Chromatophoren bei Insekten. — Abt. 2. BALLOWITZ, Über die Samenkörper der Libellen. 2. Die Spermien der Agrioniden.

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Hrsg. v. WILHELM ROUX. Bd. 45, H. 3. 10 Taf. u. 17 Fig. Berlin, Springer.

Inhalt: SPEMANN und FALKENBERG, Über asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. — PETERSEN, Über den Begriff des Lebens und die Stufen der biologischen Begriffsbildung. — GRÄFER, Mechanische Betrachtungen und Versuch über Zellform und Zellgröße. — STIEVE, Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle (*Colacus monedula*). — UHLENHUTH, Studien zur Linsenregeneration bei den Amphibien. 1. Ein Beitrag zur Depigmentierung der Iris, mit Bemerkungen über den Wert der Reizphysiologie.

Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Hrsg. v. GEORG RUGE. Bd. 50, 1916, H. 1. 10 Taf. u. 47 Fig. Leipzig, Engelmann.

1) Wünsche und Berichtigungen für die Literatur sind zu richten an Prof. HAMANN, Berlin NW, Staatsbibliothek.

2) Den im Jahre 1919 erschienenen Abhandlungen ist die Jahreszahl 1919 zugefügt.

Inhalt: DE BURLET, Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. 5. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten. — HAFFERL, Zur Entwicklungsgeschichte der Aortenbögen und der Kopfarterien von *Tarsius spectrum*. — STRACKER, Entwicklung der Kopfvenen beim Huhn bis zur Ausbildung der *Vena capitis lateralis*. — FLEISCHMANN, Die Kopffregion der Amnioten. Morphogenetische Studien (12. Forts.). — RUHWANDL, Die Entwicklung der Paukentasche beim Kanarienvogel (*Fringilla canaria*). DOHRER, Entwicklung der Paukentasche bei *Chelydra serpentina*. — RUHWANDL, Bemerkungen über die Entwicklung der Paukentasche bei der Hauskatze (*Felis domestica*). — FLEISCHMANN, Die Kopffregion der Amnioten. Morphogenetische Studien (13. Forts.). — STADELMANN, Die sog. Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. Kritische Studien an Embryonen des Schafes (*Ovis aries*) und des Schweines (*Sus domesticus*) und an einem Hundeembryo mit Lippenkiefergaumenspalte.

Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch. Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Hrsg. v. GEORG RUGE. Bd. 50, 1916, H. 2. 10 Taf. u. 47 Fig.

Inhalt: NISHI, Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen (genuinen) Rückenmuskeln (spino-dorsale Muskeln der tetrapoden Wirbeltiere). — WENIG, Über die *Cupulae terminales* in den Ampullen des häutigen Labyrinthes. — RUGE, Zur Frage der Nervenversorgung des Achselbogenmuskels.

— — Bd. 50, 1917, H. 3. 11 Taf. u. 37 Fig.

Inhalt: RUGE, Spaltung des linken Lappens einer menschlichen Leber in einen Stamm- und Seitenlappen. — AXT, Die Beugemuskeln der Hinterextremität von *Emys blandingi*. Ein Beitrag zur Phylogenie dieser Muskeln. — DE BURLET, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Cetaceen. — DE BURLET und CORRELE, Über Variationen des menschlichen *Musculus biceps brachii*. — SCHULTZ, Der *Canalis cranio-pharyngeus persistens* beim Menschen und bei den Affen. — RUGE, Zur Frage der Nervenversorgung des *Musculus sternalis*. — ZIETZSCHMANN, Betrachtungen zur vergleichenden Anatomie der Säugetierkrallen.

— — Bd. 50, 1919, H. 4. 2 Taf. u. 77 Fig.

Inhalt: FELBER, Anlage und Entwicklung des Maxillare und Praemaxillare beim Menschen. — FREY, Zur Entwicklung der menschlichen Unterzungenbeinmuskeln und der ihnen verbundenen Skeletteile (*Scapula*, Thorax, Kehlkopf). — FREY, *Musculus gastrocnemius tertius*. — DE BENOIT, Über den *M. palmaris brevis*, das *Ligamentum carpi transversum* und die *Retinacula cutis hypothenaris*. — KOSTER, Beitrag zur Kenntnis der Gesichtsmuskulatur der Sunda-Insulaner.

3. Methoden der Untersuchung und Aufbewahrung.

Georgi, A., Aus optischen und mechanischen Werkstätten. 11. Zur Verwendung flächenmessender Instrumente in der Mikrotechnik. 11 Fig. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, H. 3, S. 175—188.

Gräff, Siegfried, Die Anwendung neuerer histologischer Untersuchungsmethoden für das Auge. 1 Fig. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 41, 1918. S. 556—562.

Kronberger, Hans, Eine einfache Methode der Dunkelfeldbeleuchtung. Deutsche med. Wochenschr. Jg. 45, N. 24, S. 662—663.

Krugenberg, B., u. Tiefmann, E. Th., Weitere Mitteilungen über die Färbung WEP (Dioxychrom) und über zwei neue Trioxychrome. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, H. 3, S. 170—174.

Marinesco, G., Etudes histologiques sur les oxydases et les peroxydases. 2 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 10, S. 258—263.

- Mayer, P.**, Über die sogenannten Sublimatkristalle in mikroskopischen Präparaten. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, H. 3, S. 161—169.
- Roman, B.**, Über vitale Färbung von elastischen Fasern durch Thienyl-Pinolin-Carbonsäure, ihre Bedeutung, sowie ihre Beziehung zur Vitalfärbung anderer Gebilde. Corresp.-Bl. f. Schweizer Ärzte, Jg. 48, N. 49, S. 1638—1653.
- Uhlmann, Fr.**, Über eine neue Vitalfärbung. Corresp.-Bl. f. Schweizer Ärzte, Jg. 48, N. 50, S. 1665—1669.
- Walter, F. K.**, Untersuchungsmethoden des Nervensystems. Jahresber. üb. d. Leist. a. d. Geb. d. Neurol. u. Psych. Jg. 21, 1917, S. 1—3.

4. Allgemeines. (Topographie, Physiologie, Geschichte etc.)

- Adametz, L.**, Über Wesen und Ursprung der Domestikationsmerkmale bei Mensch und Tier. Sitzungsber. anthropol. Wien. Ges. Jg. 1917/18, S. 4—6.
- v. Arx, Max**, Zum Begriff von Formbildung und Formerhaltung im tierischen und menschlichen Organismus. Ballon- oder Ständertheorie? 8 Fig. Arch. f. Anthropol. N. F. Bd. 17, 1919, H. 1/2, S. 67—79.
- van den Broek, A. J. P.**, Iets over het natuurwetenschappelijk werk van Leonardo da Vinci (1452 — 2. Mai 1519). Nederl. Tijdschr. voor Geneesk. Jg. 63, 1. Helft, N. 18, S. 15555—1563.
- Corning, Prof. JULIUS KOLLMANN**, † 24. Juni 1918. Corresp.-Bl. f. Schweizer Ärzte Jg. 48, N. 50, S. 1685—1692.
- Correns, C.**, Die Konkurrenz der männlichen um die weiblichen Keimzellen und das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter. Die Naturwissenschaften Jg. 6, 1918, S. 277—280.
- Enderlen, EMIL GASSER** †. Deutsche med. Wochenschr. Jg. 45, N. 24, S. 663.
- Fischer, Eugen**, Die Zerstörung der Freiburger anatomischen Sammlung. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 48, 1917, N. 7/9, S. 73—74.
- Hoffmann, Hermann**, Zum Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. Med. Klinik Jg. 15, N. 24, S. 583—586.
- Johannsen, W.**, WEISMANN'S Keimplasma-Lehre. Die Naturwissenschaften. Jg. 6, 1918, S. 121—126.
- Lange, Fritz**, Neue Wege zur Verbesserung des medizinischen Unterrichts. Münch. med. Wochenschr. Jg. 66, 1919, N. 15, S. 421—423.
- van Leersum, HERMAN BOERHAAVE** (31. Dec. 1668—23. Sept. 1738). Discours. 1 Bildnis. Janus Année 23, 1918, Livr. 10/12, S. 193—206.
- Martin, R., J. DENIKER** †. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 49, N. 5/8, S. 58—60.
- Petersen, Hans**, Über den Begriff des Lebens und die Stufen der biologischen Begriffsbildung. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organ. Bd. 45, H. 3, S. 423—442.
- Scheurer, P.**, Zum Problem der Geschlechtsvorhersage. Corresp.-Bl. f. Schweizer Ärzte Jg. 48, N. 44, S. 1473—1483.
- Schwartz, L., KORBINIAN BRODMANN** †. Schweizer Arch. f. Neurol. u. Psych. Bd. 4, H. 1, S. 184.
- Toldt**, Nachruf auf Geheimrat Dr. C. RABL. Sitzungsber. anthropol. Ges. Wien. Jg. 1917/18, S. 14—15.
- Vogt, Oskar, KORBINIAN BRODMANN**. 1 Bildnis. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 24, H. 5/6, S. 1—10.

Wolz, Gertrud, Über die Lage des Ohrpunktes (der Ohrachse in Beziehung zum Schädel und zum Gehirn). Diss. med. Würzburg 1919. 8°.

5. Zellen- und Gewebelehre.

- Ballowitz, E.**, Über die Samenkörper der Libellen. 2. Die Spermien der Agrioleniden. 1 Taf. u. 4 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 2, H. 1, S. 1—136.
- Domingo, P.**, Origine des éléments sanguins de l'embryon humain. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 9, S. 331—332.
- Duboscq, O.**, Selysina perforans Dub. Description des stades connus du Sporozoaire de Stolonica avec quelques remarques sur le pseudovitellus des statoblastes et sur les cellules géantes. 1 Taf. u. 11 Fig. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 58., 1918, Fasc. 1, S. 1—53.
- Gräper, Ludwig**, Mechanische Betrachtungen und Versuche über Zellform und Zellgröße. 5 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, H. 3, S. 443—454.
- Greiner, Johanna**, Cytologische Untersuchungen bei der Gametenbildung und Befruchtung des Coccids Adelea ovata. (Vorl. Mitt.) 9 Fig. Biol. Zentralbl. Bd. 38, N. 12, S. 522—529.
- Guilliermond, A.**, Mitochondries et symbiotes. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 9, S. 309—312.
- Haberlandt, G.**, Zur Physiologie der Zellteilung. 3. Mitt. 8 Fig. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. Bd. 20, 1919, S. 322—348.
- Hammerschlag, R.**, Über den Kernbau der Leukozyten. 5 Taf. Folia haematol. Bd. 23, H. 3, S. 83—124.
- Kükenthal, W.**, Eireifung und Spermatogenese bei den Gorgonien. Zool. Anz. Bd. 50, N. 6/7, S. 164—166.
- Ladreyt, F.**, Le chondriome des cellules adipeuses. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 11, S. 375—377.
- Laguesse, E.**, Sur l'origine de la substance conjonctive amorphe. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, 1919, N. 7, S. 227—230.
- Laguesse, E.**, Mitochondries et symbiotes. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 10, S. 337—339.
- Lange, W.**, Untersuchungen über den Hämoglobingehalt, die Zahl und die Größe der roten Blutkörperchen, mit besonderer Berücksichtigung der Domestikationseinwirkung. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. Bd. 36, H. 4, S. 657—698.
- Mirande, Marcel**, Sur le chondriome, les chloroplastes et les corpuscules nucléolaires du protoplasme des Chara. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, 1919, N. 5, S. 282—286.
- Mirande, Marcel**, Sur la formation cytologique de l'amidon et de l'huile dans l'oogone des Chara. 1 Fig. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, 1919, N. 10, S. 528—529.
- Moser, Johannes**, Eireifung, Spermatogenese und erste Entwicklung der Alcyonarien. Zool. Anz. Bd. 50, N. 6/7, S. 159—164.
- Nageotte, J.**, Sur l'origine de la substance conjonctive. Réponse à E. LAGUESSE. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 8, S. 277—280.
- Petersen**, Über die Herkunft der Knochenfibrillen. Münch. med. Wochenschr. Jg. 66, N. 23, S. 633—634.
- Regaud, Cl.**, Mitochondries et symbiotes. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 7, S. 244—251.

- Rosenberg, Otto**, Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. 6 Fig. Arkiv för Bot. Bd. 15, 1917/18, N. 11, 16 S.
- Schmidt, W. J.**, Vollzieht sich Ballung und Expansion des Pigments in den Melanophoren von *Rana* nach Art amöboider Bewegungen oder durch intrazelluläre Körnchenströmung? 2 Fig. Biol. Zentralbl. Bd. 39, N. 2, S. 140—144.
- Schmidt, W. J.**, Über die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch. 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, H. 1, S. 93—117.
- Schmidt, W. J.**, Über Chromatophoren bei Insekten. 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, H. 1, S. 118—136.
- Senn, G.**, Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. 4, 5. 10 Fig. Zeitschr. f. Bot. Jg. 11, 1919, H. 3, S. 81—143.
- Weill, Paul**, Über die leukozytären Elemente der Darmschleimhaut der Säugetiere. Ein Beitrag zur Beurteilung der Granulationen in Leukozyten. 12. Forts. der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“. 2 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, H. 1, S. 1—81.
- Weill, Paul**, Über das regelmäßige Vorkommen von Myelozyten in der Milz des erwachsenen Menschen. 13. Forts. der „Studien über das Blut und die blutbildenden und -zerstörenden Organe“. 1 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, H. 1, S. 82—92.

6. Bewegungsapparat.

- Ritschl, A.**, Was sollte man von Bau und Tätigkeit des menschlichen Bewegungsapparats wissen? 13 Fig. Göttingen, Vandenhoeck & Ruprecht. 69 S. 8°. = Gesundheit u. Kraft, Flugschr. N. 3. 1,40 M.

a) Skelet.

- Bickel, B.**, Einige indonesische Schädel der RUDOLF VIRCHOW-Sammlung. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 49, 1917, H. 2/3, S. 89—108.
- Bittner, Georg**, Über angeborene Verletzungen am kindlichen Schädel. Diss. med. Würzburg 1918/19. 8°.
- de Burlet, H. M.**, Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. 5. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten. 7 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 1—18.
- de Burlet, H. M.**, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Cetaceen. 19 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 373—402.
- Felber, Paul**, Anlage und Entwicklung des Maxillare und Praemaxillare beim Menschen. 41 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1919, H. 4, S. 451 bis 499.
- Fürbringer, Max**, Über das Zungenbein der Reptilien. Bijdragen tot de dierkunde. Deel 21, 1919, Fest-Nummer z. 70. Geb. C. KERBERTS, S. 195—212.
- Klaatsch, Hermann †**, Das Schädelfragment der spätdiluvialen Fundstätte „Hohlerfels“ bei Nürnberg und seine rassenmorphologische Bedeutung. 5 Fig. Arch. f. Anthropol. N. F. Bd. 17, 1919, H. 1/2, S. 1—11.
- Lebedinsky, N. G.**, Untersuchungen zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers der Vögel. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses der Außenwelt auf den Organismus. 6 Fig. Rev. Suisse de Zool. T. 26, 1918, S. 127—146.

- Luxembourg, Heinrich**, Über angeborenen Mangel der beiden Kniescheiben. 1 Fig. Zeitschr. f. orthopäd. Chir. Bd. 38, H. 3/4, S. 559—564.
- Moreau, L.**, L'architecture du calcaneum en stéréoradiographie. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, N. 3, S. 185—188.
- Mummery, J. Howard**, On the Nerve End-Cells of the Dental Pulp. (Abstract.) Proc. R. Soc. of Med. Vol. 12, N. 3, Sect. of Odontol., S. 11—19.
- Pfeiffer, L.**, Die Feuerstein-Werkzeuge aus dem Fundplatz der Ehringsdorfer Unterkiefer. 34 Fig. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 49, 1917, H. 2/3, S. 65—85.
- Retterer, Ed.**, Le processus de l'ostéogénèse varie selon les conditions locales et générales. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, 1919, N. 4, S. 168—171.
- Schultz, Adolf**, Der Canalis cranio-pharyngeus persistens beim Menschen und bei den Affen. 3 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 417 bis 426.
- Schwarz, Walter**, Die Wirbel- und Metamerentheorie des Schädels. 2. Hauptteil: Zusammensetzung und Ableitung des Schädels der Wirbeltiere nach den Anschauungen OKENS, GOETHES und GEGENBAURS. Diss. med. Königsberg 1919. 8°.
- Vallois, Henry V.**, Sur quelques caractères du fémur du Pithécantrophe. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, N. 14, S. 739—741.
- Virchow, Hans**, Bemerkungen zu der Aussprache des Herrn WERTH gelegentlich meines Vortrages über die Ehringsdorfer Unterkiefer am 19. Mai 1917. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 49, 1917, H. 2/3, S. 86—88.
- Walkhoff**, Die phylogenetische Entwicklung und Ausbildung des menschlichen Kinnes. 1 Taf. u. 18 Fig. Arch. f. Anthropol. N. F. Bd. 17, 1919, H. 1/2, S. 12 bis 43.
- Wolz, Gertrud**, Über die Lage des Ohrpunktes (der Ohrachse in Beziehung zum Schädel und zum Gehirn). (S. Kap. 4.)
- b) Bänder, Gelenke, Muskeln, Mechanik.**
- Axt, Mary C.**, Die Beugemuskeln der Hinterextremität von *Emys blandingi*. 8 Taf. u. 3 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 351—372.
- de Benoit, P.**, Über den *M. palmaris brevis*, das *Ligamentum carpi transversum* und die *Retinacula cutis hypothenaris*. 6 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1919, H. 4, S. 531—549.
- de Burlet, H. M.**, und **Correljé, J.**, Über Variationen des menschlichen *Musculus biceps brachii*. 2 Taf. u. 9 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 403—416.
- Frey, Hedwig**, Zur Entwicklung der menschlichen Unterzungenbeinmuskeln und der ihnen verbundenen Skeletteile (*Scapula*, *Thorax*, *Kehlkopf*). 9 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1919, H. 4, S. 501—516.
- Frey, Hedwig**, *Musculus gastrocnemius tertius*. 12 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1919, H. 4, S. 517—530.
- Koster, J. J. J.**, Beitrag zur Kenntnis der Gesichtsmuskulatur der Sunda-Inulaner. 2 Taf. u. 9 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1919, H. 4, S. 551—600.
- Masmonteil, Fernand**, Déplacements de l'humérus dans les mouvements de pronation et de supination. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 8, S. 275—277.

- Nishi, Seibo**, Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen (genuinen) Rückenmuskeln. (Spino-dorsale Muskeln der tetrapoden Wirbeltiere.) 3 Taf. u. 26 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 2, S. 167—318.
- Petit, G.**, Remarques sur la morphologie du centre phrénique. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, 1919, N. 8, S. 417—419.
- Ruge, G.**, Zur Frage der Nervenversorgung des Achselbogenmuskels. 1 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 341—343.
- Ruge, G.**, Zur Frage der Nervenversorgung des Musculus sternalis. 1 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 427—432.

7. Gefäßsystem.

- Anthony, R.**, Recherches sur le développement de la circulation chez l'Épinoche (*Gasterosteus gymnurus* Cuv.). 1 Taf. u. 31 Fig. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 57, 1918, Fasc. 1, S. 1—45.
- Blum, Ernst**, Die Querschnittsbeziehungen zwischen Stamm und Ästen im Arteriensystem. 6 Fig. PFLÜGERS Arch. f. Physiol. Bd. 175, 1919, H. 1/2, S. 1 bis 19.
- Döring, Heinrich Otto Konrad**, Beiträge zur Kenntnis der angeborenen Herzfehler. Diss. med. Leipzig 1918. 8^o.
- Dustin, A. P.**, A propos d'une note récente de M. J. JOLLY sur „les organes lymphoïdes céphaliques des Batraciens“. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 9, S. 282 bis 283.
- Hafferl, Anton**, Zur Entwicklungsgeschichte der Aortenbögen und der Kopfarterien von *Tarsius spectrum*. 2 Taf. u. 1 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 19—48.
- Lipshutz, Benjamin**, A composite Study of the hypogastric Artery and its Branches. 11 Fig. Ann. of Surgery Vol. 67, 1918, N. 5, S. 584—608.
- Stracker, O.**, Entwicklung der Kopfvenen beim Huhn bis zur Ausbildung der Vena capitis lateralis. 2 Taf. u. 8 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 49—71.
- Weill, Paul**, Über die leukozytären Elemente der Darmschleimhaut der Säugetiere. (S. Kap. 5.)
- Weill, Paul**, Über das regelmäßige Vorkommen von Myelozyten in der Milz des erwachsenen Menschen. (S. Kap. 5.)

8. Integument.

- Bolk, L.**, Das Haarkleid eines Fetus vom Chimpanse. 8 Fig. Bijdragen tot de dierkunde, Deel 21, 1919, Fest-Nummer z. 70. Geb. C. KERBERTS, S. 57—65.
- ***Gugnoni, Cesare**, Vererbung, Ursachen und Bedeutung der weißen Flecken des Haarkleides bei den Pferden. Giornale d'Ippologia Jg. 30, 1917, N. 17, 18, 19, 20.
- Kruimel, J. H.**, Onderzoekingen van veeren bij hoenderachtige vogels. 4 Taf. u. 4 Fig. Bijdragen tot de dierkunde, Afl. 20, 1916, St. 2, 93 S.
- Laguesse, E.**, Sur la structure des papilles et de la couche superficielle du derme chez l'homme. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 12, S. 435—438.

- Laguesse, E.**, Sur la membrane vitrée basale sous-épidermique. 9 Fig. *Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 12, S. 438—441.*
- Paulsen, Jens**, Die Pigmentarmut der nordischen Rasse, eine konstitutionelle Abartung infolge Domestikation. *Korresp.-Bl. d. D. G. f. Anthropol. Jg. 49, 1918, N. 1/4, S. 12—25.*
- Zietzschmann, Otto**, Betrachtungen zur vergleichenden Anatomie der Säugertierkrallen. 1 Taf. *GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 433 bis 450.*

9. Darmsystem.

- Spemann, Hans, und Falkenberg, Hermann †**, Über asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. 3 Taf. u. 5 Fig. *Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organ. Bd. 45, H. 3, S. 371—422.*

a) Atmungsorgane.

- Müller, Heinrich**, Über Lappungsanomalien der Lungen, insbesondere über einen Fall von trachealer Nebenlunge. 5 Fig. *VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. Bd. 225, H. 3, S. 284—299.*

b) Verdauungsorgane.

- Harvey, Samuel Clark**, Congenital Variations in the peritoneal Relations of the ascending Colon, Caecum, Appendix and terminal Ileum. 25 Fig. *Ann. of Surgery Vol. 67, N. 6, S. 641—686.*
- Ruge, Georg**, Spaltung des linken Lappens einer menschlichen Leber in einen Stamm- und Seitenlappen. 2 Fig. *GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 345—350.*
- Stadelmann, F.**, Die sogenannten Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. Kritische Studien an Embryonen des Schafes (*Ovis aries*) und des Schweines (*Sus domesticus*) und an einem Hundeembryo mit Lippenkieferraumspalte. 3 Taf. u. 14 Fig. *GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 115—165.*
- Weill, Paul**, Über die leukozytären Elemente der Darmschleimhaut der Säugtiere. Ein Beitrag zur Beurteilung der Granulationen in Leukozyten. (S. Kap. 5.)

10. Harn- und Geschlechtsorgane.

a) Harnorgane.

- Dehoff, E.**, Über die arteriellen Zuflüsse der Kapillaren in der Nierenrinde des Menschen. 1 Fig. *Münch. med. Wochenschr. Jg. 66, N. 14, S. 396.*

b) Geschlechtsorgane.

- Ballowitz, E.**, Über die Samenkörper der Libellen. 2. Die Spermien der Agrioiden. (S. Kap. 5.)
- Boulenger, G. A.**, Un cas intéressant de dimorphisme sexuel chez un Serpent africain (*Bothrolycus ater* GÜNTHER). *Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, N. 13, S. 666—669.*
- Dantan, J. L.**, La structure de la mésogléa et l'origine des cellules sexuelles du *Parantipathes larix* (ESPER). La question du feuillet moyen chez les Coelentérés. *Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, N. 12, S. 629—631.*

- Guilera, Louis**, Examen des connaissances sur l'origine du follicule de GRAAF. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, N. 9, S. 332—335.
- Kükenthal, W.**, Eireifung und Spermatogenese bei den Gorgonien. (S. Kap. 5.)
- Moser, Johannes**, Eireifung, Spermatogenese und erste Entwicklung der Aleyonarien. (S. Kap. 5.)
- Stieve, H.**, Das Verhältnis der Zwischenzellen zum generativen Anteil im Hoden der Dohle (Colaeus monedula). 1 Taf. u. 7 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, H. 3, S. 455—497.
- Wernicke, Walter**, Über die Eibildung der Ascidien. 3 Taf. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 41, H. 2, S. 113—174.

11. Nervensystem und Sinnesorgane.

a) Nervensystem (zentrales, peripheres, sympathisches).

- Betchov, N.**, Essai sur la segmentation branchiale des nerfs craniens. 2 Fig. Rev. Suisse de Zool. T. 26, 1918, S. 233—244.
- Brunner, Hans**, Bemerkungen zum Aufbau des Hirnstammes der Cetaceen mit besonderer Berücksichtigung der unteren Olive. 7 Fig. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 24, H. 5/6, S. 138—165.
- Brunner, Hans, und Spiegel, Ernst Adolf**, Vergleichend-anatomische Studien am Hapalidengehirn. 12 Fig. Folia neuro-biol. Bd. 11, N. 2, S. 171—203.
- van der Horst, C. J.**, Das Kleinhirn der Crossopterygii. 7 Fig. Bijdragen tot de dierkunde. Fest-Nummer z. 70. Geb. C. KERBERTS, S. 113—118.
- Ingvar, Sven**, Zur Phylo- und Ontogenese des Kleinhirns. 84 Fig. Folia neuro-biol. Bd. 11, N. 2, S. 205—495.
- Kappers, C. U. Ariëns**, Die Bildung von Bogenfasern als primäre Reflexbahn der vitalen (protopathischen) Empfindungen. Bijdragen tot de dierkunde. Deel 21, 1919, Fest-Nummer z. 70. Geb. C. KERBERTS, S. 145—149.
- Küenzi, Walter**, Versuch einer systematischen Morphologie des Gehirns der Vögel. 7 Taf. Rev. Suisse de Zool. T. 26, S. 17—111.
- Mumery, J. Howard**, On the Nerve End-Cells of the Dental Pulp. (S. Kap. 6 a.)
- Ruge, G.**, Zur Frage der Nervenversorgung des Achselbogenmuskels. (S. Kap. 6b.)
- Ruge, G.**, Zur Frage der Nervenversorgung des Musculus sternalis. (S. Kap. 6 b.)
- Schaffer, Karl**, Über einige Bahnen des menschlichen Rhombencephalons. 23 Fig. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Orig.-Bd. 46, H. 1/2, S. 60—94.
- Schaffer, Karl**, Beiträge zur Morphologie des Rhombencephalons. 6 Fig. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Orig.-Bd. 46, H. 1/2, S. 95—110.
- Schwartz, L.**, Über die Entwicklung der Kopfganglien und des Kopfsympathicus bei der Forelle. 2 Taf. Folia neuro-biol. Bd. 11, N. 1, S. 37—57.
- Török, Sarah**, Über eine echtes PICK'sches Bündel. 4 Fig. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Orig.-Bd. 46, H. 1/2, S. 124.
- de Villaverde, J. M.**, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Balkens. 16 Fig. Schweizer Arch. f. Neurol. u. Psych. Bd. 4, H. 1, S. 45—88.
- Walter, F. K.**, Anatomie des Nervensystems. Jahresber. üb. d. Leist. a. d. Geb. d. Neurol. u. Psych. Jg. 21, 1917, S. 4—26.
- Walter, F. K.**, Untersuchungsmethoden des Nervensystems. (S. Kap. 3.)

Winkler, C., Anatomie du système nerveux. Une tentative de grouper en système fonctionnel les voies et les centres, de localisation diverse, par lesquels les diverses impressions sensorielles peuvent se traduire en réactions réflexes. 1. partie. Les appareils nerveux de l'olfaction, de la vision, de la sensibilité générale, du goût. Harlem, Erven F. Bohn, 1918. XVI, 435 S. 4°. Manuel de Neurologie T. 1. L'anatomie du système nerveux = Cornelis Winkler, Opera omnia T. 6.

b) Sinnesorgane.

Abelsdorff, G., Zur Frage der Existenz gesonderter Pupillarfasern im Sehnerven. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 52, 1919, S. 170—175.

Bogendorfer, Ludwig, Über die Beziehungen der Tränenwege zu der Nase. Diss. med. Würzburg 1919. 8°.

Dohrer, Johann, Die Entwicklung der Paukentasche bei *Chelydra serpentina*. 1 Taf. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 103—107.

Gräff, Siegfried, Die Anwendung neuerer histologischer Untersuchungsmethoden für das Auge. (S. Kap. 3.)

Hasselmann, Die Bedeutung des Tarsus palpebrae und das mechanistische Prinzip des Lidschlags. 5 Fig. Arch. f. Augenheilk. Bd. 84, H. 1/2, S. 45—50.

van der Hoeve, J., Die Bedeutung des Gesichtsfeldes für die Kenntnis des Verlaufs und der Endigung der Sehnervenfasern in der Netzhaut. 8 Fig. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 98, 1919, H. 3/4, S. 243—251.

Koepe, Leonhard, Das biophysikalisch-histologische Verhalten der lebenden Augengewebe unter normalen und pathologischen Bedingungen im polarisierten Lichte der GULLSTRAND'schen Nernstspaltlampe. 1. Teil. Die Theorie und Wirkungsweise der Spaltlampenuntersuchung der lebenden Augengewebe im polarisierten Licht. 1 Taf. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 98, 1919, H. 2, S. 171—210.

Koepe, Leonhard, Die Mikroskopie des lebenden Augenhintergrundes im fokalen Lichte der GULLSTRAND'schen Nernstspaltlampe. 3. 1 Taf. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 99, 1919, H. 1, S. 58—78.

Nordenson, J. W., Über die Durchlässigkeit der vorderen Grenzschicht des Glaskörpers beim Menschen in verschiedenen Lebensaltern. 1 Fig. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 37, H. 4/6, S. 216—240.

Ohm, Joh., Über die Beziehungen der Augenmuskeln zu den Ampullen der Bogengänge beim Menschen und Kaninchen. 2 Taf. u. 3 Fig. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 62, S. 289—315.

Reed, H. D., The Sound-Transmitting Apparatus in *Necturus*. 6 Fig. Anat. Record Vol. 9, 1915, N. 7, S. 581—590.

Ruhwandl, Gottfried, Die Entwicklung der Paukentasche beim Kanarienvogel (*Fringilla canaria*). 2 Taf. u. 17 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 75—102. (Abh. 18 von FLEISCHMANN, Morphogen. Stud., 12. Forts.)

Ruhwandl, Gottfried, Bemerkungen über die Entwicklung der Paukentasche bei der Hauskatze (*Felis domestica*). 17 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 108—112.

Uhlenbuth, Eduard, Studien zur Linsenregeneration bei den Amphibien. 1. Ein Beitrag zur Depigmentierung der Iris, mit Bemerkungen über den Wert der Reizphysiologie. 6 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, H. 3, S. 498—570.

- Vogt, Alfred**, Der hintere Linsenchagrin bei Verwendung der GULLSTRAND'schen Spaltlampe. 2 Fig. Klin. Monatsbl. f. Augenheilk. Bd. 62, 1919, S. 396—400.
- Wenig, Jaromir**, Über die Cupulae terminales in den Ampullen des häutigen Labyrinthes. 1 Taf. u. 4 Fig. GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1917, H. 3, S. 319—340.
- Wotzilka, Gustav**, Zur Kenntnis des kongenitalen Defektes des statischen Labyrinthes. Beitr. z. anat. Physiol. d. Ohres, Nase u. Halses Bd. 11, 1919, H. 4/6, S. 220—223.

13 a. Entwicklungsgeschichte.

- Bujard, Eug.**, Sur un cas d'encephaloschisis et le modelage céphalique de l'embryon des Mammifères. 2 Taf. u. 14 Fig. Rev. Suisse de Zool. T. 26, 1918, S. 245—307.
- de Burlet, H. M., Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. 5. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten. (S. Kap. 6 a.)
- de Burlet, H. M., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule der Cetaceen. (S. Kap. 6 a.)
- Dohrer, Johann, Die Entwicklung der Paukentasche bei *Chelydra serpentina*. (S. Kap. 11 b.)
- Felber, Paul, Anlage und Entwicklung des Maxillare und Praemaxillare beim Menschen. (S. Kap. 6 a.)
- Fleischmann, A., Die Kopfreion der Amnioten. Morphogenetische Studien (12. Forts.); (13. Forts.). GEGENBAURS Morphol. Jahrb. Bd. 50, 1916, H. 1, S. 73—74; S. 113—114.
- Frey, Hedwig, Zur Entwicklung der menschlichen Unterzungenbeinmuskeln und der ihnen verbundenen Skeletteile. (S. Kap. 6 b.)
- Hafferl, Anton, Zur Entwicklungsgeschichte der Aortenbögen und der Kopfarterien von *Tarsius spectrum*. (S. Kap. 7.)
- Hubrecht, A. A. W., Beiträge zur Ontogenie der Säugetiere. Früheste Entwicklungsstadien und Placentation von *Galeopithecus*. Bearb. v. DAN. DE LANGR jr. 13 Taf. (Mededeel. Embryol. Inst. van het HUBRECHT-Fonds. N. 1. Verhandel. K. Akad. van wetensch. Amsterdam (2. sectie) Deel 16, N. 6). Amsterdam, Müller, 1919. 39 S. 8°. 12 M.
- de Lange, Daniel jr., Contribution to the knowledge of the Placentation of the Cape Goldmole (*Chrysochloris*). 4 Taf. Bijdragen tot de dierkunde. Deel 21, 1919, Fest-Nummer z. 70. Geb. C. KERBERTS, S. 161—173.
- Lebedinsky, N. G., Untersuchungen zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers der Vögel. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses der Außenwelt auf den Organismus. (S. Kap. 6 a.)
- Ruhwandl, Gottfried, Die Entwicklung der Paukentasche beim Kanarienvogel (*Fringilla canaria*). (S. Kap. 11 b.)
- Ruhwandl, Gottfried, Bemerkungen über die Entwicklung der Paukentasche bei der Hauskatze (*Felis domestica*). (S. Kap. 11 b.)
- Schwartz, L., Über die Entwicklung der Kopfganglien und des Kopfsympathicus bei der Forelle. (S. Kap. 11 a.)
- Soulier, A., La croix et la rosette chez *Protula Meilhaci*. 1 Fig. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 57, 1918, Notes et Rev. N. 1, S. 14—20.

- Spek, Josef**, Studien über den Mechanismus der Gastrulainvagination. 2 Fig. Biol. Zentralbl. Bd. 39, 1919, N. 1, S. 13—23.
- Spek, Josef**, Die amöboiden Bewegungen und Strömungen in den Eizellen einiger Nematoden während der Vereinigung der Vorkerne. 15 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 2, S. 217—255.
- Stadelmann, F.**, Die sogenannten Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. (S. Kap. 9 b.)
- Stracker, O.**, Entwicklung der Kopfvenen beim Huhn bis zur Ausbildung der Vena capitis lateralis. (S. Kap. 7.)
- Toldt, K. jun.**, Bemerkungen über einen Fetus von Hippopotamus amphibius L. und über einen 9 Monate alten Elephas maximus L. 8 Fig. Zool. Anz. Bd. 50, N. 3/4, S. 66—91.
- de Villaverde, J. M.**, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Balkens. (S. Kap. 11 a.)

13 b. Experimentelle Morphologie und Entwicklungsgeschichte.

- Herlant, M.**, Comment agit la solution hypertonique dans la parthénogénèse expérimentale (Méthode de LOEB)? 1. Origine et signification des asters accessoires. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 57, Fasc. 5, S. 511—533.
- Kammerer, Paul**, Vererbung erzwungener Formveränderungen. 1. Mitt.: Die Brunftschwiele des Alytes-Männchens aus „Wassereiern“. (Zugleich: Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen, 5. Mitt.). 2 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 323—370.
- Konopacki, M.**, Untersuchungen über die Einwirkung verdünnten Seewassers auf verschiedene Entwicklungsstadien der Echinoideen (*Strongylocentrotus lividus*). 4 Taf. u. 5 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 2, S. 337 bis 395.
- Milewski, Aug. Wilh.**, Über **TORNIERS** experimentelle Untersuchungen über das Entstehen pathologischer Verbildungen bei Tieren sowie weiteres über experimentelles Erzielen von monströsen Goldfischarten. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 3/4, S. 472—498.
- Moldovan, J.**, Abhängigkeit der Giftwirkung von der Stoffwechseleigenart und der Stoffwechselintensität der Zelle. Atoxyluntersuchungen an Seeigeleiern. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel Bd. 22, 1914, N. 6, S. 175—190.
- Przibram, Hans**, Tierische Regeneration als Wachstumsbeschleunigung. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 1—38.
- Przibram, Hans**, Fangbeine als Regenerate (zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen, 9. Mitt., und Homoeosis bei Arthropoden, 4. Mitt.). 3 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 39—51.
- Przibram, Hans**, Fußglieder an Käferfühlern (zugleich: Homoeosis bei Arthropoden, 5. Mitt.) 1 Taf. u. 5 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 52—68.
- Przibram, Hans**, Regeneration beim Hautflügler *Cimbex axillaris* Panz. (zugleich: Homoeosis bei Arthropoden 6. Mitt.). 1 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, 1919, H. 1/12, S. 69—82.

- Przibram, Hans**, Ursachen tierischer Farbkleidung. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 199—259.
- Przibram, Hans**, Über experimentelle Vererbungsforschung. Sitzungsber. anthropol. Ges. Wien Jg. 1917/18, S. 47—51.
- Przibram, Hans**, u. **Brecher, Leonore**, Ursachen tierischer Farbkleidung. 1. Vorversuche an Extrakten. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 83—198.
- Przibram, Hans**, u. **Dembowski, Jan**, Konservierung der Tyrosinase durch Luftabschluß (zugleich: Ursachen tierischer Farbkleidung 3). 1 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, 1919, H. 1/2, S. 260—272.
- Sand, Knud**, Experimenteller Hermaphroditismus. (Vorl. Mitt.) Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 173, H. 1/3, S. 1—7.
- Stieve, H.**, Über experimentell, durch veränderte äußere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (*Gallus domesticus*). 10 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 3/4, S. 530—588.
- v. **Ubisch, G.**, Kritische Betrachtungen zur Hypothese der primären und sekundären Koppelung. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre. Bd. 19, H. 3, S. 193—201.

14. Mißbildungen.

- Aberhalden, Emil**, Das Problem der Möglichkeit der Zurückführung bestimmter intrauterin entstehender Mißbildungen auf das Versagen gewisser mütterlicher oder auch fötaler Inkretionsorgane. Arch. f. Psych. u. Nervenkr. Bd. 59, H. 2/3, S. 506—508.
- Bujard, Eug.**, Sur un cas d'encephalochisis et le modelage céphalique de l'embryon des Mammifères. (S. Kap. 13 a.)
- Fortuyn, C. E. Droogleever,** Une anguille dont l'oeil gauche se trouve dans la mâchoire inférieure. 6 Fig. Tijdschr. d. Nederl. dierk. Vereen., Ser. 2, Deel 16, Afl. 2/3, S. 271—280.
- Harvey, Samuel Clark**, Congenital Variations in the peritoneal Relations of the ascending Colon, Caecum, Appendix and terminal Ileum. (S. Kap. 9 b.)
- Hubrecht, A. A. W.**, Beiträge zur Ontogenie der Säugetiere. (S. Kap. 13 a.)
- Patzelt, Viktor**, Über verschiedene Mißbildungen beim Frosch, zugleich ein Beitrag zur Histologie und Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates. 1 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 44, H. 2, S. 256—290.
- Pok, Josef**, Über einen *Acardius amorphus*. 10 Fig. Arch. f. Gynäkol. Bd. 110, H. 3, S. 767—792.
- Pürekhauer, Friedrich Rudolph**, Thorakopagi mit anscheinend verschiedenem Geschlecht (Pseudohermaphroditismus masculinus). Diss. med. Erlangen 1919. 8^o.
- Roberts, John B.**, Congenital Clefts of the Face. 15 Fig. Ann. of Surgery Vol. 67, 1918, N. 1, S. 110—114.
- Spemann, Hans**, und **Falkenberg, Hermann** †, Über asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. (S. Kap. 9.)

Wotzilka, Gustav, Zur Kenntnis des kongenitalen Defektes des statischen Labyrinthes. (S. Kap. 11 b.)

15. Physische Anthropologie.

- Bickel, B., Einige indonesische Schädel der RUDOLF VIRCHOW-Sammlung. (S. Kap. 6 a.)
- Birkner, F., HAUSERS Micoquien. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 49, 1918, N. 1/4, S. 7—12.
- Boas, Franz, Hrdlička, Aleš, Tozzer, Alfred M., Anthropological Research. Science N. S. Vol. 49, N. 1270, S. 426—427.
- Fritsch, Gustav, Die Anthropoiden und die Abstammung des Menschen. 3 Taf. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 50, H. 1, S. 1—11.
- Hausen, Fred. Emil, Einfluß feuchter Lagerung auf Schädel. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 48, 1917, N. 7/9, S. 69.
- Jahresbericht der Cölnner Anthropologischen Gesellschaft. 5 Fig. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 48, 1917, N. 10/12, S. 75—95.
- Kießling, Franz, Die Aurignacienstation im Gruebgraben bei Kammern in Niederösterreich. 3 Taf. u. 10 Fig. Mitt. d. anthropol. Ges. Wien Bd. 48, H. 6, S. 229—246.
- Kollmann, J., Zur Anthropologie der Juden. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 48, 1917, N. 1/3, S. 1—5.
- Kollmann, J., Die Ungarn. Eine anthropologische Skizze. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 49, 1917, H. 1, S. 1—9.
- v. Lenhossek, M., Die Zahnkaries einst und jetzt. 7 Fig. Arch. f. Anthropol. N. F. Bd. 17, H. 1/2, S. 44—66.
- Paulsen, Jens, Die Pigmentarmut der nordischen Rasse, eine konstitutionelle Abartung infolge Domestikation. (S. Kap. 8.)
- Pfeiffer, L., Die Feuerstein-Werkzeuge aus dem Fundplatz der Ehringsdorfer Unterkiefer. (S. Kap. 6 a.)
- Pösch, R., 4. Bericht über die von der Wiener anthropologischen Gesellschaft in den K. u. K. Kriegsgefangenenlagern veranlaßten Studien. 4 Fig. Mitt. anthropol. Ges. Wien Bd. 48, 1918, H. 1/3, S. 146—161.
- Schürer von Waldheim, Hella, Vorgeschichtliche menschliche Funde aus Stillfried. 1 Taf. u. 7 Fig. Mitt. d. anthropol. Ges. Wien Bd. 48, H. 6, S. 247—263.
- Schwroerer, Margarete, Zur Kraniologie der Malayen. 7 Fig. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 49, 1918, N. 9/12, S. 76—79.
- Stolyhwo, Kazimierz, Die Anthropologie und ihre Einteilung. 1 Fig. Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 48, 1917, N. 7/9, S. 56—61.
- Szombathy, Josef, Über relative Schädelmaße und ihre Anwendung. Mitt. anthropol. Ges. Wien Bd. 48, 1918, H. 4/5, S. 177—207.
- Thurnwald, Vorläufiger Bericht über Forschungen im Innern von Deutsch-Neuguinea in den Jahren 1913—1915. 29 Fig. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 49, 1917, H. 2/3, S. 147—179.
- Virchow, Hans, Bemerkungen zu der Aussprache des Herrn WERTH gelegentlich meines Vortrages über die Ehringsdorfer Unterkiefer am 19. Mai 1917. (S. Kap. 6 a.)

Werth, Emil, Der tertiäre Mensch (zur Eolithen- und Vormenschenfrage). Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 49, 1917, H. 4/6, S. 204—205.

Weninger, Josef, Über die Verbreitung vorderasiatischer Rassenmerkmale. Sitzungsber. anthropol. Ges. Wien, Jg. 1917/18, S. 41—44.

16. Wirbeltiere.

Abel, Othenio, Die alttertiären Primaten Europas. 13 Fig. Die Naturwissenschaften Jg. 6, S. 281—285; S. 295—300.

v. Ammon, Ludwig, Tertiäre Vogelreste von Regensburg und die jung-miocäne Vogelwelt. 10 Fig. München, Riedel. III, 70 S. 8^o. 4 M. (S.-A. aus: Abh. naturw. Ver. Regensburg, H. 12.)

Antonius, Otto, Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Hipparion und Equus. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungsl. Bd. 20, H. 4, S. 273—295.

Antonius, Otto, Die Abstammung des Hauspferdes und des Hausesels. Die Naturwissenschaften Jg. 6, S. 13—18; S. 32—34.

Bolk, L., Das Haarkleid eines Fetus vom Chimpanse. (S. Kap. 8.)

Büttikofer, J. Die Kurzschwanzaffen von Celebes. 12 Taf. u. 10 Fig. Zool. Mededeelingen Deel 3, Afl. 1, S. 1—86.

Chaine, J., Remarques sur la métamérie des Vertébrés. Compt. rend. Acad. Sc. T. 167, N. 20, S. 733—736.

Hay, O. P., On some Proboscideans of the State of New York. Science N. S. Vol. 49, N. 1268, S. 377—379.

Joleand, L., Sur les migrations à l'époque néogène des Hipparion, des Hippotraginés et des Tragélaphinés. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, N. 6, S. 310—312.

Joleaud, L., Relations entre les migrations du genre Hipparion et les connexions continentales de l'Europe, de l'Afrique et de l'Amérique au Miocène supérieur. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, N. 3, S. 177—179.

Kahn, R. H., Ein neues Geschlechtsmerkmal bei den Fröschen, seine anatomische Grundlage und seine biologische Bedeutung. Zool. Anz. Bd. 50, N. 6/7, S. 166—169.

Klaatsch, Hermann†, Das Schädelfragment der spätdiluvialen Fundstätte „Hohler Fels“ bei Nürnberg und seine rassenmorphologische Bedeutung. (S. Kap. 6 a.)

Moodie, Roy L., Some recent Studies on fossil Amphibia. American Naturalist Vol. 49, 1915, N. 582, S. 369—376.

Peyer, Bernhard, Über Ceratodusfunde aus dem Kanton Schaffhausen. Verh. Schweizer. Nat. Ges., Jahresvers. 99, 1917, S. 266—267.

Pruvost, Pierre, Les Poissons fossiles du terrain houiller du nord de la France. Compt. rend. Acad. Sc. T. 167, N. 26, S. 1041—1043.

Siebenrock, F., Testudo kalksburgensis Toulou aus dem Leithagebirge. 1 Taf. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst. Bd. 64, 1914, H. 1/2, S. 357—362.

Stefanescu, Sabba, Sur la phylogénie de l'Elephas africanus. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, 1919, N. 2, S. 97—99.

Stegelin, Th., Mammut, Moschusochse und andere diluviale Säugetiere aus der Umgebung von Olten. Verh. Schweizer. Nat. Ges., Jahresvers. 99, 1917, S. 268 bis 269.

- Stromer, Ernst**, Die Entdeckung und die Bedeutung der Land und Süßwasser bewohnenden Wirbeltiere im Tertiär und in der Kreide Ägyptens. Zeitschr. d. Deutsch. Geol. Ges. Bd. 68, 1916, ersch. 1917, H. 4, S. 397—425.
- Stromer, Ernst, und Peyer, B.**, Über rezente und triassische Gebisse von Ceraton-tidae. 4 Taf. u. 6 Fig. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., Abh., Bd. 69, 1917, S. 1—80.
- Studer, Th.**, Tertiäre Säugetiere Afrikas und Asiens. Mitt. naturf. Ges. Bern 1915, Sitzungsber. S. 13—22.
- Vallois, Henry V.**, Sur quelques caractères du fémur du Pithécantrope. (S. Kap. 6 a.)
- Walkhoff**, Die phylogenetische Entwicklung und Ausbildung des menschlichen Kinnes. (S. Kap. 6 a.)
- Walther, Joh.**, Über Chirotherium. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., Monatsber., Bd. 69, 1917, ersch. 1918, N. 5/7, S. 181—184.
- Werth, E.**, Ein spätglazialer Dammhirsch von Groß-Wusterwitz. 1 Fig. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges., Monatsber., Bd. 69, 1917 (ersch. 1918), N. 8/12, S. 237 bis 239.
- Werth, E.**, Parapithecus, ein primitiver Menschenaffe. 7 Fig. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde 1918, N. 9/10, S. 327—345.
- Wilruth, Karl**, Die Fährten von Chirotherium. 5 Fig. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 86, H. 5/6, S. 395—433.
- v. Zittel, Karl**, Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). Neubearb. v. F. BROILI u. M. SCHLOSSER. 2. Abt. Vertebrata. 3 verb. u. verm. Aufl. 769 Fig. München, Oldenbourg, 1918. VIII, 675 S. 8°. 25 M.

Abgeschlossen am 24. Juli 1919.

Literatur 1919¹⁾.

Von Prof. Dr. OTTO HAMANN, Oberbibliothekar an der Staatsbibliothek
in Berlin.

1. Lehr- und Handbücher. Bilderwerke.

- v. Bardeleben, Karl, Die Anatomie des Menschen. 2. Teil. Das Skelett. 3. Aufl. 53 Fig. 106 S. 5. Teil. Nervensystem und Sinnesorgane. 2. Aufl. 49 Fig. 89 S. Leipzig, Teubner. 8°. Aus Natur und Geisteswelt Bd. 419 u. 422.
- Broesike, G., Repetitorium anatomicum. 1 Taf. u. 73 Fig. Berlin, Verein. wiss. Verl. XII, 344 S. 8°. 20 M.
- Buchanan, A. M., Manual of Anatomy Systematic and Practical, including Embryology. 677 Fig. London, Baillière, Tindall & Co. XII, 1743 S. 8°. 30 s.
- Kerr, J. Graham, Text-book of Embryology. Vol. 2. Vertebrata, with the Exception of Mammalia. London, Macmillan & Co. 591 S. 31 s.
- Lillie, Frank R., and Moore, Carl R., A Laboratory Outline of Embryology: with special Reference to the Chick and the Pig. Chicago, Univ. Press. 66 S. 35 cents.
- Michaelis, L., Kompendium der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit Berücksichtigung der Wirbeltiere. 2 Taf. u. 54 Fig. 8. Aufl. Leipzig, Thieme. 166 S. 8°. 8,50 M.
- Niemann, G., und Honigmann, H. L., Zoologisches Wörterbuch. Sprachl. u. sachl. Erklärung d. wissenschaftl. Namen u. Fachausdrücke unt. Berücks. d. Anatomie des Menschen. Osterwieck, Zickfeldt. IV. 221 S. 8°. 11 M.
- Pohl, Leander, Atlas normal-histologischer Zupfpräparate. Ein Leitfaden für Studierende. 12 Taf. 12 Oleaten u. 11 Fig. Wien, Šafář. 52 S. 8°. 10 M.
- Rauber-Kopsch, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. In 6 Abteil. 2. Abt.: Knochen, Bänder. 43 z. Teil farb. Fig. 3. Abt.: Muskeln, Gefäße. 401 Fig. 11. verm. u. verb. Aufl. Leipzig, Thieme. IV, 347 S.; VII, 513 S. 8°. 15 u. 26 M.
- Tandler, Julius, Lehrbuch der systematischen Anatomie. Bd 1. M. farb. Fig. Leipzig, Vogel. 462 S. 20 M.
- Toldt, Carl, Anatomischer Atlas für Studierende und Ärzte u. Mitw. von ALOIS DALLA ROSA. 10. Aufl. Bd. 1. Die Gegenden des menschl. Körpers. Knochenlehre. Muskellehre. 640 Fig. Berlin, Wien, Urban & Schwarzenberg. VII. 399 S. 8°. 31 M.

2. Zeit- und Gesellschaftsschriften.

- Anatomische Hefte. Abt. 1. Arbeiten aus anatomischen Instituten. Hrsg. v. FR. MERKEL u. R. BONNET. Bd. 57. 7 Taf. u. Fig. (Festschr. 70. Geb. DIETRICH BARFURTH.) Wiesbaden, Bergmann.

1) Wünsche und Berichtigungen für die Literatur sind zu richten an Prof. HAMANN, Berlin NW, Staatsbibliothek.

Inhalt: KOBERT, Über Bezoare im allgemeinen und einen bemerkenswerten Darmstein aus der Kriegszeit. Ein Beitrag zur Geschichte der Anatomie. — SCHWALBE, Vor hundert Jahren. Aus alten Kollegheften mitgeteilt. — MORAL, Zur Kenntnis von der Speicheldrüsenentwicklung der Maus. — MORAL und HOSEMANN, Über den Einfluß der Nerven auf das Wachstum der Zähne. — HANSER, Eine bisher nicht beschriebene einseitige Uretermißbildung. — BRÜNING, Ein Miniaturkind. — MERKEL, Beobachtungen über den Haarwechsel in der menschlichen Kopfhaut. — MARTIUS, Das biologische Horoskop. — SCHRÖDER, Die Beziehungen des Soma und Germa beim Menschen. — WOLFF, Die biologische Bedeutung der Schwangerschaft in der Phylogenese und ihre entwicklungsmechanische Bedeutung in der Ontogenese. — CURSCHMANN, Zur Kenntnis seltener familiärer Mißbildungen (Situs viscerum inversus, Trichterbrust). — SCHEEL, Über Mißbildungen des Musculus trapezius. — BECHER, Flügelfärbung der Kolibris und geschlechtliche Zuchtwahl. — WILL, Die Volumenreduktion der Nesselkapseln bei der Explosion und infolge „Alters“. — PRZIBRAM, Die Häutungsprogression der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* L.) als Typus des „Ballastwachstums“. — PETERS, Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der angeborenen Hornhauttrübungen. — BOENHEIM, Über das Vorkommen überzähliger Mamillen und Kombination derselben mit anderen Degenerationszeichen. — FRIEBOES, Beitrag zur Ichthyosis congenita (foetalis). — (WEINBERG, Zur Kenntnis der allgemeinen Periostitis hyperplastica.) — (BÜTTNER, Über perioophorale Einbettung des Eies.) — WALTER, Experimentelle Untersuchungen über die morphogenetische Bedeutung des Nervensystems. — WINTERSTEIN, Kausalität und Vitalismus vom Standpunkt der Denkökonomie.

Archiv für Anatomie und Physiologie. Hrsg. v. WILHELM v. WALDEYER-HARTZ und MAX RUBNER. Jg. 1918. Anat. Abt. H. 2/4. 5 Taf. u. 24 Fig. Leipzig, Veit & Co.

Inhalt: ACKERKNECHT, Die Papillarmuskeln des Herzens. Untersuchungen an Karnivorenherzen. — MÜLLER und LILJESTRAND, Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das autonome Nervensystem der Elasmobranchier nebst Bemerkungen über die Darmnerven bei den Amphibien und Säugetieren.

Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen. Hrsg. v. WILHELM ROUX. Bd. 45, H. 4. 7 Taf. u. 22 Fig.

Inhalt: KRIEG, Beiträge zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Cralcides tridaetylus* und *Lacerta serpa*. — KORSCHÉLT, Über die natürliche und künstliche Teilung des *Ctenodrilus monocstylos* Zepplin. — SPITZER, Über die Ursachen und den Mechanismus der Zweiteilung des Wirbeltierherzens

Archiv für mikroskopische Anatomie. 1. Abt. f. vergl. u. exper. Histol. u. Entwicklungsgesch. 2. Abt. f. Zeugungs- u. Vererbungslehre. Hrsg. v. O. HERTWIG u. W. v. WALDEYER-HARTZ. Bd. 92. H. 3/4. 13 Taf. u. 36 Fig. Bonn, Cohen.

Inhalt: Abt. 1.: ELZE, Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems. — WOERDEMANN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen und Gebiß der Reptilien. — KRONBERGER, Morphologie und Biologie der Säugetiererythrozyten als Beitrag zur Physiologie des Blutes und zur allgemeinen Zellenlehre. — MOHR, Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kälte Wirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Decticus verrucivorus* (♂).

Archiv für Zellforschung. Hrsg. v. RICHARD GOLDSCHMIDT. Bd. 15. H. 1. 5 Taf. u. 6 Fig. Leipzig, Engelmann.

Inhalt: HARTMANN, Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nukleolengröße und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationszyklus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. — GAJEWSKA, Über den sogenannten Dotterkern der Amphibien. — JOSEPH, Über Richtungsspindeln bei Enchytraeus.

3. Methoden der Untersuchung und Aufbewahrung.

- Blunck, Gustav,** Verwendung des Glycerinersatzmittels „Glyzinal“ in der Mikroskopie. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, H. 4. S. 249—251.
- Ellermann, V.,** Über Granulafärbung in Schnitten der blutbildenden Organe beim Menschen. 1 Taf. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 56—67.
- Georgi, J.,** Die Schärfentiefe des Mikroskops. 1 Taf. u. 3 Fig. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 40—53.
- Haberlandt, L.,** Über Vitalfärbung an Froschleukozyten und ihre Lebensdauer außerhalb des Tierkörpers. 3 Fig. Zeitschr. f. Biol. Bd. 69, S. 331—348.
- Hollborn, K.,** Eine neue Methode zur Lösung und Verwendung von Eosin-Methylenblau. Deutsche med. Wochenschr. Jg. 45, S. 1219.
- Lewis, Margaret Reed,** The Formation of the Fat Droplets in the Cells of Tissue Cultures. Science N. S. Vol. 48, 1918, S. 398—399.
- Mayer, Paul,** Tragglass und Deckglas. Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 36, S. 33—37; hierzu Bemerk. v. E. KÜSTER, ib. S. 37—39.
- Metcalf, Clell Lee,** A simple Covering Device for the Ocular of the Microscope. Science N. S. Vol. 49, S. 310.
- Metz, C.,** Das Apertometer für Trockensysteme. 1 Taf. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 54—55.
- Metzner, P.,** Ein vereinfachtes Apertometer. 2 Fig. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 27—32.
- Naumann, Einar,** Über die Einteilung des Gesichtsfeldes beim Zählen mikroskopischer Körper. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, S. 245—247.
- Naumann, Einar,** Ein einfaches Zeigerokular. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, S. 248.
- Scheffer, W.,** Ein neues Universalmikroskop. 7 Fig. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 1—16.
- Scheffer, W.,** Systematische Zusammenstellung und Übersicht der mikroskopischen Objektstrukturen, der mikroskopischen Beleuchtungsmöglichkeiten und ihres Zusammenhanges. 1 Fig. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 17—26.
- Skraup, Siegfried,** Über Vitalfärbung mit einfachsten Farbstoffen und ihre Fixierung. Sitzungsber. physik.-med. Ges. Würzburg Jg. 1916/17, ersch. 1918, S. 9—20.
- Stempell, Walter,** Leitfaden für das mikroskopisch-zoologische Praktikum. 86 Fig. 2. verm. Aufl. Jena, Fischer. IV, 105 S. 8°. 9 M.
- Stoeltzner, W.,** Über Alaunhämatoxylin. Zentralbl. f. allg. Pathol. Bd. 30, S. 289 bis 291
- Tribondeau, L.,** Préparation facile et rapide d'un colorant genre GIEMSA. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, 1918, S. 594—597.

Tribondeau, L., Coloration du sang à l'aide de deux colorants de préparation rapide et facile, genre MAY-GRÜNWARD et genre GIEMSA. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 81, 1918, S. 639—640.

4. Allgemeines. (Topographie, Physiologie, Geschichte etc.)

- Becher, Siegfried**, Flügelfärbung der Kolibris und geschlechtliche Zuchtwahl. *Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57*, S. 447—485.
- Döllner**, Vererbung individueller Kennzeichen und Abnormitäten. *Zeitschr. f. Medizinalbeamte Jg. 32*, S. 213—224.
- Doflein, Franz**, Das Problem des Todes und die Unsterblichkeit bei Pflanzen und Tieren. 1 Taf. u. 32 Fig. *Jena, Fischer. V*, 120 S. 8°. 8 M.
- Federley, Harry**, Kromosomer och ärfthighet. 32 Fig. *Finska Läkarsällsk. Handl. Bd. 58*, 1916, S. 1755—1791.
- Fehling, H.**, Zur Frage der Neuordnung der ärztlichen Studien und Prüfungen. *Münch. med. Wochenschr. Jg. 66*, S. 1325—1328.
- Frizzi, Ernst, LUDWIG STIEDA** †. *Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 50* S. 1—3.
- Frizzi, JULIUS KOLLMANN** †. *Korresp.-Bl. d. D. Ges. f. Anthropol. Jg. 50*, S. 4—6.
- Ganter, Rudolf**, Über Linkshändigkeit bei Epileptischen, Schwachsinnigen und Normalen. *Zeitschr. f. Psych. Bd. 75*, S. 689—700.
- Garrison, F. H.**, RAPHAEL BLANCHARD (1858—1919). *Science. N. S. Vol. 49*, S. 391—392.
- Garten, S.**, Nachruf auf EWALD HERING. *Ber. Verh. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, math.-phys. Kl., Bd. 70*, 1918, S. 381—402.
- Gregory, W. K.**, The Galton Society for the Study of the Origin and Evolution of Man. *Science N. S. Vol. 49*, S. 267—268.
- Grönholm, V.**, Grunddragen af ögonanatomimens historiska utveckling. 12 Fig. *Finska Läkarsällsk. Handl. Bd. 58*, 1916, S. 467—484.
- Hausehild, M. W.**, FRIEDRICH MERKEL †. *Deutsche med. Wochenschr. Jg. 45*, S. 775.
- Held, Hans**, Nekrolog auf CARL RABL. *Gesprochen am 14. November 1918. Ber. Verh. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, math.-phys. Kl., Bd. 70*, 1918, S. 363—380.
- Hirschberg, Julius**, GALEN und seine zweite Anatomie des Auges. *Berlin, klin. Wochenschr. Jg. 56*, S. 635—638.
- Hommel, Eberhard**, Zur Geschichte der Anatomie im alten Orient. *Arch. f. Gesch. d. Med. Bd. 11*, S. 177—182.
- Klaatsch, Hermann** †, Grundzüge der Lehre DARWINS. Allgemein verständlich dargestellt. 4. neubearb. Aufl. v. ADOLF HEILBORN. *Mannheim, Bensheimer. 198 S. 8°. 4 M.*
- Kobert, R.**, Über Bezoare im allgemeinen und einen bemerkenswerten Darmstein aus der Kriegszeit. Ein Beitrag zur Geschichte der Anatomie. *Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57*, S. 1—32.
- Kraepelin, E.**, FRANZ NISSL. *München. med. Wochenschr. Jg. 66*, S. 1058—1060.
- Lewis, Frederic T.**, German Terms in Anatomy. *Science N. S. Vol. 49*, S. 307 bis 310.

- ***Loeb, J.**, Forced Movements, Tropisms and Animal Conduct. 42 Fig. Philadelphia 1918. 209 S. 8^o.
- Lubarsch, O.**, Zur Neuordnung des ärztlichen Unterrichts und Prüfungswesens. Berlin. klin. Wochenschr. Jg. 56, 1919, S. 961—963, 998—1002, 1022—1025, 1044—1047.
- Lubosch, Wilhelm**, Was verdankt die vergleichend-anatomische Wissenschaft den Arbeiten Goethes? Jahrb. d. Goethe-Ges. Bd. 6, S. 157—191.
- Martius, Friedrich**, Das biologische Horoskop. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 323—334.
- Miller, Loyo Holmes**, On Explaining Mendelian Phenomena. Science N. S. Vol. 49, S. 148—149.
- Moodie, Roy L.**, Scientific Books. Renaissance Anatomy. Science N. S. Vol. 49, S. 472—474.
- Neurath, Rudolf**, Geschlechtsreife und Körperwachstum. 5 Fig. Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 19, S. 209—224.
- Pollicard, A.**, Notice sur J. RENAULT. Compt. rend. Soc. Biol. T. 87, 1918. S. 611 bis 613.
- van Rijuberck, G.**, Le dessin anatomique avant VÉSALÉ et de son temps. 11 Fig. Arch. Néerland. d. sc. exact. et nat. Sér. III B (Sc. nat.), T. 3, 1916, S. 176—194.
- Sarasin, Paul**, Über Rechts- und Linkshändigkeit in der Prähistorie und die Rechts- händigkeit in der historischen Zeit. 8 Taf. Verh. d. naturf. Ges. Basel Bd. 29, 1918, S. 122—196.
- Schröder, R.**, Die Beziehungen des Soma und Germa beim Menschen. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 335—345.
- Schwalbe, Ernst**, Vor hundert Jahren. Aus alten Kollegheften mitgeteilt. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 33—47.
- Schwalbe, J.**, Die Neuordnung des medizinischen Unterrichts. Deutsche med. Wochenschr. Jg. 45, S. 1166—1167, 1196—1198, 1220—1223.
- Siemens, Hermann Werner**, Über die Bedeutung von Idiokinese und Selektion für die Entstehung der Domestikationsmerkmale. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionsl. Bd. 4, S. 278—291.
- ***Singer**, Study in early Renaissance Anatomy. Ann. of med. Hist. 1, 1917, N. 4, 84. S.
- Spemann, H.**, Gedächtnisrede auf THEODOR BOVERI. 1 Porträt. Verh. physik.- med. Ges. Würzburg N. F. Bd. 44, 1917, S. 141—165.
- Ullrich, Friedrich Wilhelm Julius**, Die anatomische und vivisektorische Technik des GALENOS. Diss. med. Leipzig 1919. 8^o.
- v. Waldeyer-Hartz, GUSTAV RETZIUS †**. Deutsche med. Wochenschr. Jg. 45, S. 942—943.
- Winterstein, Hans**, Kausalität und Vitalismus von Standpunkt der Denkökonomie. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 679—724.

5. Zellen- und Gewebelehre.

- Bauer, Julius, u. Blättler, Hilde**, Beiträge zur klinischen Konstitutionspathologie. 6. Die Blutplättchen. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre Bd. 5, S. 65—87.

- Eklöf, Harald**, Jakttagelser öfver strukturförhållanden i bindväf. 1. Strukturförhållanden i s. k. myxomatös bindväf. (Beob. üb. Strukturverhältnisse d. Bindegewebes.) 12 Fig. Finska Läkaresällsk. Handl. Bd. 58, 1916, S. 1203 bis 1241.
- Galippe, V.**, Nouvelles recherches sur la présence d'organismes vivants dans les cellules des glandes génitales mâles (microbiose, parasitisme normal ou accidentel). Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 255—258.
- Haberlandt, L.**, Über Vitalfärbung an Froschleukozyten und ihre Lebensdauer außerhalb des Tierkörpers. (S. Kap. 3.)
- Haberlandt, G.**, Zur Physiologie der Zellteilung. 3. Mitt. Über Zellteilungen nach Plasmolyse. 8 Fig. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. 1919, phys.-math. Kl. S. 322—348.
- Haberlandt, G.**, Zur Physiologie der Zellteilung. 4. Mitt. 4 Fig. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss. 1919, phys.-math. Kl. S. 721—733.
- Hartmann, Otto**, Über das Verhalten der Zell-, Kern- und Nucleolengröße und ihrer gegenseitigen Beziehungen bei Cladoceren während des Wachstums, des Generationszyklus und unter dem Einfluß äußerer Faktoren. Eine zellphysiologische Studie. 3 Taf. u. 5 Fig. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15, S. 1—94.
- Janssens, F. A.**, Une formule simple exprimant ce qui se passe en réalité lors de la „chiasmotypie“ dans les deux cinèses de maturation. 3 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 930—934.
- Jolly, J.**, Sur les phénomènes histologiques de la coagulation du sang. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, 1918, S. 643—645.
- Jolly, J.**, Sur les modifications morphologiques qui se passent dans le sang des mammifères au moment de la naissance. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 800 bis 802.
- Joseph, H.**, Über Richtungsspindeln bei Enchytraeus. 1 Taf. u. 1 Fig. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15, S. 121—136.
- Kronberger, Hans**, Morphologie und Biologie der Säugetiererythrozyten als Beitrag zur Physiologie des Blutes und zur allgemeinen Zellenlehre. 2 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Abt. 1, Bd. 92, S. 245—299.
- Ladreyt, F.**, La cellule complexe symbiotique. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 665—667.
- Ladreyt, F.**, Dédifférenciation physiologique et rajeunissement cellulaire dans l'épithélium intestinal. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 588—591.
- Mohr, Otto L.**, Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Decticus verrucivorus* (♂). 6 Taf. Arch. f. mikr. Anat. Abt. 1, Bd. 92, S. 300—368.
- Nageotte, J., et Guyon, L.**, Sur la décroissance et la disparition de la substance conjonctive dans l'organisme. 1 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 763 bis 766.
- Pappenheim, Artur †**, Morphologische Hämatologie. 1 Bd. Die Zellen des normalen und pathologischen Blutes. Nach d. Tode d. Verf. hrsg. v. HANS HIRSCHFELD. M. Fig. u. 1 Bildnis. Leipzig, Klinkhardt. VII, 766 S. 8°. 36 M.
- Schacke, Martha A.**, A Chromosome Difference between the Sexes of *Sphaerocarpus texanus*. Science N. S. Vol. 49, S. 218—219.

- Vonwiller, Paul**, Bau und Färbung des Plasmas der niedersten Tiere. Sitzungsber. physik.-med. Ges. Würzburg. Jg. 1917/18, ersch. 1918, S. 20—25.
- Vonwiller, P.**, Über den Bau des Plasma der niedersten Tiere. 1 Taf. u. 3 Fig. Arch. f. Protistenk. Bd. 40, S. 1—15.

6. Bewegungsapparat.

a) Skelet.

- Adloff**, Einige Bemerkungen über die überzähligen Zähne in der Schneidezahn-
gegend des Menschen. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk. Jg. 36, 1918, S. 1—5.
- Bolk, L.**, Odontologische Studien 3. Zur Ontogenie des Elefantengebisses. 22 Fig.
Jena, Fischer. III, 38 S. 8°. 2,50 M.
- Colyer, J. F.**, Variations in Position of the Teeth in New World Monkeys. 18 Fig.
Proc. R. Soc. of med. Vol. 12, N. 7, Sect. of Odontol., S. 39—54.
- Dehaut, E. G.**, Intersion d'un caractère crâniens dans certaines races du Sus-
serofa. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 515—516.
- De Jonge Cohen, Th. E.**, Die Kronenwurzelgrenze der unteren Zähne. 12 Fig.
5 Taf. Wiener Vierteljahrsschr. f. Zahnheilk. Jg. 34, 19 S.
- Elsner, Friedr. W.**, Über ein extrem abgenutztes Gebiß eines australischen Eingeborenen und dessen Bedeutung für gewisse Erscheinungen an den Kiefern des Urmenschen. 6 Fig. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk. Jg. 37, S. 327—334.
- Hansen, Heinrich**, Anatomie und Entwicklung der Zyklostomenzähne unter Berücksichtigung ihrer phylogenetischen Stellung. 4 Taf. u. 7 Fig. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 56, S. 85—118.
- Hapig, Bernhard**, Über kongenitalen Fibuladefekt. Diss. med. Berlin 1919. 8°.
- James, W. Warwick**, Case of multiple Epulides. 2 Fig. Proc. R. Soc. of med. Vol. 12, N. 9, Sect. dis. children, S. 65—72.
- Jeutsch, E.**, Die Lokalisation der musikalischen Anlage am Schädel. 3 Taf. u. 5 Fig. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. Orig.-Bd. 48, S. 263—293.
- Jordan, David Starr**, Temperature and Vertebrae in Fishes; a suggested Test. Science N. S. Vol. 49, S. 336—337.
- Löffler, Karl**, Untersuchungen über die Wachstumsverhältnisse der Kopfknochen des Pferdes. Diss. vet. med. Gießen 1919. 8°.
- Moral, Hans, und Hosemann, G.**, Über den Einfluß der Nerven auf das Wachstum der Zähne. 1 Fig. Anat. Hefte Bd. 57, Abt. 1, S. 201—249.
- Ónodi, Ladislaus**, Die Beziehungen des Canalis Vidianus, des Nervus petrosus superficialis maior und des Nervus petrosus profundus zur Keilbeinhöhle, sowie die der Fossa pterygopalatina und des Ganglion sphenopalatinum zu den Nebenhöhlen der Nase. 10 Fig. Monatschr. f. Ohrenheilk. Jg. 53, S. 377—386.
- Paul, Ernst**, Eine vierfingerige Hand mit Verbildung der Handwurzel. 3 Fig. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 151, S. 174—190.
- Pöchl, Rudolf**, Lappenschädel aus Muoniovaara. 5 Fig. Sitzungsber. Anthropol. Ges. Wien Jg. 1917/18, S. 53—62.
- Pordes, Fritz**, Die radiographische Darstellung der einzelnen Zähne und der Kieferstudien zur Röntgenanatomie und Projektionslehre. 51 Fig. Berlin, Wien, Urban & Schwarzenberg. IV, 86 S. 8°. 6 M.

- Retterer, Ed.**, Structure de l'ivoire ou dentine. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 516—519.
- Retterer, Ed.**, Histogénèse de l'ivoire ou dentine. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 537—540.
- Retterer, Ed.**, Structure et origine de l'émail dentaire. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 571—574.
- Retterer, Ed.**, Du cortex de la racine des dents. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 618—621.
- Retterer, Ed.**, Structure et développement des dents composées. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 738—741.
- Seifert, E.**, Periost und Endost bei der Knochenneubildung. Übers. üb. d. 1912 bis 1918 ersch. Literatur. Arch. f. orthopäd. u. Unfall-Chir. Bd. 17, S. 329—337.
- Sieher, Harry**, Zur Anatomie des menschlichen Unterkiefers. 3 Fig. Zeitschr. für angew. Anat. u. Konstitutionsl. Bd. 4, S. 269—277.
- Stefanescu, Sabba**, Sur l'application pratique des caractères de la racine des molaires des Eléphants et des Mastodontes. Compt. rend. Acad. Sc. T. 168, S. 1239—1332.
- Stefanescu, Sabba**, Sur les fosses alvéolaires, les périodontes, les loges alvéolaires et les alvéoles des Eléphants et des Mastodontes. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 148—151.
- Vialleton, L.**, Epiphyses et cartilage de conjugaison chez les Mammifères. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 200—202.
- Vialleton, L.**, Epiphyses et cartilage de conjugaison des Sauropsides. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 306—308.
- Virehow, Hans**, Nasenbreite und Deklination des Orbitaleinganges. 2 Fig. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 50, S. 237—244.
- Virehow, Hans**, Die Untersuchung der Augenhöhle mittels des Prosopometers. 5 Fig. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 50, S. 244—253.
- Woerdemann, Martin W.**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen und Gebiß der Reptilien. 58 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Abt. 1, Bd. 92, S. 104—244.

b) Bänder, Gelenke, Muskeln, Mechanik.

- Cockayne, E. A.**, Congenital Absence of the Lower Portion of the Left Pectoralis Major Muscle and Left Mammary Gland. Proc. R. Soc. of med. Vol. 12, N. 9, Sect. dis. childr. S. 59—60.
- Fischer, Julius**, Die Arbeit der Muskeln. 4 Seiten Figuren. Berlin-Wilmersdorf, Rothschild. III, 450 S. 8°. 20 M
- Geigel, R.**, Die Wirkung der Pupillarmuskeln. München. med. Wochenschr. Jg. 66, S. 612—614.
- Grunewald, Julius**, Die Beanspruchung der langen Röhrenknochen des Menschen. 5 Fig. Zeitschr. f. orthopäd. Chir. Bd. 39, S. 27—49; 129—147; 257—286.
- Jaeger, Hans**, Kongenitale gelenkige Verbindung von Exostosen der Rippen und AHLFELDS Lehre der intrauterinen Atembewegungen. Korr.-Bl. f. Schweizer Ärzte Nr. 39, 4 S.
- Kajava, Yrjö**, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Gelenkknorpels. 31 Fig. Acta Soc. Scient. Fenn. T. 48, No. 3, 127 S.

- Lubosch, W.**, Neue Ergebnisse in der Erforschung des Aufbaues der Trigemini-muskulatur. 2 Taf. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg. Bd. 45, 1918, S. 181 bis 196.
- Retterer, Ed.**, De la capsule de l'articulation scapulo-humérale de l'Homme et du Chien. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, 1918, S. 582—585.
- Retterer, Ed.**, et **Nenville, H.**, Des sésamoïdes, de la gaine et des tendons des fléchisseurs du Lion. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, 1918, S. 630—633.
- Ribbing, L.**, Kleinere Muskelstudien. 6—10. 5 Fig. Lunds Univ. Årsskrift N. F. Avd. 2, Bd. 13, N. 7; K. fysiogr. sällsk. Handl. N. F. Bd. 28, N. 7. 32 S.
- Richter, Woldemar**, Der Kaumechanismus beim Menschen und beim Affen, ein Vergleich. 5 Fig. Deutsche Zeitschr. f. Zahnheilk. Jg. 37, S. 334—342.
- Scheel, P. F.**, Über Mißbildungen des Musculus trapezius. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 439—445.
- Schiefferdecker, P.**, Über die Differenzierung der tierischen Kaumuskeln zu menschlichen Sprachmuskeln. Biol. Zentralbl. Bd. 39, S. 421—432.
- Tammisalo, Eero**, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Kiefergelenkes beim Menschen. Akad. Adhandl. Helsingfors. 1919. 78 S.

7. Gefäßsystem.

- Ackerknecht, Eberhard**, Die Papillarmuskeln des Herzens. Untersuchungen an Karnivorenherzen. 2 Taf. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918. Anat. Abt., S. 63—136.
- Bauer, Julius**, u. **Blättler, Hilde**, Beiträge zur klinischen Konstitutions-pathologie. (S. Kap. 5.)
- Elze, Curt**, Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems. 4 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Abt. 1, Bd. 92, S. 65—103.
- Haffner, Anton**, Über einen Fall von Persistenz der Arteria omphalo-mesenterica. 1 Fig. Zeitschr. f. Anat. u. Konstitutionsl. Bd. 4, S. 292—296.
- Jolly, J.**, Sur les phénomènes histologiques de la coagulation du sang. (S. Kap. 5.)
- Jolly, J.**, Sur les modifications morphologiques qui se passent dans le sang des mammifères au moment de la naissance. (S. Kap. 5.)
- Kronberger, Hans**, Morphologie und Biologie der Säugetiererythrozyten als Beitrag zur Physiologie des Blutes und zur allgemeinen Zellenlehre. (S. Kap. 5.)
- Möntekeberg, Johann Georg**, Die anatomischen Grundlagen der normalen und pathologischen Herztätigkeit. Ein nicht gehaltener Vortrag. Dresden u. Leipzig, Steinkopff. 24 S. 8°. 2 M.
- Pappenheim, Artur †**, Morphologische Hämatologie. (S. Kap. 5.)
- Spitzer, Alexander**, Über die Ursachen und den Mechanismus der Zweiteilung des Wirbeltierherzens 1. Teil. 10 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 45, S. 686—725.
- Zeidler, Karl Hugo**, Drei Fälle von kongenitalem Defekt der Vorhofscheidewand. Diss. med. Leipzig 1919. 8°.

8. Integument.

- Betheke, Fritz**, Das Haarkleid des Rindes. 7 Fig. Diss. med.-vet. Leipzig 1917. 93 S. 8°.

- Boenheim, Felix**, Über das Vorkommen überzähliger Mamillen und Kombination derselben mit anderen Degenerations-Zeichen. 2 Fig. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 583—609.
- Ebstein, Erich**, Angeborene familiäre Erkrankungen an den Nägeln. 17 Fig. Dermatol. Zeitschr. Bd. 68, S. 113—124.
- Fricboes, W.**, Beitrag zur Ichthyosis congenita (foetalis). 2 Fig. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 611—622.
- Kollmann, Max**, Quelques remarques sur la mue et la kératinisation chez les Ophidiens. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1012—1013.
- Meirowsky, E.**, Über die Entstehung der sogenannten kongenitalen Mißbildungen der Haut. 70 Fig. Arch. f. Dermatol. u. Syph. Bd. 127, S. 1—192.
- Merkel, Fr.**, Beobachtungen über den Haarwechsel in der menschlichen Kopfhaut. 3 Taf. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 295—322.
- v. Schumacher, S.**, Histologische Untersuchung der äußeren Haut eines neugeborenen Hippopotamus amphibius L. 5 Taf. u. 1 Fig. Denkscr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 94, 1918, S. 1—52.
- Sprinz**, Über angeborene Nagelanomalien. 5 Fig. Dermatol. Wochenschr. Bd. 65, S. 337—343.
- Toldt, K. jun.**, Neuere Arbeiten über das Integument des Flußpferdes. Biol. Zentralbl. Bd. 39, S. 346—351.

9. Darmsystem.

Hepp, Adolf, Über Situs inversus viscerum, ein Beitrag zur klinischen Diagnose. Diss. med. Gießen 1919. 8°.

a) Atmungsorgane.

- Broman, Ivar**, Om Jacobsonska organets konstruktion och funktion. 3 Taf. 10 Fig. (With a summary in English.) Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Avd. 2, Bd. 14, Nr. 4, 1918, 42 S.
- Lang, August**, Untersuchungen der MORGAGNischen Taschen beim Pferd mit besonderer Berücksichtigung ihrer chirurgischen Bedeutung. 2 Taf. u. 2 Fig. Diss. med.-vet. Leipzig 1917. 32 S. 8°.

b) Verdauungsorgane.

- Brachet, A.**, Sur le tractus buccopharyngien, organe de Chievitz „Orbital inclusion“, Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 923—925.
- Goffaux, R.**, Les formations amygdaliennes chez les têtards d'Amphibiens anoures. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 904—906.
- Moral, Hans**, Zur Kenntnis von der Speicheldrüsenentwicklung. 19 Fig. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 49—200.

10. Harn- und Geschlechtsorgane.

a) Harnorgane.

- Hanser, Robert**, Eine bisher nicht beschriebene einseitige Uretermißbildung. 9 Fig. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 251—284.
- Müller, L. R.**, Beiträge zur Histologie und zur Physiologie der Blaseninnervation. Sitzungsber. physik.-med. Ges. Würzburg Jg. 1916, 1917, S. 59—61.

b) Geschlechtsorgane.

- Couvelaire, A., et Duclaux, H.,** Hermaphroditisme tubulaire maselin. 2 Fig. Ann. de Gynécol. et d'Obstétr. Année 43, Sér. 2, T. 13, S. 474—478.
- Da Costa, A. Celestino,** Sur le processus de formation de l'amnion chez *Miniopterus Schreibersii* Natterer. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 588—590.
- Faure, Q.,** Note sur un eas d'hermaphroditisme rudimentaire chez le Coq. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 519—520.
- Gadow, Albert,** Das Ligamentum scroti beim Spitzhengst und der Descensus testicularum. Diss. med.-vet. Gießen 1919. 8°.
- Kustner, Otto,** Das „Hymenproblem“ und die Bildungshemmungen der MÜLLER-schen Gänge. 7 Fig. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 81, S. 353—381.
- Loeb, Leo,** Corpus luteum and the Periodicity in the Sexual Cycle. Science N. S. Vol. 48, 1918, S. 273—277.

11. Nervensystem und Sinnesorgane.

a) Nervensystem (zentrales, peripheres, sympathisches).

- Adamkiewicz,** Über die perizellulären „Golginetze“ im Zentralnervensystem. 1 Taf. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. Orig.-Bd. 51, S. 297—310.
- Brun,** Einige neue Ergebnisse und Gesichtspunkte zur Lehre von den Mißbildungen des Kleinhirns. (Autoref.) Schweiz. Arch. f. Neurol. u. Psych. Bd. 1, 1917. S. 250—251.
- Brunner, Hans,** Beiträge zur Kenntnis der unteren Olive bei den Säugetieren. 23 Fig. Klin. Beitr. z. Ohrenheilk., Festschr. f. URBANTSCHITSCH, S. 113—170.
- Fürst, Carl Magnus,** Professorn i fysiologi vid Lunds Universitet MAGNUS BLIX' hjärna. (Mit Zusammenfassung in deutscher Sprache.) 4 Taf. 3 Fig. Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2, Bd. 14, Nr. 3, 1918, 30 S.
- Müller, Erik, und Liljestrand, Giran,** Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das autonome Nervensystem der Elasmobranchier nebst Bemerkungen über die Darmnerven bei den Amphibien und Säugetieren. 3 Taf. u. 6 Fig. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918, Anat. Abt., S. 137—172.
- Nageotte, J., et Guyon, L.,** Différences physiologiques entre la névrologie des fibres motrices et celle des fibres sensibles, dans les nerfs périphériques, mises en évidence par la régénération. 2 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 81, 1918. S. 571—574.
- Nießl v. Mayendorf,** Über den Ursprung und Verlauf der basalen Züge des unteren Längsbündels. 4 Taf. Arch. f. Psychiatrie Bd. 61, S. 273—327.
- de Villaverde, J. M.,** Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Balkens. 17 Fig. Schweizer Arch. f. Neurol. u. Psych. Bd. 4, S. 199—234.
- Walter, F. K.,** Experimentelle Untersuchungen über die morphogenetische Bedeutung des Nervensystems. 3 Fig. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 52, S. 649—677.

b) Sinnesorgane.

- Alexander, G.,** Das Gehörorgan eines kretinösen Hundes. 2 Taf. u. 4 Fig. Klin. Beitr. z. Ohrenheilk. Festschr. f. URBANTSCHITSCH. S. 31—42.
- Brückner, A.,** Cytologische Studien am menschlichen Auge. 12 Taf. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 100, S. 179—327.
- Geigel, R.,** Die Wirkung der Pupillarmuskeln. (S. Kap. 6 b.)

- Hensehen, S. E.**, Über die Geruchs- und Geschmackszentren. 5 Taf. Monatschr. f. Psych. u. Neurol. Bd. 45. S. 121—165.
- Hirschberg, Julius**, Galen und seine zweite Anatomie des Auges. (S. Kap. 4.)
- Koepe, Leonhard**, Klinische Beobachtungen mit der Nernstspaltlampe und dem Hornhautmikroskop. 16. Mitt. Über den feineren histologischen Bau der lebenden normalen Iris nebst Bemerkungen über den feineren Histomechanismus der Pupillarbewegung. 1 Taf. GRAEFES Arch. f. Ophthalm. Bd. 99, S. 249—295.
- Maggiore, L.**, Struttura, comportamento e significato del canale di SCHEMM nel Pocchio umano, in condizioni normali e patologiche. 64 Fig. Ann. di oftalmol. e clin. oculist. 1917. 183 S.
- Peters, A.**, Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der angeborenen Hornhauttrübungen. 3 Fig. Anat. Hefte. Abt. 1. Bd. 57. S. 561—581.
- Rochon-Duvigneaud, A.**, La double fovéa rétinienne des Rapaces diurnes. 2 Fig. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 43—46.
- Seidel, Erich**, Experimentelle Untersuchung über die Lage der Versorgungsgebiete der Nervenfasern des Sehnervenstammes in der Netzhaut des Menschen. 3 Fig. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 100, S. 168—178.
- Siebenmami, F.**, u. **Ono**, Über das Lumen, die Gestalt und den Verlauf des Ductus reuniens Henseni beim erwachsenen Menschen. 2 Taf. u. 3 Fig. Klin. Beitr. z. Ohrenheilk., Festschr. f. URBANTSCHITSCH, S. 611—624.
- Vogt, Alfred**, Der physiologische Rest der Arteria hyaloidea der Linsenhinterkapsel und seine Orientierung zum embryonalen Linsenachtsystem. 1 Taf. u. 17 Fig. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 100, S. 328—348.
- Vogt, Alfred**, Beobachtungen an der Spaltlampe über eine normalerweise den Hyaloidearest der Hinterkapsel umziehende weiße Bogenlinie. 13 Fig. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 100, S. 349—356.
- Wertheim-Salomonson, J. K. A.**, La photographie du fond de l'oeil. 14 Fig. Klin. Beitr. z. Ohrenheilk., Festschr. f. URBANTSCHITSCH, S. 391—439.

12. Schilddrüse, Epithelkörperchen, Hypophyse, Epiphyse, Thymus, Nebenniere, Gl. carotica.

(Organe der inneren Absonderung.)

- ***Schlee, Hans**, Weitere systematische Untersuchungen der Hypophyse. Diss. med. Gießen 1919. 80.

13 a. Entwicklungsgeschichte.

- Baltzer, F.**, Über die Vererbung und Entwicklung bei Artbastarden. Sitzungsber. physik.-med. Ges. Würzburg Jg. 1916/17, ersch. 1918, S. 117—119.
- Da Costa, A. Celestino**, Essai d'une interprétation des processus amniogénétiques chez les Mammifères. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 604—605.
- Dustin, A. P.**, A propos de quelques substances inhibant le décollement de la membrane de fécondation chez *Strongylocentrotus lividus*. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 940—941.
- Elze, Curt**, Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems. (S. Kap. 7.)
- Gajewska, Helene**, Über den sogenannten Dotterkern der Amphibien. 1 Taf. Arch. f. Zellforsch. Bd. 15, S. 95—120.

- Hansen, Heinrich, Anatomie und Entwicklung der Zyklostomenzähne unter Berücksichtigung ihrer phylogenetischen Stellung. (S. Kap. 6 a.)
- Hovasse, R., Les phénomènes de maturation de l'oeuf chez *Rana fusca*. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 855—857.
- Kerr, J. Graham, Text-book of Embryology. (S. Kap. 1.)
- Loeb, Leo, Corpus luteum and the Periodicity in the Sexual Cycle. (S. Kap. 10 b.)
- Lillie, Frank R., and Moore, Carl R., A Laboratory Outline of Embryology: with special Reference to the Chick and the Pig. (S. Kap. 1.)
- Michaelis, L., Kompendium der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit Berücks. der Wirbeltiere. (S. Kap. 1.)
- Moral, Hans, Zur Kenntnis von der Speicheldrüsenentwicklung. (S. Kap. 9 b.)
- Woerdemann, Martin W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen und Gebiß der Reptilien. (S. Kap. 6 a.)
- Wolff, Bruno, Die biologische Bedeutung der Schwangerschaft in der Phylogenese und ihre entwicklungsgeschichtliche Bedeutung in der Ontogenese. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 57, S. 355—401.

13 b. Experimentelle Morphologie und Entwicklungsgeschichte.

- Drzewina, Anna, et Bohn, Georges, Variations de la résistance aux hautes températures au cours du développement de la Grenouille. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 778—780.
- Herlant, Maurice, Nouvelles recherches sur l'action inhibitrice exercée par le sperme de Mollusque sur la fécondation de l'oeuf d'Oursin. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 519—520.
- Kollmann, Max, Influence de l'extrait de thyroïde sur certains caractères sexuels secondaires des Tritons. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 793—795.
- Kollmann, Max, Quelques précisions sur l'accélération de la métamorphose des Batraciens anoures sous l'influence de l'extrait de thyroïde. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1009—1012.
- Korschelt, E., Über die natürliche und künstliche Teilung des *Ctenodrilus monostylus* Zepelin. 1 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, S. 602 bis 685.
- Krieg, Hans, Beiträge zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Chalcides tridactylus* und *Lacerta serpa*. 1 Taf. v. 22 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 45, S. 571—601.
- Lillie, R. S., Clowes, G. H. A., and Chambers, R., Preliminary Report of Experiments on the Action of Dichloroethylsulfide (Mustard Gas) on the Cells of Marine Organisms. Science N. S. Vol. 49, S. 382—385.
- Luther, Alex., Om embryonal transplantationer och kompositioner. 26 Fig. Finska Läkarsällsk. Handl. Bd. 59, 1917, S. 9—27.
- Mohr, Otto L., Mikroskopische Untersuchungen zu Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Deeticus verrucivorus* (♂). (S. Kap. 5.)
- Weber, A., Recherches sur le sommeil anesthésique de larves de Batraciens. Influence de la température. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 964—966.

Weber, A., Recherches sur le sommeil anesthésique de larves de Batraciens. Influence de la répétition des expériences à une même température. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 966—969.

Weber, A., Recherches sur le sommeil anesthésique de larves de Batraciens. Influence de la répétition des expériences à des températures différentes. — Influence de la durée du séjour des têtards dans l'anesthésique. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 970—973.

14. Mißbildungen.

Bloch, Richard, Zwei Fälle von Anencephalie. 4 Fig. Diss. med. München 1917. 15 S. 8^o.

Brock, James, Eine menschliche Mißbildung. (Dipygus parasiticus.) 4 Fig. Arch. f. Gynäkol. Bd. 111, S. 385—390.

Brüning, Hermann, Ein Miniaturkind. 1 Fig. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 285—294.

Brun. Einige neue Ergebnisse und Gesichtspunkte zur Lehre von den Mißbildungen des Kleinhirns. (S. Kap. 11 a.)

Cockayne, E. A. Congenital Absence of the Lower Portion of the Left Pectoralis Major Muscle and Left Mammary Gland. (S. Kap. 6 b.)

Couvelaire, A., et Duclaux, H., Hermaphroditisme tubulaire masculin. (S. Kap. 10 b.)

Cursemann, Hans, Zur Kenntnis seltener familiärer Mißbildungen. (Situs viscerum inversus. Trichterbrust.) 3 Fig. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 403—437.

Drachter, Richard, Zur Ätiologie der Gesichtsspalte. 3 Fig. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 150, S. 409—414.

Ebstein, Erich, Angeborene familiäre Erkrankungen an den Nägeln. (S. Kap. 8.)
Faure, Q., Note sur un cas d'hermaphroditisme rudimentaire chez le Coq. (S. Kap. 10 b.)

Frieboes, W., Beitrag zur Ichthyosis congenita (foetalis). (S. Kap. 8.)

Hapig, Bernhard, Über kongenitalen Fibuladefekt. (S. Kap. 6 a.)

Hauser, Robert, Eine bisher nicht beschriebene einseitige Urtermißbildung. (S. Kap. 10 a.)

Kajava, Yrjö, Ett monstruöst foster med sakralparasit och adominalfissur jämte många andra missbildningar. 5 Fig. Finska Läkaresällsk. Handl. Bd. 59, 1917, S. 210—249.

Laible, Friedrich, Über ungleiche einseitige Zwillinge und Akardie. Diss. med. Leipzig 1919. 8^o.

Meiroszky, E., Über die Entstehung der sogenannten kongenitalen Mißbildungen der Haut. (S. Kap. 8.)

Paul, Ernst, Eine vierfingerige Hand mit Verbildung der Handwurzel. (S. Kap. 6 a.)

Pürckhauer, Friedrich Rudolph, Thorokopagi mit anscheinend verschiedenem Geschlecht (Pseudohermaphroditismus masculinus). Diss. med. Erlangen 1919. 8^o.

Schmidt, Paul Gottfried, Über kongenitale Deformitäten. Diss. med. Leipzig 1919. 8^o.

Sprinz, Über angeborene Nagelanomalien. (S. Kap. 8.)

15. Physische Anthropologie.

- Boas, Franz, Hrdlička, Aleš, and Tozzer, Alfred M.,** Anthropological Research. Science N. S. Vol. 49, S. 426—427.
- Elsner, Friedr. W.,** Über ein extrem abgenutztes Gebiß eines australischen Eingeborenen und dessen Bedeutung für gewisse Erscheinungen an den Kiefern des Urmenschen. (S. Kap. 6 a.)
- Haberlandt, A., und Lebzelter, V.,** Zur physischen Anthropologie der Albanesen. 4 Taf. Arch. Anthropol. N. F. Bd. 17, S. 123—154.
- Killermann, Seb.,** Die Urgeschichte des Menschen. 356 Fig. Regensburg, Manz. 233 S. 8°. (S.-A. aus Buch der Natur Bd. 2.) 9 M.
- v. Luschan, F.,** Zusammenhänge und Konvergenz. Mitteil. d. anthropol. Ges. Wien Bd. 48 (Folge 3, Bd. 18), S. 1—117.
- Maedonald, Arthur,** Anthropometry of civilized Man. The med. Fortnightly a. Laborat. News. Vol. 51, S. 61—68.
- Maedonald, Arthur,** Anthropometry of Soldiers. Med. Record 14. Dec. 1918, 17. S.
- Pöch, Rudolf,** Lappenschädel aus Muoniovaara. (S. Kap. 6 a.)
- Sarasin, Paul,** Über Rechts- und Linkshändigkeit in der Prähistorie und die Rechtshändigkeit in der historischen Zeit. (S. Kap. 4.)
- Schürer von Waldheim, Hella,** Vorgeschichtliche menschliche Funde aus Stillfried. 1 Taf. u. 7 Fig. Mitt. d. anthropol. Ges. Wien Bd. 48, S. 247—263.
- Verworn, M., Bonnet, R., und Steinmann, G.,** Der diluviale Menschenfund von Obercassel bei Bonn. 28. Taf. u. 42 Fig. Wiesbaden, Bergmann. 193 S. 4°. 198 M.

16. Wirbeltiere.

- Alverdes, Friedrich,** Die gleichgerichtete stammesgeschichtliche Entwicklung der Vögel und Säugetiere. Biol. Zentralbl. Bd. 39, S. 385—400.
- Betheke, Fritz,** Das Haarkleid des Rindes. (S. Kap. 8.)
- Canavari, M.,** Descrizione di un notevole esemplare di *Ptychodus Agassiz* trovato nel calcare bianco della Creta superiore di Gallio nei Sette Comuni (Veneto). 10 Taf. u. 4 Fig. Palaeontographia Ital. Vol. 22, 1916, S. 35—102.
- Del Campana, D.,** Nuove ricerche sui felini del pliocene italiano. Parte seconda. 4 Taf. Palaeontographia Ital. Vol. 22, 1916, S. 1—33.
- Colger, J. F.,** Variations in Position of the Teeth in New World Monkeys. (S. Kap. 6 a.)
- Dehaut, E. G.,** Interversio d'un caractère crânien dans certaines races du *Sus scrofa*. (S. Kap. 6 a.)
- Faack, Karl,** Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der landwirtschaftlichen Haussäugetiere. 79 Fig. Hannover, Schaper. VIII, 320 S. 8°. 10 M.
- Gadow, Albert,** Das Ligamentum scroti beim Spitzhengst und der Descensus testicularum. (S. Kap. 10 b.)
- Goffaux, R.,** Les formations amygdaliennes chez les têtards d'Amphibiens anoures. (S. Kap. 9 b.)
- Harrasowitz, Hermann I. F.,** Eocäne Schildkröten von Messel bei Darmstadt. Zentralbl. f. Mineral., Geol. u. Paläontol. 1919, S. 147—154.

- Jaekel, Otto**, Die Mundbildung der Placodermen. 17 Fig. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde Berlin, S. 73—110.
- Jordan, David Starr**, Temperature and Vertebrae in Fishes; a suggested Test. (S. Kap. 6 a.)
- Kaudern, Walter**, Quartäre Fossilien aus Madagascar. 1 Taf. u. 6 Fig. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 41, 1918, S. 521—534.
- Kollmann, Max**, Quelques remarques sur la mue et la kératinisation chez les Ophidiens. (S. Kap. 8.)
- Krieg, Hans**, Beiträge zur Rudimentierungsfrage nach Beobachtungen an *Anguis fragilis*, *Chalcides tridactylus* und *Lacerta serpa*. (S. Kap. 13 b.)
- Lang, August**, Untersuchungen der Morgagnischen Taschen beim Pferd mit besonderer Berücksichtigung ihrer chirurgischen Bedeutung. (S. Kap. 9 a.)
- Leriche, Maurice**, Sur des Poissons fossiles de la région côtière du Congo et sur la présence de l'Eocène dans cette région. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 479—481.
- Löffler, Karl**, Untersuchungen über die Wachstumsverhältnisse der Kopfknochen des Pferdes. (S. Kap. 6 a.)
- Przibram, Hans**, Die Häutungsprogression der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* L.) als Typus des „Ballastwachstums“. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 57, S. 547 bis 559.
- Rochon-Duvigneaud, A.**, La double fovéa rétinienne des Rapaces diurnes. (S. Kap. 11 b.)
- v. Schumacher, S., Histologische Untersuchung der äußeren Haut eines neugeborenen *Hippopotamus amphibius* L. (S. Kap. 8.)
- Stefanescu, Sabba**, Sur l'application pratique des caractères de la racine des molaires des Eléphants et des Mastodontes. (S. Kap. 6 a.)
- Stefanescu, Sabba**, Sur les fosses alvéolaires, les périodontes, les loges alvéolaires et les alvéoles des Eléphants et des Mastodontes. (S. Kap. 6 a.)
- Toldt, K. jun.**, Neuere Arbeiten über das Integument des Flußpferdes. (S. Kap. 8.)

Abgeschlossen am 16. Februar 1920.

MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04310

